

***Dynamique d'une population de
Moina micrura (Crustacea, Cladocera)
dans un bassin de lagunage
à Marrakech (Maroc)***

A. TIFNOUTI (1) et R. POURRIOT (2)

RÉSUMÉ

Au cours d'un suivi annuel du zooplancton d'un bassin de lagunage, une population de Moina micrura s'est maintenue durant 1,5 mois (14 avril-2 juin). Des récoltes à intervalles de temps rapprochés (2 fois par semaine) ont permis de suivre la cinétique de la croissance de cette population.

Celle-ci connaît tout d'abord une période de croissance rapide et intensive : la fécondité élevée et la brièveté du développement juvénile ajoutées à un poids individuel élevé, aboutissent à un taux de croissance pondéral de la population assez exceptionnel. Une alimentation optimale en qualité et en quantité, des températures élevées (18 à 24 °C) et l'absence de prédateurs expliqueraient ces fortes productions.

Puis la population disparaît aussi soudainement qu'elle est apparue. Les causes de cette disparition sont analysées. La qualité de l'eau et une surdensité algale (effets toxiques de l'ammoniac ou de substances organiques?) pourraient être les principales raisons de ce développement limité et de l'absence de Daphniidés généralement communs dans ce type de milieu.

MOTS-CLÉS : Lagunage — Zooplancton — Cladocères — *Moina micrura* — Dynamique de population — Maroc.

ABSTRACT

POPULATION DYNAMICS OF *MOINA MICRURA* (CRUSTACEA, CLADOCERA) IN A SEWAGE OXIDATION POND IN MARRAKECH (MOROCCO)

In the course of an annual study on zooplankton from a sewage oxidation basin, a population of Moina micrura appeared briefly (14 March-2 June 1986). On the basis of samples collected twice a week, the kinetics of this population has been established.

First, a period of fast and intensive growth is observed : at 24 °C the high fecundity and the rapid development of juveniles, added to an important individual weight, resulted in an exceptional weight increase of the population as a whole. An optimal quality and quantity of food, high temperatures and the absence of predators can explain this high production.

(1) Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Cadi Ayyad, Boulevard du Prince Moulay Abdellah, B. P. S 15, Marrakech, Maroc.

(2) Laboratoire d'Écologie, École Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, F-75230 Paris, France.

The population then decreased as fast as it had developed. The reasons of this decline have been analysed. Water quality and high algal density (toxic effects) could be the main causes of the short-lived growth period of the Moina population and of the absence of daphnids, usually common in this type of water.

KEY WORDS : Sewage oxidation basin — Zooplankton — Cladocera — *Moina micrura* — Population dynamics — Morocco.

INTRODUCTION

Plusieurs techniques sont couramment utilisées pour l'épuration des eaux usées. Parmi celles-ci, le lagunage présente l'avantage, pour les pays disposant d'espace et d'ensoleillement, d'un faible coût de fonctionnement (SAUZE, 1973; RIVIERE, 1976).

La ville de Marrakech ayant à choisir prochainement entre divers procédés d'épuration pour ses eaux usées, l'université a proposé d'étudier, dans le cadre d'une action intégrée franco-marocaine (n° 75), le fonctionnement d'un modèle réduit de lagunage.

A cette fin, des variables physico-chimiques (température, pH, oxygène dissous, transparence, entre autres) ainsi que les peuplements bactériens, phyto- et zooplanctoniques ont été suivis au cours d'un cycle annuel.

Au-delà de la destruction des germes pathogènes, premier objectif à atteindre pour le recyclage des eaux usées, peut se poser le problème de l'élimination voire de l'utilisation de la matière organique produite par ces milieux riches. Dans ce contexte le rôle du zooplancton dans les processus d'épuration a rarement été pris en considération (ANGELI, 1979).

Outre les protozoaires ciliés, indéterminables sur les échantillons fixés, deux espèces dominent le zooplancton : le rotifère *Brachionus calyciflorus* (espèce pérenne) et le cladocère *Moina micrura* (présent seulement 1,5 mois en 1986).

La présente note concerne l'analyse de cette dernière population.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Description des bassins expérimentaux

L'ouvrage est formé de deux bassins disposés en série et ayant les mêmes dimensions : 54 × 61 m (Fig. 1).

La forme des bassins est presque circulaire, aussi, pour éviter des zones mortes, chacun d'eux est subdivisé par une île allongée.

La profondeur moyenne de l'eau est de 1,5 m. Le système est alimenté grâce à un canal qui draine une partie des eaux usées. Cette eau, après avoir subi un dégrillage, est injectée au fond du premier bassin.

L'eau, débordant au niveau de l'ouvrage de passage situé entre le premier et le deuxième bassin, arrive dans ce dernier d'où elle est ensuite évacuée par débordement au niveau du canal de sortie.

Le débit moyen mensuel est de $1,49 \pm 0,18 \text{ L s}^{-1}$. Le temps de séjour moyen de l'eau dans le bassin est de l'ordre de 50 jours.

Méthodes d'études

DONNÉES D'ÉCHANTILLONNAGE

Les paramètres physico-chimiques (pH, température, oxygène dissous, conductivité) sont mesurés directement sur le terrain tous les 15 jours à deux profondeurs (surface et fond) avec une multisonde Horiba-U7. La transparence est mesurée à l'aide d'un disque de Secchi.

Les prélèvements de zooplancton sont faits deux fois par semaine en quatre stations, S₁, S₃, S₄, S₆ (Fig. 1), à l'aide d'un filet à plancton conique, de 22 cm de diamètre, de 100 cm de longueur et de 40 µm de vide de mailles. Trois traits verticaux sont effectués au niveau de chaque station et les trois échantillons sont mélangés (TIFNOUTH, 1987).

Plusieurs variables concernant la population de *M. micrura* sont estimées :

- l'abondance totale,
- l'abondance par classe de taille,
- le nombre de femelles ovigères,
- le nombre d'œufs par femelle ovigère (moyenne calculée sur 20 femelles par récolte),
- la date d'apparition des mâles et des femelles éphippiales ainsi que leur abondance relative.

La chlorophylle *a* est dosée deux fois par mois en chaque station, sur un volume de 40 ml d'eau filtrée sur filtre whatman GFC de 1,2 µm de porosité, broyé dans 10 ml d'acétone à 90%. La suspension est placée au froid et à l'obscurité pendant 24 h puis centrifugée. Les dosages sont effectués dans un spectrophotomètre à 750, 663, 645 et 630 nm et les teneurs en chl. *a* calculées à l'aide des équations spectrophotométriques trichromatiques (SCOR-UNESCO, 1966). Les teneurs en chl. *a* ainsi que les données concernant le peuplement algal sont fournies par CHIFAA (1987).

