

## DURÉE ET CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT JUVÉNILE DE QUELQUES CLADOCÈRES DU LAC TCHAD

ROGER GRAS et LUCIEN SAINT-JEAN

*Hydrobiologistes O.R.S.T.O.M.*  
O.R.S.T.O.M., 24 rue Bayard, 75008

### RÉSUMÉ

La durée du développement juvénile ( $D_j$ ) a été déterminée en laboratoire à 29-30 °C (en août 1968) et à 24 °C (en janvier 1969). Les formes hivernales dans le lac (*Daphnia barbata*, *D. lumholtzi*, *D. longispina*) ont le développement juvénile, et embryonnaire ( $D_e$ ), le plus long, et les formes estivales (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*, *Ceriodaphnia cornuta*) le développement le plus court. *Moina* a le développement le plus rapide, avec une durée relative de développement juvénile ( $D'_j = D_j/D_e$ ) égale en moyenne à 1,2, mais qui atteint 0,97 pour environ 50 % des individus observés ( $D_j = 22$  h et 38 h à 30 et 25 °C). Chez la plupart des espèces on observe une variation individuelle de  $D_j$  qui résulterait d'une variation selon les individus du nombre des stades juvéniles.

Ce nombre a été estimé à partir des valeurs individuelles de  $D'_j$  observées et en supposant que la durée relative d'un stade juvénile moyen ( $D'_{ij}$ ) est de l'ordre de 0,5. Chez *Moina*, certains individus présenteraient 2 stades et d'autres 3. Chez *Diaphanosoma* et *D. barbata*, il y aurait 4, 5 ou 6 stades.

La durée relative du développement juvénile dans le milieu naturel a également été estimée par deux méthodes pour les populations de *Moina* et de *Diaphanosoma*. Une estimation « expérimentale » obtenue en multipliant le nombre moyen de stades juvéniles déduit des histogrammes de longueur par une valeur  $D'_{ij}$  obtenue en laboratoire, et une estimation « théorique » calculée d'après la formule :  $D'_j = \frac{\ln(N_T/N_A)}{\ln(1 + N_E/N_T)}$ , où  $N_E$ ,  $N_A$ , et  $N_T$  sont les nombres d'embryons, d'adultes, et d'individus libres observés dans un même échantillon. Les deux estimations sont proches, montrant qu'il y a accélération du développement et diminution du nombre des stades juvéniles entre 1968 (période de hautes eaux du lac) et 1973 (basses eaux). Ces modifications, qui expliquent le changement de structure intervenue entre ces deux périodes, résulteraient d'une amélioration des conditions de nutrition consécutive à la baisse de niveau du lac.

Les auteurs décrivent deux processus schématiques (et hypothétiques) d'évolution des caractéristiques et de la durée du développement juvénile avec la température et les conditions de nutrition. Ces processus définissent le cadre dans lequel pourraient se situer les recherches sur le développement des cladocères.

### SUMMARY

The duration of the juvenile period ( $D_j$ ) has been determined in the laboratory at 29-30 °C (august 1968) and at 24-25 °C (january 1969). The winter species in the Lake (*Daphnia barbata*, *D. lumholtzi*, *D. longispina*) develop faster than the summer species (*Diaphanosoma excisum*, *Moina micrura*, *Ceriodaphnia cornuta*). The same is true for the duration of the embryonic period ( $D_e$ ). *Moina* is the fastest, the relative duration of the juvenile period ( $D'_j = D_j/D_e$ ) being 1.2 as an average, and 0.97 for about 50 % of the individuals observed ( $D_j = 22$  h and 38 h at 30 and 25 °C). For any given species and any given set of conditions, different  $D_j$  are observed, which may result from a variation of the number of the juvenile instars. These numbers were estimated for each species from the

observed individuals values of  $D'_j$  and making the supposition that the relative duration of a mean juvenile instar is about 0.5. Thus, some individuals of *Moina* would lay their first brood after two stages, others after three. For both *Diaphanosoma* and *D. barbata* these numbers would be 4, 5 or 6.

