

**Développement et croissance en poids  
de *Moina (cf) micrura*  
et de *Mesocyclops ogunnus*  
dans un milieu saumâtre tropical :  
les étangs de pisciculture de Layo  
(Côte-d'Ivoire)**

C. A. BONOU (1), M. PAGANO (2) et L. SAINT-JEAN (3)

RÉSUMÉ

Les durées de développements embryonnaire (De) et juvénile (Dj) ainsi que la croissance en poids ont été déterminées en laboratoire.

Chez *Moina (cf) micrura*, De varie de 0,82 j à 30 °C à 1,22 j à 26 °C, cette variation traduisant un  $Q_{10}$  relativement élevé (2,7). Les valeurs de Dj à ces mêmes températures sont de 0,80 et 1,37 j, et les rapports Dj/De de l'ordre de 1 dans les deux cas, avec un nombre de stades probablement égal à 2 dans le premier et à 2, 3 ou 4, selon les individus dans le second. Les taux de croissance en poids durant les phases embryonnaire, juvénile et adulte sont de 2,11, 1,37 et 0,21  $\mu\text{g}\cdot\mu\text{g}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$  à 30 °C.

Chez *Mesocyclops ogunnus*, les durées de développements embryonnaire, nauplien et copépodite sont de 0,87, 3,30 et 3,94 j à 30 °C. Il y a isochronie au niveau de la phase copépodite et les taux de croissance durant cette phase et la phase nauplienne sont de 0,60 et 0,62  $\mu\text{g}\cdot\mu\text{g}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$ .

MOTS CLÉS : Milieu tropical — Eaux saumâtres — Zooplancton — Afrique de l'Ouest — Durée de développement — Croissance en poids — *Moina* — *Mesocyclops*.

ABSTRACT

DEVELOPMENT AND INCREASE IN WEIGHT OF *MOINA (CF) MICRURA* AND *MESOCYCLOPS OGUNNUS*  
IN A TROPICAL BRACKISH ENVIRONMENT : THE PISCICULTURE PONDS AT LAYO (CÔTE-D'IVOIRE)

The duration of the embryonic and juvenile stages (De and Dj) and the weight increase were determined in the laboratory. For *Moina (cf) micrura*, De lasted 0.82 day at 30°C and 1.22 at 26°C, corresponding to  $Q_{10}$  of 2.7. Dj lasted respectively 0.80 day (Dj/De ratio equal to 1) and 1.37 days (1.1.) at the same temperatures, with probably 2 stages in the first case and 2, 3 or 4 stages according to the individual in the second case. Daily specific growth rates at 30°C for embryos, juvenile and adult without eggs were 2.11, 1.37 and 0.21  $\mu\text{g}\cdot\mu\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ . The durations of the embryonic, nauplius and copepodite stages of *Mesocyclops ogunnus* were 0.87, 3.30 and 3.94 days at 30°C. Development was

(1) Collège polytechnique universitaire, BP 2009, Cotonou (République du Bénin).

(2) Centre d'océanologie, faculté des sciences de Luminy, 13288 Marseille cedex 9 (France).

(3) Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex (France).

*isochronous in the copepodite phase. At the same temperature, specific growth rates were respectively 0.62 and 0.60  $\mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  for the nauplii and the copepodite.*

**KEY WORDS :** Tropical environment — Brackish water — Zooplankton — West Africa — Duration of development — Weight increase — *Moina* — *Mesocyclops*.

## INTRODUCTION

L'intérêt porté au zooplancton en pisciculture continentale ou marine est ancien, mais il s'est notablement accru durant les deux dernières décades, avec le développement de deux types de recherches. Les premières, nombreuses et qui ont récemment fait l'objet d'une revue (GEIGER, 1983), sont orientées vers l'aménagement d'étangs en vue d'optimiser les élevages qui y sont pratiqués. Les secondes portent sur l'utilisation d'organismes planctoniques comme aliments, leur récolte automatique, leur élevage, leur qualité nutritionnelle (BARNABE, 1980; WATANABE *et al.*, 1983; STOTTRUP *et al.*, 1986; CRUZ et JAMES, 1989). Certaines de ces recherches concernent des milieux tropicaux et subtropicaux et les espèces qui y sont répandues (NORMAN *et al.*, 1979; KAHAN *et al.*, 1982; PLANAS et ESTEVEZ, 1989; OHNO *et al.*, 1990).

Des travaux dans ces deux directions ont été récemment entrepris à la station expérimentale de pisciculture en eaux saumâtres de Layo, avec pour premier objectif une connaissance des caractéristiques, du fonctionnement et de la productivité des étangs non empoisonnés de la station pendant et après leur mise en eau (LEGENDRE *et al.*, 1987; ARFI *et al.*, sous presse; BONOU, 1990; GUIRAL et FERHI, sous presse). Des essais d'alimentation de larves de poissons avec du plancton naturel et des essais d'élevage de *Moina micrura* ont également été réalisés (données non publiées).

Le présent travail s'inscrit dans ce cadre et vise à fournir les données de base pour estimer la production des deux espèces considérées.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations expérimentales sur les développements embryonnaire et juvénile ont été faites au laboratoire de la station, à une température moyenne de 30 °C en mai 1986 (*Moina* et *Mesocyclops*) et de 26 °C en janvier 1988 (*Moina*).

Le matériel biologique est récolté dans les étangs. Ces étangs, de petites dimensions (200 à 500 m<sup>2</sup>), ont 1 m de profondeur environ et sont creusés au bord de la lagune dont ils sont séparés par un étroit cordon littoral. Ils sont périodiquement asséchés et chaulés,

leur mise en eau s'effectuant le plus souvent par la nappe phréatique.

Les paramètres suivants ont été évalués :

— chez *Moina*, la durée du développement embryonnaire (*De*), temps séparant la ponte des œufs de leur éclosion, la durée du développement juvénile (*Dj*), intervalle entre la naissance et la première ponte, la durée des stades adultes successifs, la taille des nouveau-nés et des femelles primipares, le nombre d'œufs produits par ces femelles, et, dans certains cas, par les stades adultes suivants ;

— chez *Mesocyclops*, la durée du développement embryonnaire, la durée du développement nauplien (*Dn*), temps séparant la naissance (stade nauplien 1) de la métamorphose en C1, la durée de chacun des 5 stades copépodites (*Dc1* à *5*), temps séparant les deux mues qui limitent ces stades, la taille des différents copépodites et des adultes.

Ces paramètres sont nécessaires pour établir les caractéristiques de croissance des deux espèces, notamment :

— le taux de croissance en poids ( $g = dW \cdot W^{-1} dt^{-1}$ ) au cours des étapes de développement considérées ;

— la courbe de croissance en poids des individus avec l'âge.

## Durée des stades

Les méthodes appliquées pour déterminer la durée des stades de développement s'inspirent des travaux de GRAS et SAINT-JEAN (1978b et 1981a) et de PAGANO et SAINT-JEAN (1983).

Les individus à divers stades de développement sont collectés dans l'étang et aussitôt mis en élevage isolément à température constante ( $\pm 1$  °C) dans de petites coupelles contenant environ 15 ml du milieu d'élevage. Ces coupelles sont recouvertes d'une plaque de verre et reposent sur une plaque en contact avec l'eau d'un bain thermostaté porté à la température désirée. Les individus sont maintenus à l'obscurité, excepté pendant les périodes d'observation. La température d'élevage correspond à la température moyenne journalière de l'étang mesurée le premier jour de pêche. Le milieu d'élevage est constitué par l'eau de l'étang filtrée sur une soie de 63  $\mu\text{m}$  de vide de maille. Le nanoseton est donc la seule nourriture offerte à *Moina* et aux premiers stades de

*Mesocyclops*. Le milieu est renouvelé deux fois par jour, le matin (6 h) et en milieu d'après-midi. À chaque renouvellement, on dose la chlorophylle *a* (méthode de LORENZEN, 1967). La nourriture des formes carnivores est constituée par des femelles ovigères vivantes de *Moina* offertes à raison de 3-4 individus par coupelle et renouvelées à l'occasion des examens à mesure de leur consommation.

Les individus sont examinés toutes les deux heures à l'aide d'une loupe binoculaire.

Chez *Moina*, les élevages débutent par des femelles dont les œufs sont presque au terme de leur développement. Après l'éclosion des œufs, les jeunes d'une même portée sont laissés dans la coupelle et suivis jusqu'à leur première ponte, fournissant des estimations de *Dj*. Quelques-unes des femelles primipares sont isolées et conservées pendant plusieurs stades adultes de manière à évaluer la croissance et la fécondité au cours de cette phase. Les femelles d'origine qui ont pondu de nouveaux œufs sont conservées, isolées et suivies jusqu'à l'éclosion de ces œufs, fournissant ainsi une estimation de *De*.

Chez *Mesocyclops*, les élevages débutent à divers stades :

— par des femelles sur le point de pondre (ovaires noirs) pour évaluer *De* : on attend la ponte et on conserve la femelle jusqu'à l'éclosion des œufs ;

— par des femelles ovigères pour évaluer *Dn* : on attend l'éclosion des œufs, on élimine la femelle et on transvase les *nauplii* dans des coupelles d'environ 40 ml pour les suivre jusqu'à leur métamorphose en copépodites 1 ;

— par des *nauplii* de grande taille (au dernier stade) pour déterminer *Dc1* : on attend la métamorphose en C1 et on suit l'individu jusqu'au stade C2, après quoi il est jeté ;

— par des C1 pour déterminer *Dc2* (même principe que ci-dessus), par des C2 pour déterminer *Dc3*, et ainsi de suite jusqu'à *Dc5*.

Pour chaque durée de stade ainsi obtenue, on dispose de valeurs moyennes de température (*T*), de concentration en chlorophylle (*Chl*), de *pH* et de salinité (*S*).

Il convient de noter que des variations non négligeables des conditions nutritionnelles ont été relevées durant les observations, les concentrations extrêmes en *Chl* ayant été de 23,1 à 48,8  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en mai 1986 et de 28,1 à 39,7  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en janvier 1988.