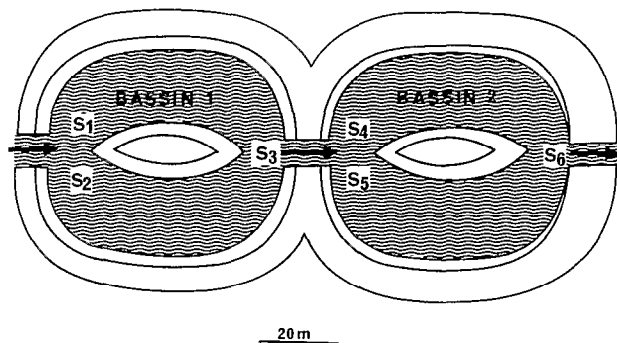


FIG. 1. — Schéma des bassins et emplacements des points de prélèvements
The experimental pools and location of the stations

CALCUL DE LA BIOMASSE

Le poids sec moyen d'un individu de chaque classe de taille a été estimé selon les méthodes décrites par PIKRYL (1980) et PONT (1983).

La séparation en classes de taille résulte des mesures faites sur trois échantillons (récoltés à des dates différentes : 17 avril, 3 et 11 mai) de deux cents individus pris au hasard dans chaque prélèvement.

Pour établir le poids sec moyen de chaque classe de taille, 100 individus de chaque catégorie, issus d'un même prélèvement sont placés en dessiccateur à 105 °C pendant 2 heures puis transférés dans une coupelle en aluminium préalablement pesée (après séchage à 105 °C). Après refroidissement, les cladocères sont pesés par groupe de 5 dans une microbalance de sensibilité 0,1 µg.

ÉVALUATION DE LA PRODUCTION

La population de *M. micrura* ayant une reproduction continue, au moins jusque vers le 8 mai où apparaissent des signes d'arrêt de la reproduction (fécondité réduite puis nulle, apparition puis dominance des individus sexués), la production journalière (P_j) a été calculée après évaluation du taux de natalité instantané (b) de la population, par l'équation :

$$P_j = b B,$$

où B est la biomasse totale des individus des 3 classes de taille dans chaque prélèvement ;

b est estimé d'après la relation

$$b = 1/D_e \ln(1 + N_0/N_j) \text{ (PALOHEIMO, 1974),}$$

où $1/D_e$ est le taux de développement embryonnaire, N_0 est le nombre d'œufs dans chaque échantillon (= nombre de femelles ovigères × nombre moyen d'œufs par femelle ovigère),

et N_j , le nombre total d'individus des 3 classes de taille pour l'échantillon considéré.

Le taux de développement embryonnaire a été calculé d'après l'équation $1/D_e = f(T)$ établie pour cette espèce par GRAS et SAINT-JEAN (1978b). Il est à noter que cette équation fournit les valeurs de D_e les plus élevées pour le genre (cf. HART, 1985). Le taux de développement embryonnaire a été ainsi estimé égal à 0,35 pour la première période où la température moyenne était de 20,3 °C (du 17 avril au 2 mai) et à 0,65 pour la période suivante où la température moyenne était de 24 °C (5 au 30 mai).

Les conditions d'application et la validité de la relation précédente sont précisées dans divers travaux dont ceux de PALOHEIMO (*loc. cit.*), GRAS et SAINT-JEAN (1978a), TAYLOR et SLATKIN (1981) et GABRIEL *et al.* (1987). Elle exprime le taux de natalité d'une population stable dont les œufs, les embryons et les individus libres subissent le même taux de mortalité. Outre ces conditions, la méthode retenue, supposant l'égalité des temps de renouvellement en effectif et en biomasse, implique une croissance en poids des individus exponentielle et constante. Les avantages et inconvénients de cette méthode par rapport à d'autres sont notamment rappelés par WINBERG (1971), EDMONSON (1979) et plus récemment par DOWNING et RIGLER (1984).

RÉSULTATS

Caractères généraux des eaux du lagunage et fluctuations observées dans le second bassin, durant la période de développement des Cladocères (14.04.-01.06.1986)

Les eaux du lagunage sont alcalines (pH de 7,5 à 10), très minéralisées (la conductivité varie de 1 à 1,7 mS cm⁻¹) et très turbides (la transparence est limitée à 4-6 cm de juillet à octobre et n'atteint au maximum que 26 cm en avril dans le second bassin ; TIFNOUTI, 1987 ; Fig. 2). Cette turbidité est pour une large part liée à l'abondance du phytoplancton : la teneur en chl. *a* du deuxième bassin est rarement inférieure à 250 µg L⁻¹ (sauf en avril) et présente deux pics principaux en 1986, l'un en février, l'autre en octobre (Fig. 2, CHIFAA, 1987).

La température des eaux varie de 10 à 30 °C au cours de l'année avec des écarts entre le fond et la surface relativement faibles (jusqu'à 3 °C maximum en avril et mai 1986 ; Tabl. I). Les teneurs en oxygène dissous sont très variables, tant dans le temps que dans l'espace. Un fort déficit en oxygène de toute la colonne d'eau est observé en mars puis durant tout l'été, alors qu'à d'autres époques (au printemps et dans une moindre mesure, à l'autom-