The relative duration of the juvenile period has been estimated by two methods for natural populations of *Moina* and *Diaphanosoma*. On one hand experimental estimation was obtained after evaluation of the number of juvenile instars from the length frequency distribution of the populations and using the value of  $D_{ij}$  determined in the laboratory.

On the other hand, a theoretical estimation was calculated by the formula  $D'_j = \frac{\ln(N_T/N_A)}{\ln(1+N_E/N_T)}$ , where  $N_E$ ,  $N_A$ , and  $N_T$  are the numbers of embryos, adult and free individuals observed in the same sample of the population. The two estimations are nearly the same and show an acceleration of the development and a decrease of the number of juvenile instars between 1968 (period of a high water level in the Lake) and 1973 (low water level). These modifications explain the changes in the structure observed between these two periods. They seem result from an improvement of the nutritional conditions in the Lake consecutive to the fall of the water level.

The authors describe two schematic and hypothetic processes by which the characteristics and the duration of the juvenile development may evolve with temperature and nutritional conditions. These processes define a framework for further research on the development of Cladocera.

## INTRODUCTION

Malgré la réalisation d'un nombre non négligeable de travaux, les connaissances sur les caractéristiques et la durée du développement juvénile des cladocères et leur dépendance à l'égard de la température ou des conditions de nutrition, sont très imparfaites. Ces connaissances et la possibilité d'identification des stades juvéniles dans les populations naturelles conditionnent le développement des recherches sur la dynamique et la production des populations à recrutement continu de ce groupe d'organismes, dont on connaît l'importance en eaux continentales.

Le présent travail se situe dans cette perspective. Des observations expérimentales déjà publiées (GRAS et SAINT-JEAN 1969) sont reprises et complétées par une évaluation du nombre des stades juvéniles. Deux procédés d'estimation de la durée du développement juvénile dans les populations naturelles sont proposés et appliqués aux populations d'une région de l'archipel-est du lac Tchad. Ces estimations sont comparées entre elles et avec les observations expérimentales provenant du Tchad ou disponibles dans la littérature.

L'expression par le rapport  $D_j/D_e$  de la durée du développement ( $D_j$ ) dans une échelle d'âge (ou de temps) dont l'unité est égale à la durée du développement embryonnaire ( $D_e$ ) est préférentiellement utilisée dans l'analyse. Sous cette forme,  $D'_j$  est appelé *durée relative du développement* (ou du stade) ( $D'_j$ ), et l'échelle d'âge, échelle biologique.  $D_e$  étant essentiellement fonction de la température, on présume que  $D'_j$  est indépendant de ce facteur, dans les limites qui restent à préciser. On obtient ainsi une expression de la durée du développement d'une espèce essentiellement fonction des facteurs autres que la température, notamment des conditions

de nutrition, et dans une échelle qui lui est propre.  $D'_j$  est par ailleurs, selon les définitions posées dans un précédent travail (GRAS et SAINT-JEAN 1978) une des caractéristiques de la fonction de fécondité de l'espèce, exprimée dans l'échelle biologique.

## SYMBOLES UTILISÉS

$D_i$  : durée d'un stade  $i$  quelconque — temps séparant deux mues successives.

$\bar{D}_{ia}$  : durée d'un stade adulte moyen :  $\bar{D}_{ia} \gtrsim D_e$  ( $\bar{D}_{ia}$  supérieur ou approximativement égal à  $D_e$ ).

$\bar{D}_{ij}$  : durée d'un stade juvénile moyen ; tous les stades précédant la ponte sont appelés juvéniles, y compris le dernier stade au cours duquel se forment les premiers œufs.

$D_e$  : durée du développement embryonnaire, ou durée de la période d'incubation — temps séparant la ponte des œufs dans la poche incubatrice de la libération des jeunes (ici exprimé en heures ou en jours).