## Poids

Le poids moyen de l'œuf a été évalué d'après son diamètre, en supposant qu'il a une forme sphérique, que sa densité est égale à 1 et qu'il présente un rapport poids sec / volume égal à 0,2, moyenne des rap-

ports poids sec / poids humide de divers copépodes mentionnée par BOUGIS (1974). Chez *Moina*, le diamètre moyen des œufs à la ponte est de  $89,7 \mu\text{m} \pm 3,8$  ( $n = 33$ ;  $CV = 11,76\%$ ), ce qui donne un poids sec de 0,076  $\mu\text{g}$ , arrondi à 0,08  $\mu\text{g}$ . Chez *Mesocyclops*, ce poids est estimé à 0,025  $\mu\text{g}$  (diamètre moyen de 62,4  $\mu\text{m}$  pour  $n = 25$  et  $CV = 9,6\%$ ). Ce mode d'évaluation est peu précis et aboutit vraisemblablement à une sous-évaluation du poids de l'œuf par sous-estimation de sa densité.

Les poids des embryons et des stades juvéniles de *Moina* ont été déterminés d'après la relation longueur-poids :

$W = 9,00 L^{2,76}$  (*W* en  $\mu\text{g PS}$ ; *L* en mm) (données non publiées).

Les poids des stades copépodites et adultes de *Mesocyclops* ont été évalués à partir de la relation longueur-poids établie pour les individus de *Mesocyclops leuckarti* du lac Tchad renommés *M. ogunnus* par VAN DE VELDE (1984). Cette relation est :

$W = 5,7 L^{3,1}$  (SAINT-JEAN, non publié).

## Croissance

Rappelons que, à l'état adulte, la croissance (et les mues) se poursuit normalement chez *Moina*, alors qu'elle s'interrompt chez *Mesocyclops*. Chez cette dernière espèce, comme chez tous les copépodes et chez la plupart des cladocères, le développement embryonnaire mobilise uniquement les réserves de l'œuf. Il y a donc une légère perte de poids au cours du développement. Cette perte, estimée à 20 % du poids moyen de l'œuf chez les copépodes par RIGLER et COOLEY (1974) (*in* DOWNING et RIGLER, 1984), est généralement négligée. Chez *Moina*, les femelles présentent la particularité de fournir à l'embryon les substances nutritives nécessaires à son développement (GOULDEN, 1968). Elles pondent des œufs beaucoup plus petits que le nouveau-né (diamètre de 89,7  $\mu\text{m}$  et poids estimé à 0,08  $\mu\text{g}$  pour l'œuf; 360 et 375  $\mu\text{m}$  de longueur, 0,54 et 0,60  $\mu\text{g}$  pour le nouveau-né dans les présentes observations). Cela suppose une forte croissance au cours de la phase embryonnaire.

Les modalités d'établissement des courbes de croissance reposent sur des principes communs, qui s'inspirent du travail de GRAS et SAINT-JEAN (1981b) et répondent de façon générale aux recommandations de rigueur et de précision formulées par DOWNING et RIGLER (1984).

Chez *Moina*, les données de base sont les durées de développements embryonnaire et juvénile, le poids des œufs (*W $\alpha$* ), le poids des nouveau-nés (*W $\beta$* ) et le poids des stades adultes successifs.

Les durées des stades successifs, additionnées, définissent l'âge ( $a$ ) de l'individu. Elles sont ici exprimées par rapport à la durée du développement embryonnaire à la même température, dans une échelle de temps que l'on peut qualifier de « biologique » et dont l'unité est  $De$ . Cette unité exprime, dans certaines limites, les variations de la vitesse de développement et de la croissance indépendamment de la température, fournissant un instrument rapide et commode dans l'analyse de l'influence de l'ensemble des facteurs environnementaux sur ces paramètres, ainsi que dans les comparaisons interspécifiques ou liées au climat (GRAS et SAINT-JEAN, 1978a). L'âge à la naissance est égal à 0 et l'âge au moment de la ponte à  $-De$  ( $= -1$ ). La ponte suivant immédiatement la libération des jeunes dans les observations réalisées, la durée des stades adultes successifs est supposée égale à  $De$  ( $= 1$ ).

On sait que la croissance en longueur est discontinue et la croissance en poids continue, l'individu d'un stade donné conservant sa longueur initiale pendant toute la durée du stade alors que son poids augmente. On sait par ailleurs que la relation longueur-poids précédemment mentionnée pour cette espèce a été établie à partir de lots d'individus provenant de populations naturelles en phase de reproduction continue. Par principe, le ou les stades constituant ces lots comprennent donc des individus

de tous âges dont la distribution d'abondance peut être considérée comme « régulière » (et grossièrement fonction de la structure démographique de la population considérée) à l'intérieur des limites d'âge du ou des stades concernés. Il en résulte que les poids des stades utilisés pour établir la courbe de croissance, calculés d'après cette relation, doivent s'appliquer au milieu de l'intervalle d'âge qui les définissent.

Chez *Mesocyclops*, les données de base sont les durées de développement et les poids des embryons, de l'ensemble des *nauplii* (pas de différenciation des stades) et des différents stades copépodites, ainsi que le poids des adultes.

Ces données sont reportées graphiquement et traitées selon les modalités appliquées à *Moina*.

## RÉSULTATS

### Durée du développement

#### *Moina micrura*

Les valeurs moyennes observées de  $De$  et de  $Dj$  sont de l'ordre de 1 jour dans les deux séries d'observations, mais subissent toutefois une augmentation significative (test  $t$ ) de 70 % et de 49 % entre mai et janvier (tabl. I). Cette augmentation est en partie imputable à la baisse de température intervenue

TABLEAU I

Conditions d'élevage (température, salinité, pH, concentration en chlorophylle  $a$ ) et durées (moyenne  $\pm$  intervalle de confiance au risque de 5 %) des stades de développement chez *Moina micrura* et *Mesocyclops ogunnus* (durée du développement embryonnaire ( $De$ ), juvénile ( $Dj$ ), nauplien ( $Dn$ ) et copépodite ( $Dc$ ). Le nombre de valeurs est désigné par  $n$  ou par des chiffres entre parenthèses (*Moina* et  $De$  de *Mesocyclops*). CV = coefficient de variation; max/min = durée maximale/durée minimale; autres symboles et définitions dans le texte

*Experimental conditions (temperature, salinity, pH, chlorophyll a concentration) and mean duration times (with 95 % confidence limits) of some developmental stages of Moina (cf) micrura (embryonic and juvenile stages, De and Dj) and Mesocyclops ogunnus (embryonic, nauplius and copepodite stages, De, Dn, Dc). The number of the observed values for each stage are given in brackets or as n; CV = coefficient of variation; max/min = ratio between the upper and the lower value; other symbols in text*

Séries	T (°C)	S (‰)	pH	Chla ( $\mu\text{g/l}$ )	De (jours)	Dj (jours)	Durée du cycle (jours)	
<i>M. micrura</i>	mai 86	29,9	3,2	6,9	29,04	0,82 $\pm$ 0,04 (174)	0,80 $\pm$ 0,03 (33)	1,62 $\pm$ 0,09
	janvier 88	26,0	2,1	ND	36,08	1,22 $\pm$ 0,09 (67)	1,37 $\pm$ 0,11 (48)	2,59 $\pm$ 0,15
<i>M. ogunnus</i>	mai 86	29,9	3,8	7,3	36,86	0,87 $\pm$ 0,11 (11)	7,24 $\pm$ 0,48	9,07

#### Durées en jours des stades nauplien et copépodites de *M. ogunnus*

	mai 86	Dn	D <sub>c1</sub>	D <sub>c2</sub>	D <sub>c3</sub>	D <sub>c4</sub>	D <sub>c5</sub>	Dc	Dn/Dc
n		32	15	15	12	15	22		
Durée		3,30 $\pm$ 0,05	0,76 $\pm$ 0,06	0,79 $\pm$ 0,05	0,76 $\pm$ 0,09	0,83 $\pm$ 0,13	0,80 $\pm$ 0,07	3,94 $\pm$ 0,42	0,84
CV (%)		4,43	14,50	11,18	19,05	27,15	20,14		
max/min		1,74	1,89	1,46	1,96	2,09	2,05		