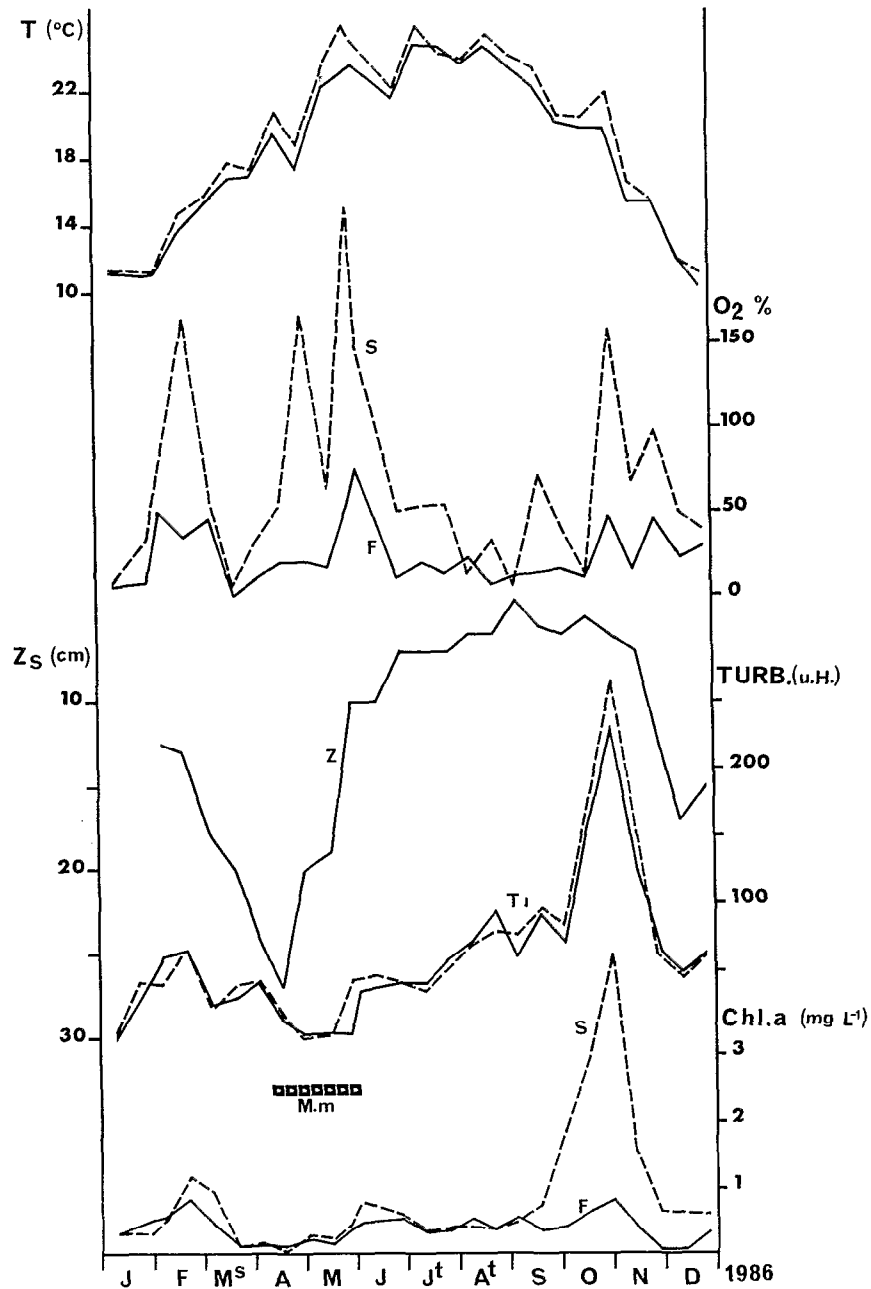


FIG. 2. — Fluctuations de quelques variables du milieu : température ($T^{\circ}\text{C}$), saturation en oxygène dissous ($\text{O}_2\%$), transparence (Z_s en cm), turbidité (Tu en unités arbitraires Horiba) et chl. a au cours de l'année 1986 à la station S_4 (tireté = surface, S; trait plein = fond, F)

Fluctuations of some environmental variables : temperature ($T^{\circ}\text{C}$), oxygen saturation ($\text{O}_2\%$), transparency (Z_s in cm), turbidity (Tu, arbitrary Horiba units) and chl. a, during the year 1986 at station S_4 (dashed line = surface, S; solid line = bottom, F)

TABLEAU I

Valeurs de quelques facteurs physico-chimiques relevés du 17 avril au 2 juin

La première valeur a été relevée en surface, la seconde au fond
Values of some physico-chemical parameters from april 17 to june 2 (1986)

The first value is relative to the surface, the second, to the bottom

Dates	Température en °C	pH	Oxygène en mg L ⁻¹	Chl.a en µg L ⁻¹
17.04	20,9-19,7	8,1-8,1	4,8-1,9	23-118
30.04	19,0-17,6	8,8-8,3	15,6-2,0	286-256
15-05	23,9-22,5	8,5-8,3	5,4-1,5	226-148
29.05	26,0-23,3	8,8-8,4	18,6-4,5	433-394
02.06	25,0-24,7	9,0-8,5	12,2-5,5	769-464

ne), les eaux superficielles sont souvent sursaturées et les eaux profondes déficitaires (Fig. 2).

Durant la période de développement de *Moina micrura*, on observe une baisse de température fin avril (la température moyenne passe de 20,3 à 18,3 °C) suivie d'une remontée en mai (23 à 25 °C). La teneur en O₂ dissous ne descend pas en dessous de 60 % de la saturation en surface. Une nette augmentation de la concentration en chl. *a* est observée fin mai (Tabl. I).

Relation taille-poids

Trois classes de taille ont été choisies d'après la distribution d'abondance des individus en fonction de leur taille dans trois échantillons (Fig. 3) :

$$C_1 = 0,3 - 0,7 \text{ mm}$$

$$C_2 = 0,7 - 1,1 \text{ mm}$$

$$C_3 = 1,1 - 1,6 \text{ mm}$$

La dernière classe comprend des femelles ovigères et des femelles sans œufs.

Les poids secs moyens de 5 individus mesurés pour chacune des trois classes sont les suivants (moyenne de 20 pesées) :

$$C_1 : 5,86 \pm 0,53 \text{ µg, soit par individu : } 1,17 \text{ µg}$$

$$C_2 : 40,18 \pm 1,09 \text{ µg, soit par individu : } 8,04 \text{ µg}$$

$$C_3 : 71,77 \pm 4,37 \text{ µg, soit par individu : } 14,4 \text{ µg}$$

L'équation de régression obtenue à partir de ces valeurs est :

$$W = 7,89 L^{2,58}$$

où le poids sec, *W*, est exprimé en µg et la taille, *L*, en mm.

Cette équation est très semblable à celle donnée par DUMONT *et al.* (1975) pour cette espèce : $W = 6,61 L^{2,57}$.