$D_{em}$  : durée de la période embryonnaire — temps séparant la ponte d'un œuf de son complet développement.  $D_{em} \lesssim D_e$

$D_j$  : durée du développement juvénile (ou du stade juvénile) — temps séparant la naissance d'un individu de sa première ponte.

$D'_j$  : durée relative du développement juvénile — durée du développement juvénile à une température donnée, exprimée en unités de temps égales à la durée du développement embryonnaire à la même température :  $D'_j = D_j/D_e$

$D'_{ij}$  : durée relative d'un stade juvénile moyen exprimée par le rapport  $D'_j$ /nombre de stades juvéniles  $N_s$ .

$D''_{ij}$  : durée relative d'un stade  $i$  quelconque :  $D''_{ij} = D_i/D_e$ .

$N_s$  : nombre de stades juvéniles.

$L_1$  : longueur moyenne des nouveaux-nés (stade 1).

$L_{A1}$  : longueur moyenne des primipares (stade adulte 1).

$N_A$ ,  $N_J$ ,  $N_T$ ,  $N_E$  : nombre d'adultes, de jeunes, d'individus libres ( $N_J + N_A$ ) et d'embryons contenus dans un même échantillon de la population.

$N_{A1}$  : nombre de primipares.  
 $N_{FOV}$  : nombre de femelles ovigères.

1. DURÉE ET CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT JUVÉNILE *IN VITRO*

1.1. Détermination expérimentale de la durée du développement juvénile à 24-25 et 29-30 °C

MÉTHODES

Les observations expérimentales ont été réalisées en période de lac de haut niveau à deux époques, en août 1968 (saison chaude) et en janvier 1969 (saison froide), à la température du laboratoire et à l'obscurité, avec éclairage intermittent au moment de chaque surveillance des élevages. En août 1968 la température du laboratoire (29-30 °C) était comparable à celle du milieu naturel; elle en différait de quelques degrés en janvier (20-22 °C *in situ* et 24-25 °C au laboratoire). Les variations journalières de la température dans l'enceinte d'élevage ont rarement excédé 1 °C. Le milieu d'élevage, renouvelé deux fois par jour, était de l'eau du lac filtrée sur filet de 60 µm de vide de maille, employée après équilibration avec la température du laboratoire.

La mortalité observée a été quasiment nulle, sauf chez *Daphnia longispina* et chez *Bosmina longirostris*, les causes de mortalité étant probablement le parasitage externe par des champignons filamenteux en ce qui concerne *Daphnia* et la rétention fréquente en surface chez *Bosmina*. Cette mortalité traduit l'inadaptation des deux espèces aux conditions d'élevage.

Les évaluations de  $D_j$  ont été faites immédiatement après collecte du matériel dans le milieu naturel et selon le procédé suivant. Une femelle ovigère est introduite et maintenue dans une coupelle contenant environ 15 ml de milieu d'élevage, jusqu'à libération des nouveaux-nés qu'elle portait (temps  $t_0$ ). Les jeunes issus d'une même ponte, généralement peu nombreux, sont laissés le plus souvent dans la même coupelle. Ils en sont à leur tour retirés dès leur première ponte (temps  $t_1$ ). Pour chaque espèce plusieurs pontes sont ainsi suivies simultanément, la surveillance des élevages ayant lieu toutes les heures. La température du laboratoire étant relevée avec la même périodicité, on obtient ainsi des valeurs de  $D_j (= t_1 - t_0)$  connues à  $\pm 1$  h. près. A chaque valeur correspond une température moyenne ( $\theta$ ) établie à partir des relevés horaires de température entre  $t_0$  et  $t_1$ .