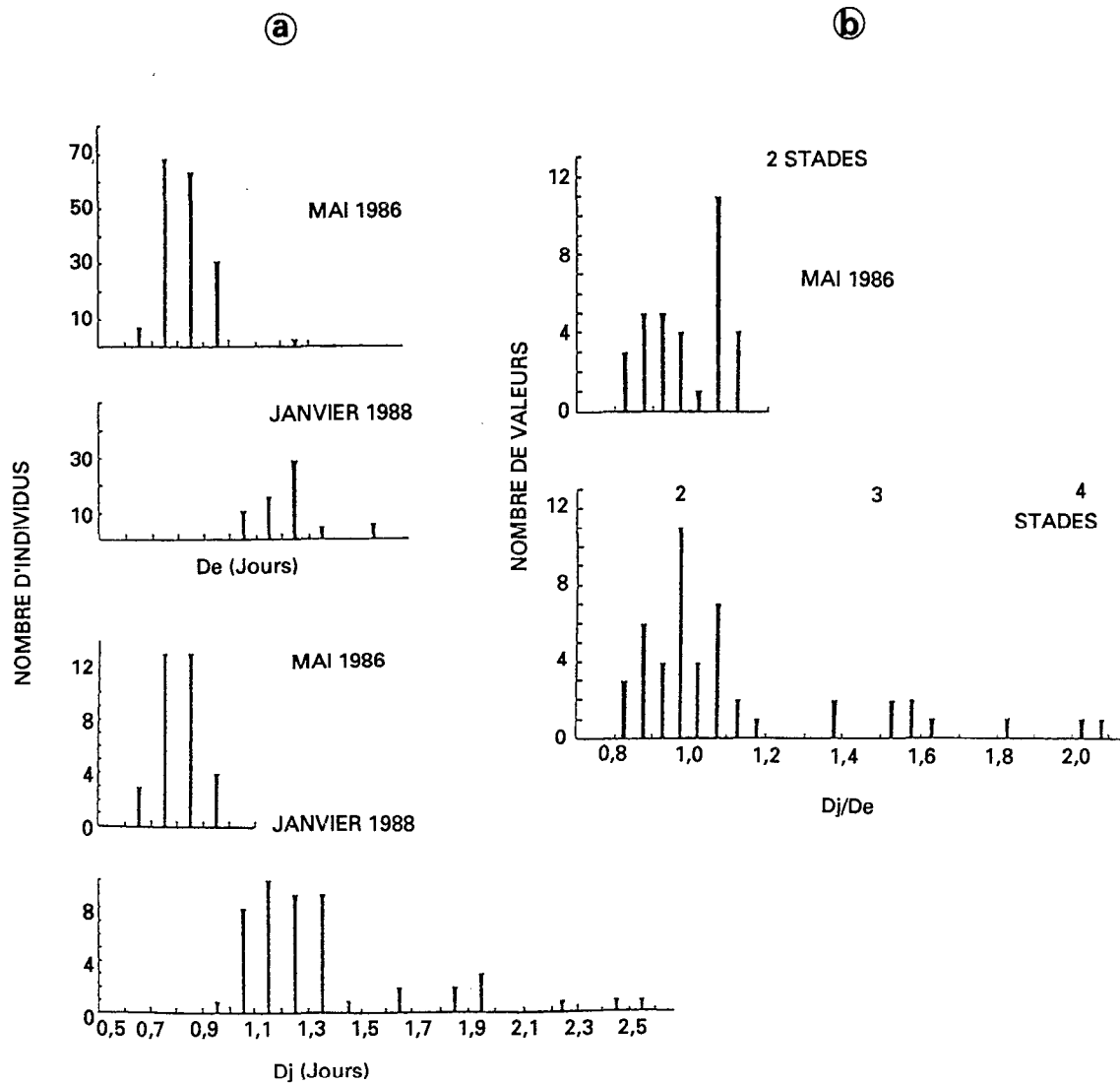


FIG. 1. — Diagramme de distribution des valeurs de durées du développement embryonnaire ( $De$ ) et juvénile ( $Dj$ ) observées chez *Moina micrura* à 30 °C (mai 1986) et à 26 °C (janvier 1988). (a) : durées exprimées en jours; (b) : durée du développement juvénile exprimée en temps biologique ( $Dj/De$ ) (voir texte).

Distribution of the values of egg and juvenile development times ( $De$  and  $Dj$ ) observed for *Moina (cf) micrura* at a mean temperature of 30 °C (may 1986) and 26 °C (january 1988), expressed in days (a) and in "biological time" for  $Dj$  (relative to  $De$  as defined in text) (b).

entre les deux périodes. C'est plus particulièrement le cas de la durée du développement embryonnaire, dont la variation en fonction de ce facteur peut être exprimée par la régression linéaire suivante :

$De = -0,094 T + 3,64$  ( $r = 0,849$ ,  $p < 0,001$ ;  $De$  en jours et  $T$  en °C).

Le rapport  $Dj/De$  moyen est plus stable, avec 1,0 en mai et 1,1 en janvier.

Les observations montrent enfin que la libération des jeunes est toujours immédiatement suivie de la ponte de nouveaux œufs, l'intervalle entre deux pontes ( $D'e$ ) étant donc très proche de  $De$ .

La dispersion des valeurs de  $De$  et  $Dj$  est relativement importante (fig. 1a). Elle résulte sans doute pour l'essentiel de l'importance de l'intervalle entre deux contrôles successifs (2 h) par rapport aux durées des stades (de l'ordre de 1 j), mais elle a aussi une origine biologique.

C'est ainsi que les histogrammes de distribution de  $Dj/De$  (fig. 1b) permettent de proposer une estimation du nombre des stades juvéniles ( $NS$ ) par lesquels sont passés les individus élevés, estimation qui s'appuie sur l'hypothèse selon laquelle le rapport entre la durée moyenne d'un stade juvénile et la durée du développement embryonnaire varie relativement peu autour d'une valeur égale à 0,5 (GRAS et SAINT-JEAN, 1978b). On a :

$$NS = (Dj/De)/0,5.$$

Le nombre de stades ainsi évalué est égal à 2 ( $Dj/De = 1$ ) pour la totalité des individus élevés en mai 1986. En janvier, la majeure partie des rapports  $Dj/De$  se regroupent autour d'une valeur égale à 1 (2 stades), mais quelques-uns se situent autour de 1,5 (soit 3 stades) et de 2 (soit 4 stades). L'augmentation de la valeur moyenne de  $Dj/De$  constatée au cours de cette série d'observations (cf. tabl. I), correspondrait donc en partie à une augmentation du nombre de stades juvéniles chez quelques-uns des individus.

La comparaison des données de mai et janvier montre qu'il existe aussi des variations significatives (test  $t$ ) de la taille à la naissance ( $LJI$ ) et à la première ponte ( $LAI$ ) (fig. 2). Il apparaît que :

— comme le montre la dispersion au sein des différents nuages de points, la variabilité individuelle de ces paramètres, indépendante des durées de développement, est relativement importante ;

— pour un même ensemble population-conditions, la taille moyenne à la première ponte ne semble être liée ni à  $Dj$  ni au nombre supposé de stades juvéniles (voir les trois nuages de points [ $LAI$ ;  $Dj$ ] de janvier) ;

$LAI$  et  $LJI$  évoluent de façon opposée entre mai et janvier,  $LAI$  augmentant alors que  $LJI$  diminue, avec pour conséquence un rapport  $LAI/LJI$  plus fort en janvier.

Aucune interprétation simple et convaincante de ces variations ne peut être proposée, une analyse statistique des données n'étant pas possible, compte tenu du nombre important de facteurs de variation à prendre en considération (température, nourriture, salinité, taille à la naissance,  $Dj$  et nombre de stades juvéniles pour  $LAI$ ,  $De$  pour  $LJI$ ).

#### *Mesocyclops ogunnus*

Les durées des développements embryonnaire et juvénile observées à 30 °C sont respectivement de l'ordre de 1 et 7 j (tabl. I).

La phase nauplienue est légèrement plus courte que la phase copépodite (rapport  $Dn/Dc = 0,84$ ).

Les durées des différents stades copépodites sont voisines de la durée du développement embryonnaire et ne diffèrent pas entre elles de façon significative, de sorte qu'il est possible d'admettre l'isochronie (égalité des stades) au niveau de la phase copépodite. L'isochronie ne se retrouve cependant pas sur l'ensemble du développement juvénile, le rapport  $Dn/Dc$  étant égal à 0,84, alors qu'il devrait être de 1,2 (6 stades/5 stades de même durée) dans cette hypothèse.

Il existe des variations de durée liées au sexe au niveau du stade C5, qui est significativement plus long chez les individus femelles (0,98 j;  $n = 6$ ) que chez les individus mâles (0,73 j;  $n = 16$ ) (test  $t$ ). Cette variation s'accompagne d'une différence de taille, le rapport entre la longueur céphalothoracique des individus femelles et mâles étant égal à 1,33 et voisin du rapport noté chez les adultes (1,38). Les variations de durée des stades liées au sexe apparaîtraient au stade C4, si l'on en juge par le fait que les différences de taille se font sentir à ce stade (rapport  $L C4$  femelle/ $L C4$  mâle égal à 1,20).

#### Croissance en poids

##### *Moina*

La courbe de croissance établie chez cette espèce se rapporte à la série d'observations de mai 1986 (30 °C).

Dans cette série, tous les individus passent par deux stades juvéniles, dont on admettra qu'ils ont la même durée. Les données de base utilisées pour établir la courbe de croissance sont reportées en coordonnées arithmétiques dans la figure 3. Il s'agit de sept points âge-poids représentant les œufs ( $0$ ;  $W\alpha$ ), les nouveau-nés [ $(Dj/De)/4$ ;  $WJI$ ] et les cinq stades adultes de durée  $De$ . Ces points s'ajustent de façon hautement significative à une droite de régression ( $r = 0,990$ ,  $p < 0,001$ ). Cependant, un tel modèle ne peut être retenu, car il est en contradiction avec la

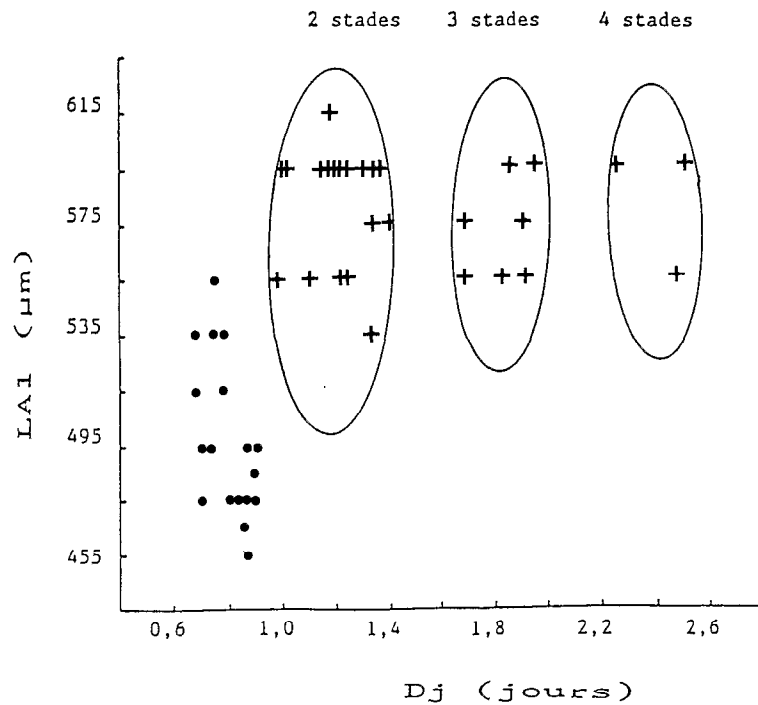
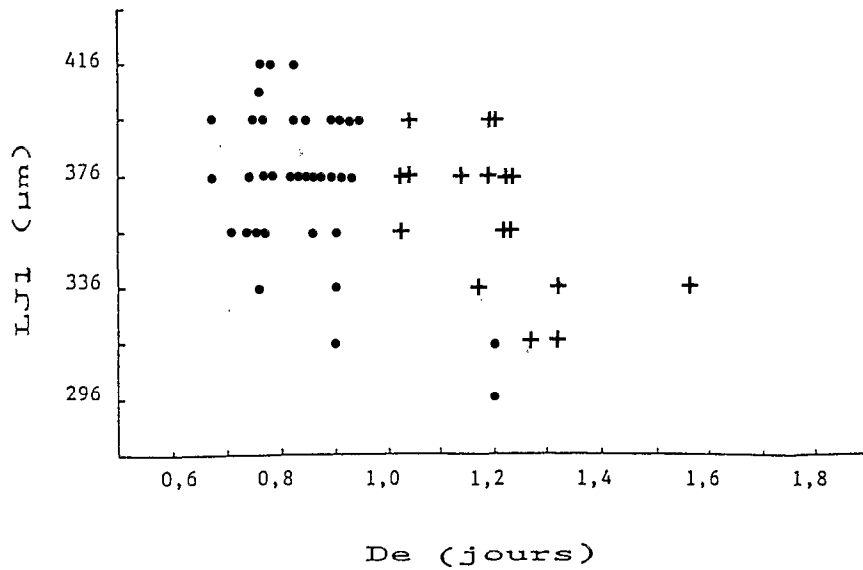


FIG. 2. — Valeurs individuelles de la taille des nouveau-nés (LJ1) et de la taille des adultes primipares (LAI) représentées en fonction de De et de Dj chez *Moina micrura*, au cours des séries de mai (29,9 °C) (.) et de janvier (26,0 °C) (+).  
 Size of the newborns (LJ1) and the primipare (LAI) of *Moina micrura* in may 1986 (29.9°C; points) and january 1988 (26.0°C; crosses), respectively expressed as a function of De and Dj.