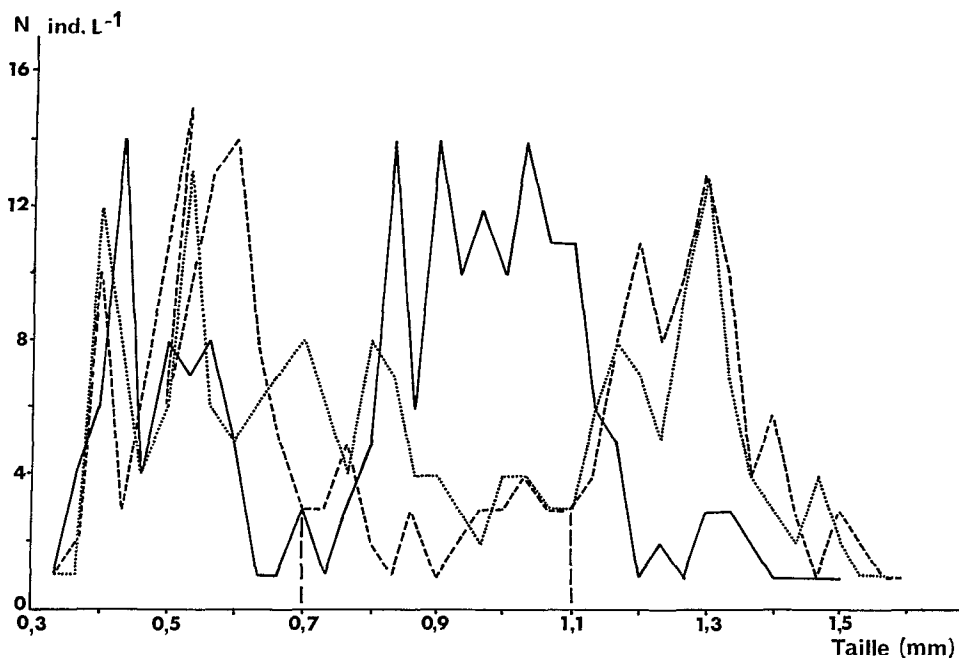


FIG. 3. — Répartition de l'abondance des *Moina* en fonction de leur taille dans trois échantillons : 17 avril (trait plein), 3 mai (tireté) et 11 mai 1986 (pointillé)

Distribution of the Moina abundance in relation to their size structure in three samples : 17.04 (solid line), 03.05 (dashed line), 11.05.1986 (dotted line)

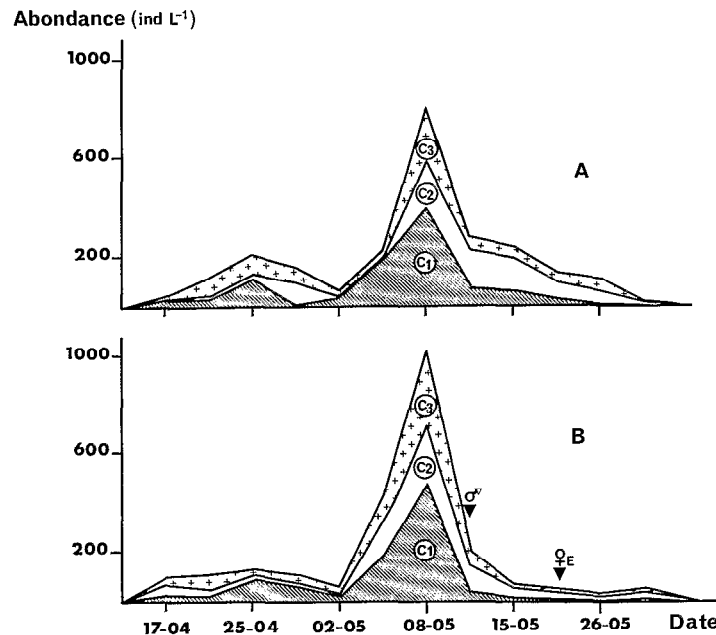


FIG. 4. — Fluctuations d'abondance cumulée des 3 classes de taille, C_1 , C_2 , C_3 , de *Moina* au cours du temps aux stations S_6 (A) et S_4 (B). Les flèches indiquent les dates d'apparition des mâles et des femelles éphippiales en S_4 .
 Abundance variations of the 3 size classes, C_1 , C_2 , C_3 (cumulated data) of *Moina* during period observed at two stations S_6 (A) and S_4 (B).
 The arrows show the dates of appearance of males and ephippial females in S_4 .

Comparaison des stations

Dans le premier bassin, *M. micrura* n'est présente qu'à la station 3 et en faible abondance. Les densités sont nettement plus élevées dans le deuxième bassin. Elles sont très semblables dans les 2 stations où l'évolution de la population est comparable (Fig. 4A et B). De ce fait, seule la station 4, moins sensible aux éventuels effets de l'émissaire, sera prise en compte dans la suite de cette étude.

Évolution de l'abondance de *Moina micrura* à la station 4

Trois phases successives peuvent être distinguées (Fig. 4B).

Durant la première phase, du 14 au 29 avril, les effectifs, initialement faibles, augmentent progressivement. Le pourcentage de femelles ovigères est élevé (supérieur à 76 %; Fig. 5) mais leur fécondité reste relativement modérée (8 à 13 œufs par femelle; Fig. 5). Au 25 avril, les jeunes (C_1) représentent environ 70 % de la population (Fig. 6.).

La seconde phase, du 2 au 8 mai, est caractérisée par une augmentation exponentielle des effectifs. La

proportion de femelles ovigères est toujours élevée (supérieure à 85 %, fig. 5) et leur fécondité s'accroît (plus de 20 œufs par femelle), ce qui se traduit par une nette dominance numérique des jeunes stades (C_1) dont la proportion se stabilise vers 40 %.

Au cours de la troisième phase, les effectifs chutent brutalement (surtout ceux des jeunes C_1) et la fécondité régresse jusqu'à devenir nulle au 26 mai. En même temps, des mâles apparaissent en faible nombre à partir du 12 mai où ils représentent environ 2 % de la population. Leur participation à l'effectif total atteint 14 % le 18 mai puis régresse à 2,9 % le 26 et à moins de 1 % le 29 mai. De taille moyenne égale à environ 0,8 mm, ils sont intégrés aux classes de taille C_1 et C_2 . La présence de femelles éphippiales est constatée le 18 mai avec une abondance relative de 12 % qui augmente ensuite jusqu'à représenter l'essentiel de la population (60 % le 29 mai et 80 % le premier juin) avant sa disparition totale. Étant donné ces changements radicaux de la structure de la population, les valeurs de la production relatives à cette troisième phase ne sont fournies qu'à titre indicatif.