TABEAU I

Durée du développement juvénile et du cycle observés en laboratoire à 25 et 30 °C. Le nombre des valeurs obtenues est indiqué entre parenthèses dans les colonnes 2 et 3

| Espèces                      | Fonction<br>$D_e = S/(\theta - \theta_0)$<br>1) | Durée du développement<br>$\bar{D}'_j$ (en $D_e$ ) : ligne 1<br>$\bar{D}_j$ (en heures) : ligne 2 |                     | Durée du cycle<br>$D'_j + 1$ (en $D_e$ ) : ligne 1<br>$D_j + D_e$ (heures) : ligne 2 |                     |
|------------------------------|---|---|---------------------|--|---------------------|
|                              |   | 2)<br>Janvier<br>25 °C  | 3)<br>Août<br>30 °C | 4)<br>Janvier<br>25 °C   | 5)<br>Août<br>30 °C |
|                              |   |   |                     |  |                     |
| <i>B. longirostris</i> ..... | 22,1/(θ-10,5)                                   | 2,37<br>(3) 86,8  | 2,57<br>(1) 70,0    | 3,37<br>123,8  |                     |
| <i>D. longispina</i> .....   | 32,4/(θ-6,9)                                    | 3,60<br>(8) 154,5   |                     | 4,60<br>198,5  |                     |
| <i>D. barbata</i> .....      | 25,5/(θ-10,4)                                   | 3,14<br>(24) 132,0  | 3,26<br>(3) 102,1   | 4,14<br>173,5  |                     |
| <i>D. lunholtzi</i> .....    | 30,5/(θ-9,0)                                    | 2,63<br>(32) 120,3  | 3,01<br>(1) 104,9   | 3,63<br>165,3  |                     |
| <i>G. affinis</i> .....      | ?   |   | 1,97<br>?           |  | 2,97                |
| <i>G. cornuta</i> .....      | 17,2/(θ-12,7)                                   | 1,80<br>(16) 60,6   | 1,98<br>(7) 47,4    | 2,80<br>99,6   | 2,98<br>81,4        |
| <i>M. micrura</i> .....      | 15,2/(θ-14,1)                                   | 1,20<br>(25) 40,2   | 1,26<br>(26) 28,9   | 2,20<br>73,4   | 2,26<br>51,9        |
| <i>D. excisum</i> .....      | 14,6/(θ-15,1)                                   | 2,13<br>(13) 75,4   | 2,32<br>(9) 54,6    | 3,13<br>110,9  | 3,32<br>78,1        |