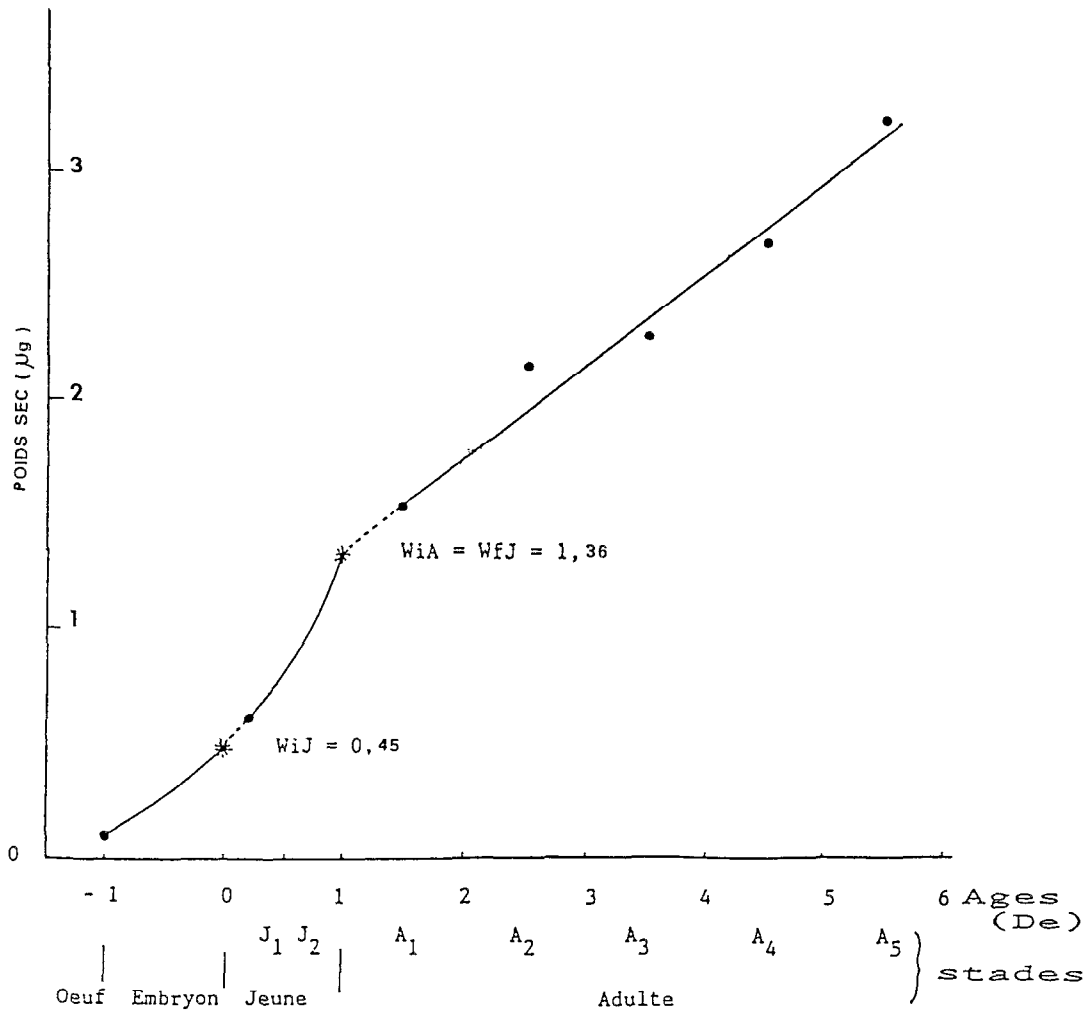


FIG. 3. — Courbe de croissance de *Moina micrura* à 30 °C (observations de mai 1986). Âge exprimé en temps biologique (par rapport à la durée du développement embryonnaire (*De*) (voir texte). *J1*, *J2* = premier et second stade juvénile ; *A1* à *A5* = stades adultes 1 à 5. Les points représentent les données de base et les astérisques les valeurs calculées. *WiJ*, *WfJ*, *WiA* = poids initial et final des jeunes, poids initial des adultes.

*Growth of Moina micrura at 30°C (data from may 1986). Age expressed in biological time. J1 and J2 = first and second juvenile stages ; A1 to A5 = adults stages 1 to 5 ; points corresponds to the datas and asterisks to calculated values. WiJ and WfJ = initial and final weight of the juvenile stages ; WiA = initial weight of the adults.*

baisse puis l'arrêt de la croissance avec l'âge, que traduit l'allure plus ou moins sigmoïde de la courbe de croissance généralement observée chez les cladocères (VIJVERBERG, 1980 ; TAYLOR, 1985 ; MYRAND et DE LA NOUE, 1982 ; PAFFENHÖFER et ORCUTT, 1986) et chez d'autres organismes (crustacés, poissons, etc.) (voir notamment WINBERG, 1971). Le trop petit nombre de stades adultes considérés, ainsi que le manque de points (*a*; *W*) à l'intérieur des phases embryonnaire et juvénile, ne permettent malheureu-

sément pas de déterminer le modèle conforme à cette allure qui serait applicable à l'ensemble du développement de *Moina*. La courbe qui sera adoptée réunira donc trois portions de courbes correspondant aux phases embryonnaire, juvénile et adulte, la croissance étant supposée exponentielle à l'intérieur des deux premières de ces phases. L'établissement des équations de ces courbes se fait selon les modalités suivantes, débutant par la phase adulte au sein de laquelle existent plusieurs points (*a*; *W*).



Les 5 points ( $a$ ;  $W$ ) relatifs à la **phase adulte** s'ajustent à un modèle linéaire ( $r = 0,985$ ,  $p < 0,001$ ) (fig. 3). Ce modèle sera retenu faute de mieux, car il rend compte dans une certaine mesure de la diminution du taux de croissance avec l'âge, précédemment évoquée. La droite d'ajustement correspondante (axe majeur réduit) a pour équation :

$$(1) W(A) = 0,415a + 1,357,$$

l'âge étant compté à partir de  $Dj/De$  ( $a > Dj/De = 0$ ).

Son ordonnée à l'origine définit le poids initial des adultes ( $WiA = 1,357$ ). Elle permet également de définir un taux de croissance moyen des adultes ( $gA$ ), taux appliqué au centre de l'intervalle d'âge de cette phase :

$$gA = \Delta W/W\Delta t = 0,173 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1}, \text{ soit } 0,211 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1} \text{ à } 30 \text{ }^\circ\text{C}.$$

Le poids initial des adultes, que l'on suppose égal au poids final des jeunes ( $WfJ$ ), permet ensuite de définir l'équation de la courbe exponentielle relative à la **phase juvénile**, sachant que celle-ci passe par les points ( $Dj/De$ ;  $WfJ$ ) et  $[(Dj/De)/4$ ;  $WJI$ ] (cf. fig. 3). Cette équation est :

$$(2) W(J) = 0,451 \exp(1,123a),$$

avec  $a$  compris entre 0 (naissance) et  $Dj/De$ ;

$Wij = 0,451 \mu\text{g}$  est le poids initial des jeunes, et  $gJ = 1,123 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1}$  (soit  $1,370 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ ) est le taux de croissance au cours de la phase juvénile à  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ .

On détermine enfin l'équation de la courbe relative à la **phase embryonnaire** en partant du poids de l'œuf et du poids initial des jeunes, que l'on suppose égal au poids final des embryons. On a :

$$(3) W(E) = 0,08 \exp(1,730a), \text{ avec } 0 < a < De = 1;$$

le taux de croissance embryonnaire est de  $1,730 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1}$ , soit  $2,110 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$  à  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ .

Ces évaluations rendent compte d'une diminution du taux de croissance depuis le stade embryonnaire jusqu'au stade adulte, sans toutefois que l'on tende vers la valeur nulle attendue pour les plus âgés d'entre eux. Les tailles les plus élevées trouvées dans les populations naturelles (matériel formolé) étant supérieures aux maximums notés en élevage ( $760 \mu\text{m}$  contre  $693 \mu\text{m}$  en laboratoire après 5 mues), on peut en conclure que cette phase terminale d'évolution du poids avec l'âge n'a pas été atteinte en laboratoire.

On sait que la croissance des embryons se fait parallèlement à la production de nouveaux œufs et grâce aux substances nutritives fournies par la mère. Cette dernière assure donc, par son alimentation, un accroissement de biomasse beaucoup plus élevé que  $gA$ , essentiellement fonction de sa fécondité et de son âge, et qui traduit trois processus de fixation de matière : la croissance somatique, la production d'œufs et la croissance embryonnaire. Le taux de

croissance en biomasse correspondant à ces trois processus peut être illustré en considérant le cas des femelles primipares (stade A1) dans l'observation de mai 1986. Sachant que ces femelles ont un poids initial et un poids final de  $1,357 \mu\text{g}$  et  $1,772 \mu\text{g}$  (déterminé d'après la courbe [1]), qu'elles pondent en moyenne 3,9 œufs (de poids égal à  $0,08 \mu\text{g}$ ) et que la libération des nouveau-nés est immédiatement suivie de la ponte de nouveaux œufs, ce taux exponentiel est égal à :

$$g(A1) \text{ (œufs, embryons et corps)} = \ln(3,844/1,669) = 0,834 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1}, \text{ ou } 1,017 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}.$$

Ce taux est proche du taux de croissance juvénile ( $gJ = 1,123 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1}$ ), de sorte que les présentes observations montrent que tous les individus libres (jeunes et adultes) d'une population de *Moina* ont des productivités très voisines.