En ce qui concerne la microfaune présente à la même époque, on observe une chute de la population de *Brachionus calyciflorus* (largement dominante

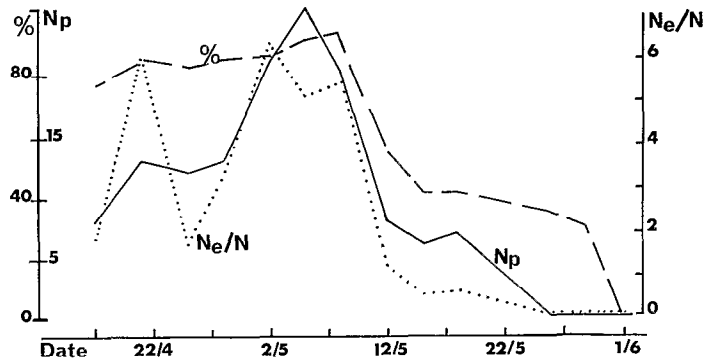


FIG. 5. — Variations du pourcentage de femelles ovigères (%), du nombre d'œufs par portée (N_p) et du nombre d'œufs par individus (N_e/N) en fonction du temps à la station S_4

Variations in the percentage of ovigerous females (%), the number of eggs per brood (N_p) and the number of eggs per individual (N_e/N) in relation to the period at station S_4

toute l'année; TIFNOUTI, 1987). Cette chute est particulièrement marquée à partir du 8 mai et accompagne donc celle des cladocères, mais, contrairement à ceux-ci, la population de rotifères s'accroît à nouveau dès le 29 mai (Fig. 7).

Les protozoaires (essentiellement des ciliés), présents dans le deuxième bassin mais en moindre quantité que dans le premier (TIFNOUTI, 1987), varient de 1 235 (moyenne des effectifs au fond et en surface) à 3 400 individus par litre, maximum atteint fin avril (Fig. 7).

Biomasse et production

Les fluctuations de biomasse des *Moina* suivent celles de l'abondance (Tabl. II; Fig. 8) mais avec

une participation inverse des classes de taille 1 et 3 : abondance forte mais biomasse faible pour la première et inversement pour la dernière. La productivité (P/B) journalière régresse bien évidemment à partir du 8 mai mais présente en outre une nette diminution temporaire du 21 au 25 avril (Fig. 9).

La production totale au cours du mois (17.04 au 18.05) est de 44,2 mg L⁻¹ pour une biomasse moyenne de 1,53 mg L⁻¹, soit un P/B mensuel de 28,9. La production journalière moyenne atteint 1,43 mg L⁻¹.

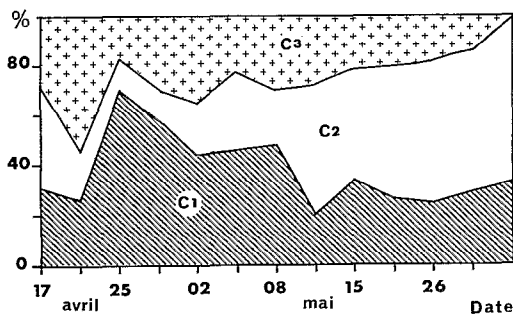


FIG. 6. — Variations du pourcentage respectif des trois classes de taille de *M. micrura* en fonction du temps à la station S_4
Percentage variations of the three size classes during the period at station S_4

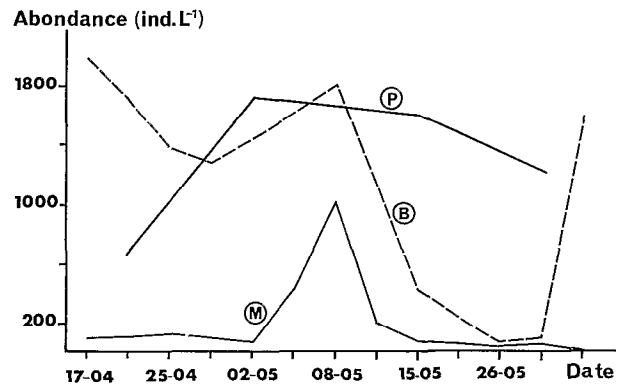


FIG. 7. — Variations d'abondance de *M. micrura* (M), de *Brachionus calyciflorus* (B) et des Protozoaires (P) au cours du temps à la station S_4 ; échelle d'abondance pour les Protozoaires = $N/2$

Abundance variations of *M. micrura* (M), *Brachionus calyciflorus* (B) and Protozoa (P) in relation to the period at station S_4 ; scale for Protozoa abundance = $N/2$

TABLEAU II

Biomasse (B en $\mu\text{g L}^{-1}$), production journalière (P_j en $\mu\text{g L}^{-1} \text{j}^{-1}$) et taux de renouvellement journalier (P/B) de *M. micrura*
 Biomass (B in $\mu\text{g L}^{-1}$), daily production (P_j in $\mu\text{g L}^{-1} \text{j}^{-1}$) and daily turn-over rate (P/B) of *M. micrura*

Dates	B	P_j	P/B
17.04	767	274	0,36
21.04	1022	690	0,68
25.04	561	191	0,34
28.04	648	325	0,50
02.05	414	533	1,29
05.05	2661	3116	1,17
08.05	6651	7981	1,20
12.05	1752	894	0,51
15.05	493	133	0,27
18.05	368	108	0,29

DISCUSSION

Les cladocères du genre *Moina*, *M. micrura* en particulier, sont thermophiles, donc communs en régions chaudes, et affectionnent les eaux chargées en matières organiques (PACAUD, 1939). Leur présence dans un bassin de lagunage où ils trouvent des conditions favorables à leur développement, n'est donc pas surprenante.