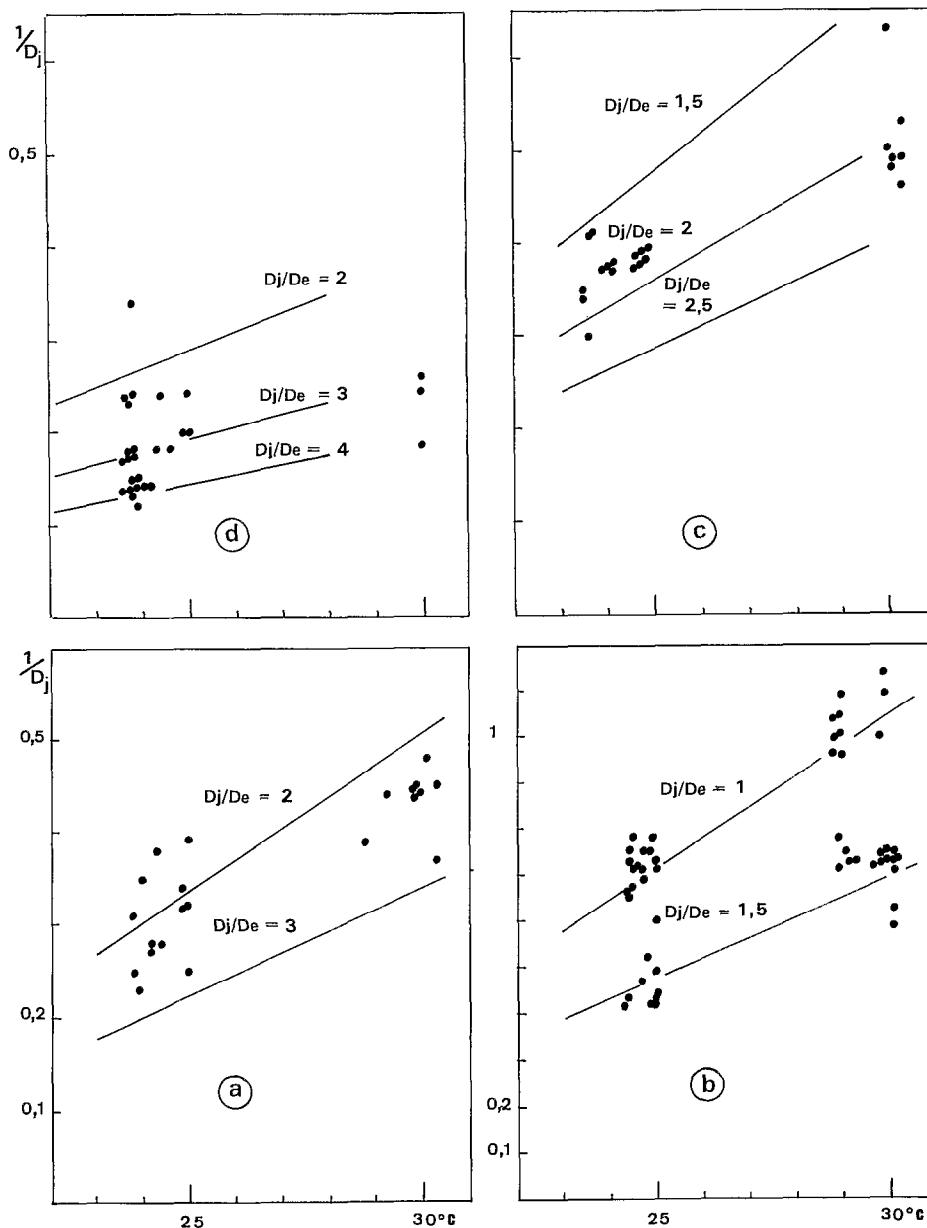


Fig. 1. — Valeurs du taux de développement juvénile observées à 24-25 et 29-30 °C reportées en fonction de la température (points  $1/D_j$ ,  $\theta$ ) chez *Diaphanosoma excisum* (a), *Moina micrura* (b), *Ceriodaphnia cornuta* (c) et *Daphnia barbata* (c).

RÉSULTATS

Les valeurs individuelles ( $D_j$ ,  $\theta$ ) ainsi obtenues pour chaque espèce au cours des 2 séries d'observations sont reportées dans les figures 1 et 2 après transformation de  $D_j$  en taux de développement juvénile ( $1/D_j$ ).

A partir de ces données, ont été déterminées :

— les valeurs individuelles de  $D'_j$  (fig. 3),

— la durée moyenne du développement juvénile à 25 et 30 °C exprimée en heures ( $\bar{D}_j$ ) et en unités de temps égales à  $D_e$  ( $\bar{D}'_j$ ) (tabl. I, colonnes 2 et 3),  
 — les durées du cycle œuf à œuf, ici égales à la somme  $\bar{D}_j + D_e$  ou  $\bar{D}'_j + 1$  (tabl. I, col. 4 et 5).

$\bar{D}'_j$  est la moyenne des valeurs individuelles de  $D'_j$  de la figure 3.  $\bar{D}_j$  est calculé d'après la relation  $\bar{D}_j = \bar{D}'_j \cdot D_e$ , où  $D_e$  est la valeur que prend la fonction  $D_e = f(\theta)$  indiquée dans la colonne 1 du tableau I,