### *Mesocyclops*

La courbe et les caractéristiques de croissance de cette espèce se rapportent aussi aux observations de mai et ont été établies suivant des principes identiques aux précédents.

Les données de départ sont ici les points (âge; poids) des cinq stades copépodites, sexes mélangés (fig. 4). Après transformation logarithmique du poids, ces points s'ajustent ( $r = 0,994$ ,  $p < 0,001$ ) autour d'une droite, ce qui montre que l'on a une augmentation du poids exponentielle au cours de la phase copépodite. L'équation de la courbe correspondante est :

$$W(C) = 0,190 \exp(0,522a),$$

$a$  étant exprimé en temps biologique et compté à partir de l'âge initial des copépodites :  $0 < a < Dc/De = 4,53$ .

Les taux de croissance des différents stades copépodites sont donc identiques et égaux à  $0,522 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1}$ , soit  $0,600 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$  à  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ . Le poids théorique des individus entrant dans cette phase est de  $0,190 \mu\text{g}$ . Leur poids final ( $2,02 \mu\text{g}$ ) est obtenu en prolongeant la courbe de croissance jusqu'à son terme, l'âge  $Dc/De$ .

On supposera que l'augmentation de poids au cours de la phase nauplienne est aussi exponentielle. Le taux de croissance correspondant est calculé connaissant l'âge (0) et le poids à l'éclosion (supposé égal au poids des œufs, soit  $0,025 \mu\text{g}$ ), ainsi que l'âge ( $Dn/De$ ) et le poids ( $0,190 \mu\text{g}$ , poids initial des copépodites) à la fin de la phase. On a :

$$gN = (1/(Dn/De)) \ln(0,190/0,025) = 0,535 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{De}^{-1} \text{ ou } 0,615 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1} \text{ à } 29,9 \text{ }^\circ\text{C}.$$

La croissance au cours de la phase adulte est essentiellement représentée par une droite de pente

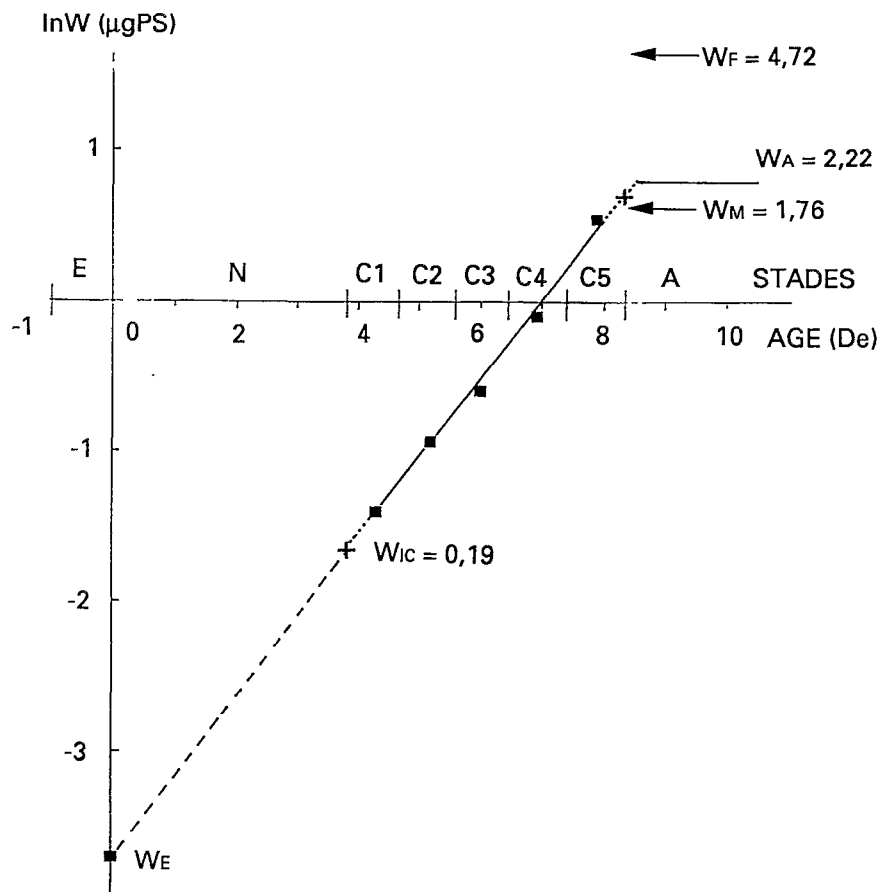


FIG. 4. — Courbe de croissance de *Mesocyclops ogunnus* à 30 °C (observations de mai 1986). E, N, C, A, M, F = Œufs et embryons, nauplii, copépodites, adultes, mâles, femelles; W = poids; Wic et Wfc = poids initial et final des copépodites. Autres caractéristiques et symboles comme dans la figure 3.

Growth of *Mesocyclops ogunnus* at 30°C (data from may 1986). E, N, C, A, M, F = eggs and embryos, nauplii, copepodite and adult stages, males and females; W = weight; Wic, Wfc = initial and final weight of the copepodite stages.

nulle puisqu'il n'y a pas, en moyenne, d'augmentation de poids au cours de cette phase. Cette droite est portée au poids moyen des adultes issus des élevages, sexes mélangés (2,2 µg). Le fait que le poids initial des adultes (égal à 2,02 µg, poids final des copépodites) soit à peine inférieur à leur poids moyen, suggère qu'il n'existe qu'une très faible augmentation de poids après la métamorphose en adulte. Cette augmentation « théorique » est ici matérialisée par la portion de droite obtenue en prolongeant la courbe relative à la phase copépodite jusqu'à la droite de pente nulle précédente (cf. fig. 4).

Si l'on en juge par l'écart important de poids qui existe entre les femelles et les mâles adultes (respectivement 4,72 et 1,76 µg) (fig. 4) et par les différences

sexuelles de durée et de taille précédemment signalées au niveau des stades C4 et C5, les individus des deux sexes ont probablement des taux de croissance, voire des modèles de croissance très différents. Les données disponibles sont cependant insuffisantes pour définir et analyser avec précision cette différence.

## DISCUSSION

### Développement embryonnaire

Les durées de développement embryonnaire observées chez les spécimens de *Moina* (cf. *micrura* de

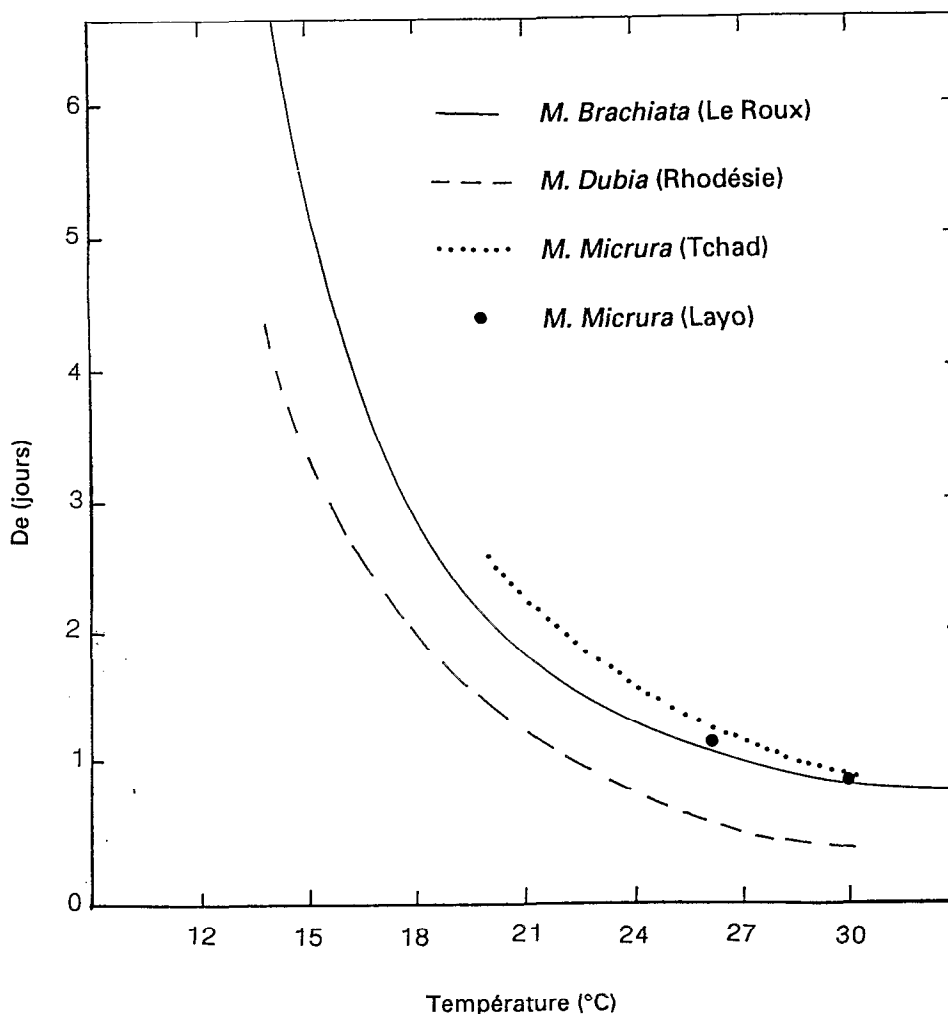


FIG. 5. — Durée du développement embryonnaire ( $De$ ) en fonction de la température chez *Moina brachiata* (HART, 1985; lac Le Roux), *Moina dubia* (MAGADZA, 1977; Rhodésie; in HART, 1985) et *Moina micrura* (GRAS et SAINT-JEAN, 1976, lac Tchad; présente étude). Représentation modifiée de HART (1985).

Egg development time expressed as a function of temperature for a few species of *Moina* from intertropical areas (modified from HART, 1985): *Moina brachiata* (HART, 1985; Lac Le Roux); *Moina dubia* (MAGADZA, 1977; Rhodésie, in HART, 1985), *Moina micrura* (GRAS et SAINT-JEAN, 1976, lac Tchad; present study).