En revanche, la grande taille (maximum = 1,6 mm) atteinte par cette population est peu banale, la taille maximale généralement indiquée étant plus proche de 1,2 mm (GOULDEN, 1968). Cette taille exceptionnelle peut résulter d'une alimentation optimale et de l'absence de prédateurs (poissons essentiellement), présents dans la plupart des autres

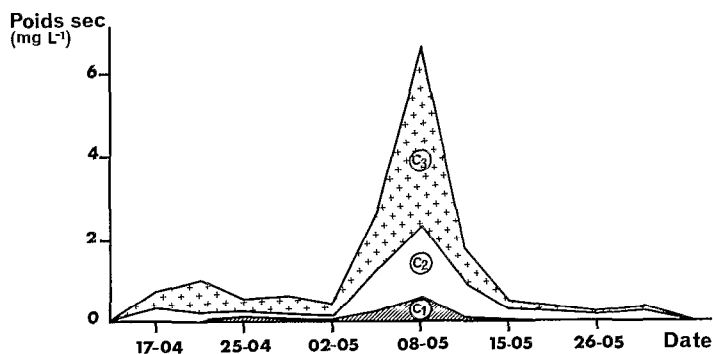


FIG. 8. — Variations de la biomasse cumulée des trois classes de taille de *Moina* en fonction du temps à la station S_4
 Variations in the cumulated biomass of the 3 size classes in relation to the period at station S_4

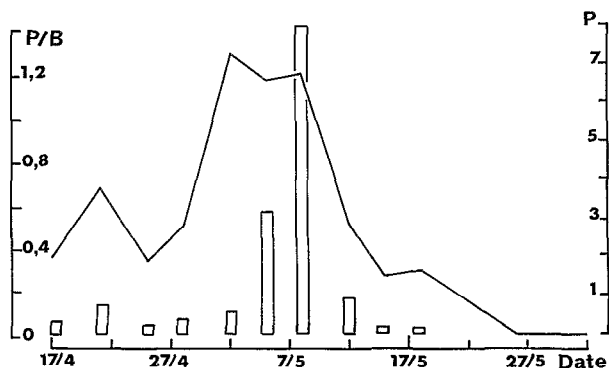


FIG. 9. — Variations de la production (P_j , colonnes) et du P/B (trait plein) journaliers de *Moina* au cours de leur période de présence
 Fluctuations of the *Moina* daily production (P_j , bars) and of the daily turn-over rate of biomass (P/B , solid line)

milieux et dont l'action sur la taille des populations proies est connue (cf. *in* POURRIOT, 1982; LAZZARO, 1987).

M. micrura se nourrit essentiellement d'algues de petite taille (< 30 μm), le plus souvent unicellulaires ou cénobiales (chlorococcales), plus rarement filamenteuses (*Melosira*) (GRAS *et al.*, 1971; PONT, 1983). Les chlorococcales et les diatomées semblent constituer la nourriture préférée du genre dont l'éventail alimentaire est toutefois large et inclut des flagellés (PACAUD, 1939; KOMORA, 1966; BOGATOVA, 1967; KRYUTCHKOVA, 1967; INFANTE, 1978) ainsi que des détritiques fins et les bactéries associées si l'on en juge d'après les cultures en milieux organiques à base de purins d'origines diverses (JANA and PAL, 1985).

Dans le bassin 2, la population algale pendant la période considérée est caractérisée par un peuplement dominé par des *Chlorella* accompagnées d'*Euglena clavata* (CHIFAA, 1987).

La valeur nutritive de ces algues convient bien à la croissance et à la reproduction de *M. micrura* dont les femelles ovigères portent de 8 à 21 œufs en moyenne par portée (Fig. 5), ce qui donne un nombre moyen d'œufs par individu et par jour de $3,1 \pm 2,3$. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur, voire supérieures à celles données par MURUGAN (1975) et par JANA et PAL (1985) pour la même espèce maintenue au laboratoire à une température nettement plus élevée (28-30 °C) que celle du lagunage pour la période étudiée (22,3 °C).

A cette fécondité élevée s'ajoute un temps de développement juvénile très court (voisin du temps de développement embryonnaire, selon GRAS et SAINT-JEAN, 1983). Il s'ensuit une rapidité de croissance de la population, en particulier aux températures élevées. La population du bassin atteint à plusieurs reprises un taux de natalité journalier supérieur à 1,2 ind. par femelle et par jour alors que le maximum est de 1 au lac Tchad (GRAS et SAINT-JEAN, 1983) et de 0,35 dans un lac sud-africain (HART, 1987).

Compte tenu du poids individuel élevé des jeunes et des adultes, il n'est donc pas surprenant de constater dans ces conditions l'intensité de la production et du rapport P/B de cette population : la production journalière atteint 1,23 mg (elle est de 0,78 pour la même espèce au lac Lanao, LEWIS, 1979) et la productivité (P/B) 2 fois plus élevée qu'au lac Tchad (GRAS et SAINT-JEAN, 1983) et 3 fois plus qu'au lac Lanao (LEWIS, 1979).

La diminution passagère de la productivité journalière au 25 avril (Fig. 9) correspond à une baisse du nombre d'œufs par individu (visible sur la figure 5), due essentiellement à une augmentation en nombre et en pourcentage des jeunes (Fig. 6).

Un autre problème que soulève le présent travail a trait aux raisons de la disparition brutale de cette espèce après une courte période (un mois et demi) de développement et de sa non réapparition.

Une carence alimentaire paraît peu probable car le peuplement phytoplanctonique paraît capable, à lui seul, de supporter toute l'année un développement régulier de la population de cladocères : teneur en chl. *a* très élevée et dominance de petites algues (CHIFAA, 1987). En outre, on constate que l'apparition de la population de *Moina* coïncide avec la période du minimum en chl. *a*. L'apparition des mâles qui résulterait d'une diminution rapide du taux d'ingestion chez *M. macrocopa* (D'ABRAMO, 1980) irait dans le sens d'une réduction de la nourriture disponible. Toutefois, d'autres facteurs, d'ordre qualitatif, peuvent déclencher la reproduction sexuée : ainsi VAN DEHN (1955) attribue la formation de mâles à l'élévation du taux de lipides dans la nourriture. Dans le bassin de lagunage, il paraît plus vraisemblable de rechercher le déterminisme de la reproduction sexuée dans une modification qualitative de la nourriture plutôt que dans une réduction en quantité.

Par ailleurs, il est à noter que la population de *Brachionus calyciflorus*, coexistant initialement avec les *Moina*, régresse simultanément (Fig. 7). Il est donc probable que le même facteur soit à l'origine de la chute de ces deux populations. Toutefois, les effectifs de la population de rotifères retrouvent leur niveau antérieur dès la fin mai, contrairement à ceux des cladocères. Comme l'éventail alimentaire de ces deux populations est similaire (*B. calyciflorus* se nourrit de particules de taille inférieure à 20 μm ; POURRIOT, 1965, 1977), une carence alimentaire paraît donc bien improbable pour les *Moina*.

Si les températures basses (< 18 °C) peuvent expliquer l'absence de *Moina* en période hivernale, une influence défavorable des températures élevées est exclue, l'espèce supportant des températures allant jusqu'à 30 °C, voire même supérieures (GRAS et SAINT-JEAN, 1978; MURUGAN, 1975, JANA and PAL, 1985; HART, 1985).