Layo (0,82 j en moyenne à 30 °C et 1,22 j à 26 °C), ne sont que légèrement différentes des quelques valeurs mentionnées pour des formes de milieu tropical ou subtropical par GRAS et SAINT-JEAN (1976) (0,96 et 1,26 j; lac Tchad, même espèce) et HART (1985) (0,88 et 1,17 j; lac Le Roux, *Moina brachiata*) (fig. 5). Les valeurs observées par MAGADZA (in HART, 1985) pour des individus de *Moina dubia* de collections d'eaux douces rhodésiennes sont très inférieures (0,36 et 0,53 j à 30 et 26 °C). Cependant, comme l'indique HART, ces valeurs seraient sous-

estimées d'environ 0,5 j, les durées réelles se rapprochant alors des données précédentes.

Bien que mineures, toutes ces différences sont probablement significatives. HART (1985) a mis en avant le facteur thermique pour en interpréter certains aspects. On pourrait penser aussi à une intervention des conditions de nutrition des femelles, dans la mesure où celles-ci fournissent à l'embryon une grande partie des substances nécessaires à son développement. Une telle hypothèse a été évoquée par GRAS et SAINT-JEAN (1976) pour expliquer des varia-

tions significatives de *De* observées chez deux copépodes à œufs normaux (pourvus de réserves) du lac Tchad, *Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops neglectus*. Une troisième possibilité est une influence combinée de ces deux facteurs, influence récemment démontrée chez *Daphnia* par ORCUTT et PORTER (1984) à propos de la période interponcte (peu différente de *De* selon les auteurs).

Dans le cas présent, la faible différence de concentration en chlorophylle notée entre les observations de mai 1986 (29,9 °C, 29 µg chl.l<sup>-1</sup>) et de janvier 1988 (26 °C, 36 µg.l<sup>-1</sup>) (cf. tabl. I), permet d'attribuer au facteur thermique l'essentiel des variations de *De* observées. Ces variations correspondent à un  $Q_{10}$  relativement élevé (2,7), supérieur à celui observé par GRAS et SAINT-JEAN (1976) dans la même gamme de température pour des spécimens de *Moina* du lac Tchad (2,0) et à celui de *Acartia clausi* en lagune Ébrié ( $Q_{10} = 1,8$ ; SAINT-JEAN, *comm. pers.*). Cette valeur élevée de  $Q_{10}$  témoignerait d'une bonne adaptation de *Moina* aux valeurs élevées et à la faible variation annuelle (ou plus généralement temporelle) des températures qui caractérisent les étangs (amplitude de 6 °C environ). Les variations du  $Q_{10}$  avec la température mentionnées par GRAS et SAINT-JEAN (1976, fig. 2) montrent en effet qu'une valeur de cet ordre de grandeur s'observe vers 25 °C chez *M. leuckarti* et *M. micrura* dans le lac Tchad où les températures varient annuellement entre 18 et 31 °C (amplitude de 13 °C), et vers 16 °C chez deux cladocères de lacs tempérés subissant des variations annuelles de 5 à 24 °C environ (amplitude de 19 °C). Cet aspect des présents résultats relatif à l'acclimatation des organismes aux conditions thermiques de leur environnement demanderait à être confirmé et approfondi.

Peu de données existent à notre connaissance concernant la durée du développement embryonnaire de *M. ogunnus* en milieu tropical et subtropical. Les valeurs observées à Layo à 30 °C (0,87 j) sont sensiblement plus faibles que celles du Tchad à la même température (0,96 et 1,06 j selon les observations) (GRAS et SAINT-JEAN, 1976), et se rapprochent plutôt des formes à développement plus rapide du lac Kinnereth (0,8 j à 27 °C) (GOPHEN, 1978). Aucune interprétation satisfaisante de ces différences ne peut être proposée.

### Développement juvénile

Comme l'ont montré GRAS et SAINT-JEAN (1978a), il existe, dans le cas théorique d'une population stable à courbe de survie des individus libres œufs et embryons exponentielle, une relation entre *Dj*, *De*, et les effectifs des œufs et embryons (*NE*), des jeunes (*NJ*) et des adultes (*NA*). Cette relation, mise sous

la forme suivante :  $Dj/De = In (NT/NA)/In (1 + NE/NT)$ , avec  $NT = NJ + NA$ , fournit, connaissant ces effectifs dans une population naturelle, une estimation du rapport *Dj/De* qui caractériserait cette population si elle satisfaisait les conditions précédentes. Cette estimation peut être, dans une certaine mesure, utilisée pour apprécier la représentativité des valeurs de *Dj/De* observées expérimentalement chez *Moina*. Les valeurs ainsi obtenues sur deux séries de 6 à 8 échantillons consécutifs récoltés en étang et présentant une relative constance des rapports *NE/NJ/NA* (séries E10/07 et E11/07, fig. 5.1, BONOU, 1990), sont voisines de 1.

Les valeurs observées sont par ailleurs du même ordre de grandeur que celles obtenues par GRAS et SAINT-JEAN (1978b) dans le lac Tchad en période de hautes eaux, dans des conditions de nutrition assez proches de celles des étangs, si l'on en juge par les concentrations en chlorophylle fournies par LEMOALLE (1979) : 1,20 et 1,67 j à 30 et 26 °C (0,80 et 1,37 j à Layo) ou 1,3 et 1,2 pour les rapports *Dj/De* (1,0 et 1,1). Elles sont enfin comparables aux valeurs rapportées par des auteurs indiens : 1 j (avec *De* = 1 j) à 30 °C d'après MURUGAN (1975), 2 et 3 j (pas de valeur de *De*) entre 29 et 32 °C d'après JANA et PAL (1985).

L'extension de la comparaison à d'autres genres et/ou zones climatiques montre que *M. micrura*, sinon le genre *Moina*, se différencie de l'ensemble, ou de la plupart, des autres cladocères par un développement juvénile plus court, qui peut approcher la durée du développement embryonnaire. À preuve, les rapports *Dj/De* observés par GRAS et SAINT-JEAN (1978b) pour diverses espèces du lac Tchad appartenant aux genres *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, tous compris entre 1,8 et 3,3, et les rapports du même ordre que relèvent ces auteurs pour d'autres espèces ou genres. Dans les travaux plus récents, on mentionnera des rapports de 2,8 à 4,6 observés chez *Daphnia pulex* et *D. pulicaria* (TAYLOR, 1985), de 2,3 et 3,8 chez *D. parvula* (ORCUTT et PORTER, 1983), de 2,9 chez *D. magna* (MYRAND et DE LA NOUE, 1982), de 2,0 (pour 4 stades juvéniles) et 1,7 (pour 3 stades) chez *D. hyalina* et *D. cucullata* à 17 °C (VIJVERBERG et RICHTER, 1982). Cette caractéristique de *Moina* résulterait de la capacité des individus à passer par seulement deux stades juvéniles, y compris le stade préadulte.

En ce qui concerne *M. ogunnus*, la comparaison des présents résultats à ceux observés chez les spécimens du lac Tchad en période de basses eaux (GRAS et SAINT-JEAN, 1981a), montre que l'on a un développement juvénile plus long d'environ 30 % à Layo. La comparaison effectuée au niveau des phases ou stades montre par ailleurs que la différence est légèrement plus sensible pour la phase copépodite (rap-

port Layo/Tchad = 1,35) que pour la phase nauplienne (1,24), et varie aussi suivant les stades copépodites. L'ensemble traduit une modification du schéma de développement, avec notamment des stades copépodites ayant la même durée (isochronie) à Layo, et des stades C4 et C5 plus longs que les stades C1, C2 et C3 au Tchad. On note encore que les durées des stades C5 sont quasiment identiques dans les deux cas et que les autres stades sont plus longs à Layo. Les trois premiers stades font ainsi 18,5 heures environ à Layo contre moins de 12 h au Tchad, et l'on a des rapports Layo/Tchad de 0,9 pour *Dc5*, 1,3 pour *Dc4*, 1,6 pour *Dc3*, 1,8 pour *Dc2* et 1,6 pour *Dc1*. Cette différence « d'évolution » suivant les stades serait régie par le facteur nutritif. En effet, on sait (GRAS *et al.*, 1971 ; GOPHEN, 1977) que les individus de *M. ogunnus* passent progressivement d'un régime à dominante herbivore aux trois premiers stades copépodites à un régime à dominante carnivore aux stades C4, C5 et adulte. On sait par ailleurs qu'une amélioration des conditions de nutrition entraîne généralement une accélération du développement. On sait enfin que les formes herbivores bénéficiaient de conditions de nutrition plus favorables au Tchad (basses eaux), avec des concentrations en chlorophylle de l'ordre de 100  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (LEMOALLE, 1979), alors que les formes carnivores (C5 et dans une moindre mesure C4) étaient soumises à des conditions expérimentales identiques dans les deux cas : individus nourris à satiété avec des *Moina* vivantes. Ainsi s'expliquerait que le stade C5 ait eu la même durée dans l'un et l'autre cas (conditions identiques au Tchad et à Layo) et que les premiers stades aient été plus courts au Tchad (conditions plus favorables), le stade C4 occupant une position intermédiaire. On remarquera que la modification du modèle de développement observée en élevage n'est pas nécessairement extrapolable au milieu naturel. En effet, si on peut estimer que les conditions d'élevage reproduisaient approximativement les conditions de nutrition naturelle des formes herbivores, il n'en était pas nécessairement de même pour les formes carnivores, puisque celles-ci étaient nourries à « satiété » avec une seule catégorie de proie. Cette remarque permet de souligner la complexité du problème posé par la reproduction *in vitro*, pour les formes prédatrices, de conditions de nutrition proches des conditions naturelles sur les plans de la quantité et la diversité des proies dont elles disposent dans le milieu naturel. D'autant que, à en juger par nos propres observations et par celles d'autres auteurs, il arrive que ce type de prédateur ne consomme pas entièrement les proies qu'il capture. Sur un plan plus général, les présents résultats et commentaires ouvrent certaines perspectives dans le cadre des travaux portant sur les modèles de développement et de croissance chez

les copépodes et les facteurs qui en régissent l'existence ou la modification au sein des espèces et des populations (IVANOVA, 1973 ; MILLER *et al.*, 1977 ; LANDRY, 1983 ; LONGHURST, 1986).

L'extension de la comparaison à d'autres données montre que la durée du développement juvénile chez *Mesocyclops* peut varier fortement suivant les milieux ou les conditions. C'est ainsi que, dans le lac Tchad, *Dj/De* (qui n'a pas ici la même définition que chez les cladocères) varie de 5,8, valeur notée en période de basses eaux et correspondant aux observations discutées ci-dessus, à 18,9 valeur observée en période de hautes eaux pour des conditions de nutrition moins favorables, analogues aux conditions précédemment mentionnées à propos de *Moina* (GRAS et SAINT-JEAN, 1981a). On citera également les rapports allant de 9,5 à 23,8 relatifs à des formes du lac Kinnereth (*in* GRAS et SAINT-JEAN, *ibid.*), et ceux, plus faibles et moins variables, mentionnés par VIJVERBERG (1980) dans le lac Tjeukemeer (5,6 et 7,8).

Les données relatives à d'autres cyclopidés, reportées par divers auteurs (voir notamment GRAS et SAINT-JEAN, 1981a, et PONT, 1983), se situent dans la gamme des rapports précédents, ce qui suggère que *M. ogunnus* ne présente pas de potentialité particulière sur le plan de la vitesse de développement. Les plus faibles de ces valeurs, 5,8 à 30 °C dans le lac Tchad et 5,6 à 15 °C dans le lac Tjeukemeer, correspondent à un rapport entre la durée moyenne d'un stade juvénile et la durée du développement embryonnaire égal à 0,51 [ $(Dj/De)/11$ , soit 5,6/11]. On retrouve la valeur moyenne que présente ce rapport chez les cladocères, ce qui suggère qu'une durée de développement juvénile exprimée en temps biologique égale à 5,6, avoisine le minimum possible pour des copépodes.

### Croissance

Les taux journaliers de croissance en poids observés chez *Moina* en mai 1986 à 30 °C (1,37  $\mu\text{g}.\mu\text{g}^{-1}.\text{j}^{-1}$  pour la phase juvénile et 1,02 pour la phase adulte en incluant la production d'œufs et la croissance des embryons) sont très élevés. À notre connaissance, peu de données comparables (obtenues après établissement d'une courbe individuelle de croissance) existent dans la littérature. On citera les taux, beaucoup plus faibles, mentionnés par DE PAUW *et al.* (1981) pour la phase juvénile de *D. magna* (0,25 à 20 °C ; calcul graphique), et par PAFFENHÖFER et ORCUTT (1986) pour le cladocère marin *Penilia avirostris* (0,47 ; taux maximum ; même température).

L'utilisation d'indices de croissance moins précis est donc nécessaire pour élargir le champ des comparaisons et apprécier les potentialités de *Moina*.

Dans une étude sur *D. hyalina* et *D. pulicaria*, HRBACKOVA-ESSLOVA (1963), propose l'indice  $LAI/LJI$  (longueur des primipares/longueur au premier stade juvénile), qui varie entre 1,6 et 3,2 selon les espèces et les conditions de nutrition. Cet indice est plus faible chez *Moina*, avec 1,32 en mai et 1,60 en janvier. Le défaut de cet indice est qu'il ne rend compte que de l'amplitude de la croissance sans faire référence au temps mis pour la réaliser. Un indice prenant en compte ces deux éléments serait préférable.

On peut proposer un taux exponentiel de croissance en longueur au cours de la phase juvénile :

$$I_c = 1/D \ln (LAI/LJI),$$

où  $D$ , durée du développement juvénile (de la naissance à la première ponte) exprimée en temps biologique ( $Dj/De$ ), reflète aussi le nombre de stades juvéniles.

Un tel indice permet des comparaisons grossières de capacité de fixation de matière organique pour des espèces ou des populations appartenant à des milieux à régimes thermiques différents, dans la mesure où  $Dj/De$  peut être considéré comme indépendant de la température.

L'indice  $I_c$  calculé sur les observations de mai (30 °C, 0,27) est nettement inférieur à celui de janvier (26 °C, 0,47). L'inégalité est conservée si l'indice est converti en poids et calculé sur une base journalière, l'augmentation, en janvier, de la durée du développement juvénile due à la baisse de la température, qui tend à faire baisser le taux journalier de croissance, étant contrebalancée par une amplitude de croissance en poids plus grande.

À titre de comparaison, on mentionnera les indices tirés des données de GRAS et SAINT-JEAN (1978a, tabl. V) : 0,23 pour des conditions de nutrition équivalentes à celles de Layo et 0,59 pour des conditions plus favorables, chez *M. micrura*; 0,21 et 1,46 chez *Diaphanosoma excisum*. Les données fournies par HRBACKOVA-ESSLOVA (1963) (nombre de stades juvéniles et rapports  $LAI/LJI$ ) sur *D. pulicaria* et *D. hyalina* conduisent à des indices compris entre 0,2 et 0,48, et celles de MURUGAN (1975) et MURUGAN et SIVARAMAKRISHNAN (1973) donnent respectivement 0,13 pour *Moina micrura* et 0,28 pour *Simocephalus acutirostratus*.

De telles comparaisons mériteraient d'être étendues et précisées. Toutefois, elles suggèrent déjà que *Moina* ne diffère pas de façon significative des autres cladocères sur le plan de la croissance en poids au cours de la phase juvénile. Peut-être cette espèce prend-elle un avantage au cours de la phase adulte grâce à la forte croissance en poids des embryons qui la caractérise, à condition que cette dernière ne s'ef-

fectue pas au détriment de la croissance en poids du corps des femelles.

En ce qui concerne la croissance en poids de *Mesocyclops ogunnus*, on se référera encore aux observations de GRAS et SAINT-JEAN (1981b) sur les cyclopidés du lac Tchad :  $gN = 0,87 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $gC = 1,13$  à 30 °C chez *M. leuckarti* en période de basses eaux ;  $gN = 0,79$  et  $gC = 0,86$  chez *Th. neglectus*. On peut également mentionner un  $gC$  de 0,76, calculé d'après les poids fournis par BURGIS (1974; tabl. I) pour *M. leuckarti* dans le lac Georges. Le potentiel de croissance de *Mesocyclops* semble donc important. Les taux comparativement plus faibles observés à Layo dans les élevages, sont en partie dus à une prédominance inhabituellement forte (85 %) d'individus mâles à plus faible taux de croissance. Des valeurs supérieures seraient plus représentatives des populations des étangs dont le sex-ratio est plus équilibré (50-60 % de mâles) (BONOU, 1990).

De façon générale, les présentes observations montrent que *M. micrura* et *M. ogunnus*, qui peuplent massivement les eaux chaudes continentales, présentent en milieu saumâtre oligohalin des capacités de développement et de croissance en poids normales. C'est particulièrement vrai pour *Moina*, dont le développement juvénile de moins de 1 j et les taux de croissance de l'ordre de 1 (phases juvénile et adulte réunies) observés à 30 °C font figure de records chez les cladocères. D'autant que ces caractéristiques sont complétées par des fécondités moyennes, qui vont, en milieu naturel, jusqu'à 7,7 œufs/femelle ovigère, avec presque 100 % de femelles ovigères (BONOU, 1990). L'ensemble de ces caractéristiques, et notamment la brièveté du développement juvénile, expliquent les taux d'accroissement de biomasse et les  $P/B$  très élevés (respectivement jusqu'à 0,9 et  $1,3 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ ) constatés dans les étangs (BONOU, *ibid.*). Des taux de production comparables ont été récemment estimés dans un bassin expérimental de lagunage du sud du Maroc par TIFNOUTI et POURRIOT (1989) pour des spécimens beaucoup plus grands (jusqu'à 1,6 mm, contre 0,6 dans le cas présent), atteignant des fécondités de 25 œufs par femelle ovigère. On notera cependant que ces fortes capacités sont dans une certaine mesure contrebalancées par le fait que, dans les étangs, cette espèce n'est présente que par brèves poussées succédant à des quasi-disparitions. En l'absence de prédation importante, les poussées s'expliqueraient par le caractère opportuniste et les fortes capacités de croissance en nombre et en poids de cette espèce, et ses « disparitions » par des passages à une reproduction sexuée. Les passages à la reproduction sexuée seraient déclenchés par la brutale détérioration des conditions de nutrition due à l'expansion de la population, ainsi que le démontre D'ABRAMO (1980) à pro-

pos de *Moina macrocopa*. On notera que ce type de variation d'abondance et de comportement de *Moina* est opposé à ce qui se passe dans le lac Tchad, milieu caractérisé par un peuplement très diversifié soumis à une intense prédation (poissons, larves de *Chaoborus*, Cyclopidés). Dans ce milieu, en effet, cette espèce, bien que présentant des variations saisonnières de biomasse importantes, demeure abondante pendant toute l'année et ne manifeste aucun signe, même épisodique ou partiel, de passage à une reproduction sexuée (SAINT-JEAN, 1983).

Les capacités de *M. ogunnus*, tout en étant élevées, ne sont pas les plus fortes observées jusqu'ici. On ne peut cependant pas en conclure que cette espèce ne réalise pas en milieu saumâtre les potentialités élevées qu'elle présente dans les eaux douces, par exemple dans le lac Tchad. Les forts taux d'accroissement de biomasse qu'elle présente dans les étangs pendant la phase de recolonisation (jusqu'à  $0,76 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ ) (BONOU, 1990), tendraient plutôt à démontrer l'inverse.