La disparition des cladocères à partir du 2 juin coïncide avec une brutale chute de la teneur en O₂ (Fig. 2). Il est néanmoins difficile d'attribuer à la baisse de l'oxygène la cause de cette disparition des *Moina* car celles-ci résistent généralement bien à de faibles teneurs (PACAUD, 1939). Selon LIEBERMANN (1970), *M. brachiata* montre une préférence pour les eaux dont la saturation en O₂ varie de 4 à 37 %; or, la valeur minimale est rarement atteinte au fond du bassin et ne l'est jamais en surface. Il paraît donc plus vraisemblable que l'oxygénation, toujours supérieure en surface, soit plus un facteur de répartition des individus dans le gradient vertical qu'un facteur

d'exclusion, à l'exemple de ce que l'on observe pour les rotifères du bassin en juin et juillet (TIFNOUTH, 1987).

Il faudrait alors rechercher les causes de la disparition de la population de *Moina* dans une plus grande sensibilité à un facteur toxique, quoique le genre témoigne d'une polluerésistance élevée (cf. ci-après). Une toxicité des composés azotés (NH_3 et NO_2^-) paraît peu probable, ceux-ci diminuant d'avril à début juin (et même au-delà pour NH_4^+ ; OUAZZANI, 1987). A noter, toutefois, qu'un pH alcalin favorise la transformation de NH_4^+ en NH_3 et que le pH de l'eau du lagunage s'élève de 8,1 le 17 avril à 8,8 le 30 avril et reste à ce niveau (8,5-8,8) durant tout le mois de mai.

Un effet toxique dû aux algues, connu par ailleurs (cf. RYTHÉ, 1954; FOGG, 1971), a déjà été envisagé par ANGELI (1979) dans des milieux de même type. Or, la chute du taux d'oxygène au début juin correspond au développement d'une cyanophycée du genre *Synechocystis* qui se maintient durant tout l'été (J. DARLEY, communication personnelle). Seules des expériences complémentaires pourront nous renseigner sur son éventuelle toxicité.

La non-réapparition de *Moina* au cours de l'année pourrait résulter de la persistance de ces effets défavorables à la reproduction parthénogénétique ou d'un blocage de l'éclosion des éphippies.

Dans la plupart des bassins de lagunage, le peuplement de cladocères est dominé par une autre espèce, *Daphnia magna* (LOEDOLFF, 1965; ANGELI, 1979; PIZAY-PARENTY, 1985), plus eurhythme et de taille nettement supérieure à *M. micrura*. On peut se poser la question de savoir pourquoi cette daphnie présente dans d'autres milieux autour de Marrakech ne s'est pas implantée dans ce bassin. Or, LOEDOLFF (1965) observe que *M. micrura* est le cladocère le plus abondant dans un étang d'oxydation primaire alors que *D. magna* domine dans les étangs d'oxydation secondaire et tertiaire. DINGES (1973, cité par ANGELI, 1979) observe dans des bassins de lagunage au Texas le remplacement des daphniidés par des moïnidés lorsque le pH et la concentration en NH_4^+ deviennent élevés. Dans des étangs de lagunage au nord de la France, ANGELI (1979) constate également un déplacement au profit des *Moina* en présence d'une forte charge polluante, d'une température élevée et d'une activité algale intense, caractérisée par un pH élevé (atteignant momentanément une

valeur de 12!). Inversement, une baisse du pH à 8 entraîne le retour des daphnies. Indépendamment des différences dans leur polluerésistance, la compétition entre ces deux cladocères pourrait dépendre d'une stratégie démographique spécifique et du niveau des ressources.

La succession de taxons observée par ANGELI (1979) selon un gradient d'oxydation de la matière organique (ciliés \rightarrow *Brachionus calyciflorus* ou autres rotifères \rightarrow *Daphnia magna*) pourrait être complétée ainsi :

Ciliés \rightarrow *B. calyciflorus* \rightarrow *M. micrura* \rightarrow *D. magna*.

Dans ce cadre, la faible occupation du deuxième bassin par *M. micrura* et l'absence de *D. magna* (alors que *B. calyciflorus* domine) pourraient s'expliquer par une insuffisance de l'oxydation de la matière organique (donc de la qualité de l'eau).

Les cladocères, et en particulier *D. magna*, sont de bons filtreurs capables de clarifier les eaux chargées en matières en suspension : leur efficacité dans les bassins de lagunage a été soulignée par ANGELI et PIZAY-PARENTY (*loc. cit.*). Du fait de leur potentiel de survie dans les eaux usées, de leur croissance rapide et de leur fécondité élevée, ils peuvent assurer un recyclage rapide de la matière organique (MYRAND et DE LA NOUE, 1982). Si l'on souhaitait améliorer la qualité des eaux traitées, il pourrait donc s'avérer intéressant de faciliter l'implantation et le développement de ces cladocères dans ce système (d'autant plus que leur biomasse peut éventuellement être utilisée en aquaculture). Pour ce faire, dans le cas étudié ici, il serait nécessaire d'adjoindre un troisième bassin au modèle réduit construit à Marrakech (ou d'accroître la surface des deux existants) afin d'augmenter la capacité d'oxydation des eaux, donc leur qualité.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. B. BALEUX et M^{me} J. DARLEY (responsables de l'action concertée 75) pour leurs suggestions, M. G. LACROIX et un lecteur anonyme pour leurs critiques constructives, M^{mes} C. ROUGIER et Y. SCHACH pour l'aide apportée dans la réalisation du manuscrit, et M^{me} M. DELAHAYE pour la révision du résumé anglais.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 5 janvier 1989