La possibilité pour ces espèces typiquement dulçaquicoles de proliférer en milieu oligohalin a déjà été constatée dans la partie est de la lagune Ébrié (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988), et, pour le genre *Moina*, dans le haut estuaire de l'Orénoque (J. REY, comm. pers.). Ce fait n'est guère surprenant en ce qui concerne *Moina*, puisqu'un représentant de ce genre, *M. salina*, est largement développé dans les collections d'eau salée des côtes d'Europe et d'Asie (GORDO et CANAVATE, 1989). Le seuil de tolérance à la salinité de *M. micrura* a été estimé à partir des

variations de son abondance en milieu naturel (BONOU, 1990). Il est d'environ 3,5-4 ‰, donc assez faible. Ce seuil serait nettement plus élevé (égal ou supérieur à 5 ‰) chez *M. ogunnus*, et du même ordre de grandeur, quoique légèrement supérieur, chez *Diaphanosoma excisum*, une espèce qui constitue avec les deux précédentes et deux rotifères d'eaux saumâtres, *Brachionus plicatilis* et *Hexarthra* sp., l'essentiel du peuplement des étangs. Les mécanismes par lesquels s'effectue la disparition de *Moina* au-dessus du seuil précédent n'ont pas été mis en évidence. De même, d'éventuelles modifications de nature morphologique ou métabolique liées au passage en eau salée n'ont pas été étudiées. Dans cet ordre d'idée, on peut toutefois signaler que les formes des étangs, bien que vivant ici dans un milieu non empoisonné, sont généralement plus petites que les formes du lac Tchad (de 410 à 450  $\mu\text{g}$  pour les nouveau-nés et de 620 à 690  $\mu\text{g}$  pour les primipares dans le lac Tchad (GRAS et SAINT-JEAN, 1978b), contre respectivement 360 à 376  $\mu\text{m}$  et 496 à 579  $\mu\text{m}$  à Layo). De même, les adultes de *Mesocyclops* sont généralement plus grands au Tchad (715 et 1 020  $\mu\text{m}$  de longueur pour les mâles et les femelles) qu'à Layo (570 à 600  $\mu\text{m}$  pour les mâles et 850 à 940  $\mu\text{m}$  pour les femelles). Peut-être ces petites tailles sont-elles en relation avec la salinité. On remarquera qu'une évolution inverse, i.e. une diminution de la taille associée à un habitat moins salé, est observée en lagune Ébrié au sein des populations du calanide marin qui peuple ce milieu, *Acartia clausi* (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

## RÉFÉRENCES

- ARFI (R.), GUIRAL (D.) et TORRETON (J. P.), sous presse. — Phytoplanktonic photosynthesis and its control during recolonization in a productive pond (Layo, Côte-d'Ivoire). *Aquatic Sci.*, 53, 1 :
- BARNABE (G.), 1980. — Système de collecte du zooplancton à l'aide de dispositifs autonomes et stationnaires. In *La Pisciculture en Étang*. Éd. R. Billard, Inra Publ., Paris, 215-220.
- BONOU (C. A.), 1990. — Étude de la productivité planctonique dans des étangs d'aquaculture en milieu saumâtre tropical. Thèse de doctorat, INP Toulouse, 220 p.
- BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. Masson et C<sup>ie</sup> Éd., Paris, 200 p.
- BURGIS (M.), 1974. — Revised estimates for the biomass and production of zooplankton in Lake George, Uganda. *Freshw. Biol.*, 4 : 535-541.
- CRUZ (E. M.) et JAMES (C. M.), 1989. — The effects of feeding rotifers (*Brachionus plicatilis typicus*) on the yield and growth of Tilapia (*Oreochromis spilunus*) fry. *Aquaculture*, 77, 4 : 353-361.
- D'ABRAMO (L. R.), 1980. — Ingestion rate decrease as the stimulus for sexuality in population of *Moina macrocopa*. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 3 : 422-429.
- DOWNING (J. A.) et RIGLER (F. H.), 1984. — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell Scientific Publications, London, 501 p.

- GEIGER (J. G.), 1983. — A review of pond zooplankton production and fertilization for the culture of larvae and fingerling striped bass. *Aquaculture*, 35 : 353-369.
- GOPHEN (M.), 1977. — Food and feeding habits of *Mesocyclops Leuckarti* (Claus) in Lake Kinneret (Israel). *Freshw. Biol.*, 7 : 513-518.
- GOPHEN (M.), 1978. — Errors in the estimation of recruitment of early stages of *Mesocyclops leuckarti* caused by the diurnal periodicity of egg production. *Hydrobiologia*, 57 (1) : 59-64.
- GORDO (T.) et CANAVATE (J. P.), 1989. — On the development and reproduction of *Moina salina* (Crustacea : Cladocera). *EAS Special Publication* n° 10 : 121-122.
- GOULDEN (C. E.), 1968. — The systematics and evolution of the Moinidae. *Trans. amer. philos. Soc., n.s.*, 58 : 1-101.
- GRAS (R.), ILTIS (A.) et SAINT-JEAN (L.), 1971. — Biologie des crustacés du lac Tchad. II. Régime alimentaire des entomostracés planctoniques. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 : 285-296.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1976. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de cladocères et de copépodes du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10, 4 : 233-254.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1978a. — Taux de natalité et relations entre les paramètres d'accroissement et d'abondance dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de cladocères à reproduction par parthénogénèse. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12, 1 : 19-63.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1978b. — Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques cladocères du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12, 2 : 119-136.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1981a. — Durée du développement juvénile de quelques copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14, 1 : 39-51.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1981b. — Croissance en poids de quelques copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14, 2 : 135-147.
- GUIRAL (D.) et FERHI (A.), *sous presse*. — Nature and origin of water in Layo aquaculture ponds (Côte-d'Ivoire). *Aquaculture*.
- HART (R. C.), 1985. — Embryonic development times of entomostracan zooplankton from Lake Le Roux (Orange River, South Africa) and their possible relationships to seasonal succession. *Hydrobiologia*, 127 : 17-26.
- HRBACKOVA-ESSLOVA (M.), 1963. — The development of three species of *Daphnia* in the surface water of the slapy reservoir. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 48, 2 : 325-333.
- IVANOVA (M. V.), 1973. — Growth patterns of Copepod crustaceans. *Gidrobiol.* 24, Kiev, 9 : 47-54.
- JANA (B. B.) et PAL (G. P.), 1985. — The life history parameters of *Moina micrura* (Kurz) grown in different culturing media. *Water Res.*, 19 : 863-868.
- KAHAN (D.), UHLIG (G.), SCHWENZER (D.) et HOROWITZ (L.), 1982. — A simple method for cultivating Harpacticoid copepods and offering them to fish larvae. *Aquaculture*, 26 : 303-310.
- LANDRY (M. R.), 1983. — The development of marine calanoid copepods with comments on the isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 614-624.
- LEGENBRE (M.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987. — Peuplements et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo, Côte-d'Ivoire) : étude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture*, 67 : 321-341.
- LEMOALLE (J.), 1979. — Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-76). Relations avec les conditions de milieu. Thèse d'État, Univ. Paris-VI, ORSTOM, 311 p.
- LONGHURST (A. R.), 1986. — Instar increments in copepods growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43 : 1671-1674.
- LORENZEN (C. J.), 1967. — Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.
- MILLER (C. B.), JOHNSON (J. K.) et HEINLE (D. R.), 1977. — Growth rules in the marine copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 2 : 326-335.
- MURUGAN (N.) et SIVARAMAKRISHNAN (K. G.), 1973. — The biology of *Simocephalus acutirostratus* king (Cladocera : Daphnidae) — laboratory studies of life span, instar duration, egg production, growth and stages in embryonic development. *Freshwat. Biol.* 3 : 77-83.
- MURUGAN (N.), 1975. — Egg production, development and growth in *Moina micrura* Kurz. *Fresh. Biol.*, 5, 3 : 245-250.
- MYRAND (B.) et NOUE (J. de la), 1982. — Croissance individuelle et dynamique de population de *Daphnia magna* en culture dans les eaux usées traitées. *Hydrobiologia*, 97 : 167-177.
- NORMAN (K. E.), BLAKELY (J. E.) et CHEW (K. K.), 1979. — The occurrence and utilization of the cladoceran *Moina macrocopa* (Straus) in a Kraft pulp mill treatment Lagoon. *Proc. World Maricul. Soc.*, 10 : 116-121.
- OHNO (A.), TAKANASHI (T.) et TAKI (Y.), 1990. — Dynamics of exploited populations of the calanoid copepod, *Acartia tsuensis*. *Aquaculture*, 84 : 27-39.
- ORCUTT (J. D. jr.) et PORTER (K. G.), 1983. — Diel vertical migration by zooplankton : constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 4 : 720-730.



- ORCUTT (J. D. jr.) et PORTER (K. G.), 1984. — The synergistic effects of temperature and food concentration on life history parameters of *Daphnia*. *Oecologia*, 63 : 300-306.
- PAFFENHÖFER (G. A.) et ORCUTT (J. D. jr.), 1986. — Feeding, growth and food conversion of the marine cladoceran *Penilia avirostris*. *J. Plankt. Res.*, 8, 4 : 741-754.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16, 2 : 151-163.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1988. Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : peuplements, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse d'État, Univ. Aix-Marseille-II, 390 p.
- PAUW (N. de), LAUREYS (P.) et MORALES (J.), 1981. — Mass cultivation of *Daphnia magna* strauss on rice bran. *Aquaculture*, 25 : 141-152.
- PLANAS (M.) et ESTEVEZ (A.), 1989. — Effects of diet on population development of the rotifer *Brachionus plicatilis* in culture. *Helgoländer Meeresunters.*, 43 : 171-181.
- PONT (D.), 1983. — Recherches quantitatives sur le peuplement de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. Thèse de doctorat d'État, Univ. de Provence, fac. sci. de Marseille, 353 p.
- SAINT-JEAN (L.), 1983. — The zooplankton in lake Chad. Eds J.-P. CARMOUZE *et al.*, Dr. W. Junk Publishers, Neetherlands : 199-232.
- STOTTRUP (J. G.) RICHARDSON (K.), KIRKEGAARD (E.) et PIHL (N. J.), 1986. — The cultivation of *Acartia tonsa* DANA for use as a live food source for marine fish larvae. *Aquaculture*, 52 : 87-96.
- TAYLOR (B. E.), 1985. — Effects of food limitation on growth and reproduction of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.*, 21 : 285-296.
- TIFNOUTI (A.), POURRIOT (R.), 1989. — Dynamique d'une population de *Moina micrura* (Crustacea, Cladocera) dans un bassin de lagunage à Marrakech (Maroc). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (3) : 239-250.
- VAN DE VELDE (I.), 1984. — Revision of the African species of the genus *Mesocyclops* Sars, 1914 (Copepoda : Cyclopiidae). *Hydrobiologia*, 109 : 3-66.
- VIJVERBERG (J.), 1980. — Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, the Neetherlands. *Fresh. Biol.*, 10 : 317-340.
- VIJVERBERG (J.) et RICHTER (A. F.), 1982. — Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* leydig and *Daphnia cucullata* in Tjeukemeer, The Neetherlands. In : Populatie dynamika en Productie van zooplankton in Het Tjeukemeer, Thèse, Rijkuniversiteit te Leiden : 95-146.
- WATANABE (T.) KITAJIMA (C.) et FUJITA (S.), 1983. — Nutritional values of live organisms used in Japan for mass production of fish : a review. *Aquaculture*, 34 : 115-143.
- WINBERG (G. G.), 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Acad. Press New York, 175 p.