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGELI (N.), 1979. — Relations entre le plancton et la qualité de l'eau. Thèse de Doctorat d'État (n° 452), Université des Sciences et Techniques de Lille, 280 p.
- BOGATOVA (I. B.), 1967. — On the nutrition of *Moina reclinostriis* (Leidig) (en russe). Vses. nauchno-issledov. Inst. prud. rib. Khoz., 15 : 106-116.
- CHIFAA (A.), 1987. — Phytoplancton des bassins de lagunage de Marrakech. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences de Marrakech, 173 p.
- D'ABRAMO (L. R.), 1980. — Ingestion rate decrease as the stimulus for sexuality in population of *Moina macrocopa*. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 422-429.
- DEHN (M. van), 1955. — Die Geschlechtsbestimmung der Daphniden. Die Bedeutung der Fettstoffe, untersucht an *Moina reclinostriis* L. *Zool. Jahrb.*, 65 : 334-356.
- DINGES (W. R.), 1973. — Ecology of *Daphnia* in stabilization ponds (in Angeli, 1979). Texas Dep. Health Resources, Div. Wastewater Technol. Surveillance, IX, 155 p.
- DOWNING (J. A.) and RIGLER (F. H.), 1984. — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. Blackwell Sci. Publ., Oxford, IBP Handbook 17, 501 p.
- DUMONT (H. J.), VAN DE WELDE (I.), DUMONT (S.), 1975. — The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19 : 75-97.
- EDMONDSON (W. T.), 1979. — Problems of zooplankton population dynamics. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, supp. 37 : 1-11.
- FOGG (G. E.), 1971. — Extracellular products of algae in Freshwater. *Arch. Hydrobiol., Ergbn. Limnol.*, 5 : 1-25.
- GABRIEL (W.), TAYLOR (B. E.), KIRSCH-PROKOSCH (S.), 1987. — Cladoceran birth and death rates estimates : experimental comparison of egg-ratio methods. *Freshw. Biol.*, 18 : 361-372.
- GOULDEN (C. E.), 1967. — Co-occurrence of Moinid Cladocera and possible isolation mechanisms. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 16 : 1669-1672.
- GOULDEN (C. E.), 1968. — The systematics and evolution of the Moinidae. *Trans. amer. phil. 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.), 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 parthénogenèse. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 : 19-63.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1978b. — Durée de développement embryonnaire chez quelques espèces de Crustacés et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 : 233-254.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Production du zooplancton du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 57-77.
- HART (R. C.), 1985. — Embryonic development times of entomostracan zooplankton from lake LeRoux (Orange River, South Africa) and their possible relationships to seasonal succession. *Hydrobiologia*, 127 : 17-26.
- HART (R. C.), 1987. — Population dynamics and production of five crustacean zooplankton in a subtropical reservoir during years of contrasting turbidity. *Freshw. Biol.*, 18 : 287-318.
- INFANTE (A. de), 1978. — Natural food of herbivorous zooplankton of lake Valencia (Venezuela). *Arch. Hydrobiol.*, 82 : 347-358.
- JANA (B. B.) and PAL (G. P.), 1985. — The life history parameters of *Moina micrura* (KURZ) grown in different culturing media. *Water Res.*, 19 : 863-868.
- KOMAROVA (I. V.), 1966. — Étude de la nutrition de *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F.M.), *C. pulchella* (Sars), *Moina reclinostriis* Leydig, *M. brachiata* (Jurine), *M. macrocopa* (Strauss) et *Diaphanosoma brachyurum* Liévin (en russe). Vses. nauchno-issledov. Inst. prud. rib. Khoz., 14 : 213-226.
- KRYUCHKOVA (N. M.), 1967. — Use of food for growth of *Moina reclinostriis*. *Zool. Zh.*, 46 : 1030-1036.
- LAZZARO (X.), 1987. — A review of planktivorous fishes : their evolution, feeding behaviour, selectivities and impacts. *Hydrobiologia*, 146, 97-168.

- LEWIS (W. M. Jr.), 1979. — Studies of a tropical system. Springer Verl., Berlin, 163 p.
- LIEBERMAN (M. E.), 1970. — The response of *Moina brachiata* (Jurine) to biological oxygen demand, oxygen and light. *Hydrobiologia*, 36 : 9-16.
- LOEDOLFF (C. J.), 1965. — The function of Cladocera in oxydation ponds. Proce. 2d int. Wat. Poll. Res. Conf., Tokyo : 307-325.
- MURUGAN (N.), 1975. — Egg. production, development and growth in *Moina micrura* Kurtz (1874) (Cladocera Moinidae). *Freshw. Biol.* 5 : 245-250.
- MYRAND (B.) et DE LA NOUE (J.), 1982. — Croissance individuelle et dynamique de population de *Daphnia magna* en culture dans les eaux usées traitées. *Hydrobiologia*, 97 : 167-177.
- OUAZZANI (N.), 1987. — Lagunage experimental sous climat aride : variations des paramètres physico-chimiques. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences de Marrakech, 94 p. et annexes.
- PACAUD (A.), 1939. — Contribution à l'écologie des Cladocères. *Bull. Biol.*, suppl. 25, 226 p.
- PALOHEIMO (J. E.), 1974. — Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 692-694.
- PIKRYL (I.), 1980. — Determination of zooplankton biomass on the basis of length-weight relations. *Bull. Vurh. Coduany* : 13-18.
- PIZAY-PARENTY (M. D.), 1985. — Bassins de lagunage d'Aniche-Auberchicourt (Nord) : cinétiques saisonnières et spatiales du zooplancton et des descripteurs de qualité de l'eau. Thèse de Doctorat 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques de Lille, 195 p.
- PONT (D.), 1983. — Recherches quantitatives sur le peuplement de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. Thèse de Doctorat d'État, Université de Provence, Faculté des Sciences, Marseille, 353 p.
- POURRIOT (R.), 1965. — Recherches sur l'Écologie des Rotifères. *Vie et Milieu*, suppl. 21, 211 p.
- POURRIOT (R.), 1977. — Food and feeding habits of Rotifera. *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergbn. Limnol.*, 8, 243-260.
- POURRIOT (R.), 1982. — Écologie du plancton des eaux continentales. Masson, Paris, 198 p.
- RIVIÈRE (J.), 1976. — Les méthodes générales d'épuration des eaux résiduaires. In : «La pollution des eaux continentales», éd. P. Pesson, Bordas, Paris : 23-35.
- RYTHER (J. H.), 1954. — Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. *Ecology*, 35 : 522-533.
- SAUZE (F.), 1973. — Étude du pouvoir épurateur dans les étangs de stabilisation d'eaux usées. *CEBEDEAU*, avril : 161-177.
- SCOR-UNESCO, 1966. — Determination of photosynthetic pigments in seawater. Report of the Scor-Unesco working group 17 (Paris). *Monogr. oceanogr. Methods*, 1, 69 p.
- TAYLOR (B. E.), SLATKIN (H.), 1981. — Estimating birth and death rates of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 26 : 143-158.
- TIFNOUTI (A.), 1987. — Zooplancton des bassins de lagunage de Marrakech. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences, Marrakech, 198 p.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Methods of the estimation of production of aquatic animals. Acad. Pr. London, 175 p.