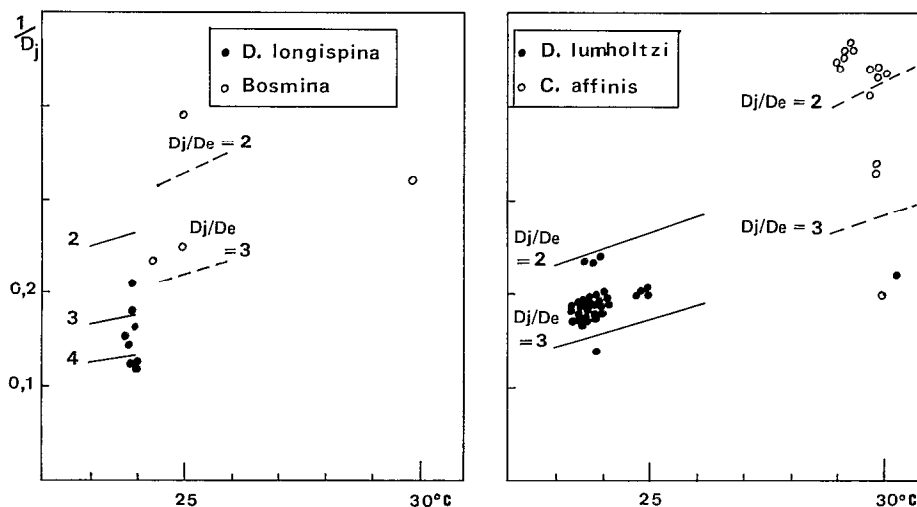


Fig. 2. — Valeurs du taux de développement juvénile observées reportées en fonction de la température (points  $1/D_j$ ,  $\theta$ ) chez 4 autres espèces.

à 25 et 30 °C. Cette relation a été déterminée dans un précédent travail (GRAS et SAINT-JEAN 1976).

Le petit nombre de valeurs obtenues chez *Bosmina* et chez *Daphnia longispina* résulte des difficultés d'élevage rencontrées pour ces deux espèces (p. 121). Le nombre insuffisant des valeurs chez *Ceriodaphnia affinis* en janvier et chez *Daphnia lumholtzi* et *D. barbata* en août a pour cause l'extrême rareté de ces espèces dans le milieu naturel au moment des expériences.

Sur les figures 1 et 2 ont été tracées des droites correspondant à une fonction  $1/D_j = f(\theta)$  linéaire entre 24 et 30 °C dans l'hypothèse où la durée relative du développement juvénile est constante dans cet intervalle. Chez toutes les espèces, les deux températures précédentes se situent dans la « zone optimale de développement embryonnaire », sauf chez *Bosmina* et chez *Daphnia longispina*, où la température de 30 °C dépasse très vraisemblablement la limite supérieure de cette zone. Rappelons (GRAS et SAINT-JEAN 1976) que celle-ci est définie par la portion centrale approximativement linéaire de la courbe logistique, modèle descriptif de la fonction  $1/D_e = f(\theta)$  retenu dans le travail cité.

$1/D_e = \frac{1}{S} (\theta - \theta_0)$  exprimant la relation linéaire entre le taux de développement embryonnaire et la température, l'équation de ces droites est de la forme

$$1/D_j = \frac{D_e}{D_j} \cdot \frac{1}{S} (\theta - \theta_0).$$

Plusieurs droites ont été tracées pour chaque

espèce, chacune correspondant à une valeur particulière de la durée relative  $D_j$ .

Ce type de présentation graphique ne préjuge pas de ce que peut être réellement la forme de la fonction  $1/D_j = f(\theta)$  dans l'intervalle de température considéré. Il a simplement pour objet de faciliter la lecture graphique des données.

#### OBSERVATIONS GÉNÉRALES

Quatre observations seront formulées :

(a) Le peuplement du lac en période de hautes eaux est relativement diversifié puisqu'il comprend des espèces à durée de développement juvénile très différente : à 25 °C  $D_j$  va ainsi de 40 h. (1,7 jours) chez *Moina* à 132 h. (5,5 j) chez *Daphnia barbata*, voire 154 h. chez *D. longispina*, valeur très probablement excessive compte tenu de l'inadaptation de l'espèce aux conditions d'élevage.

Corroborant et complétant les observations relatives au développement embryonnaire, ces résultats confirment l'individualisation de 2 groupes d'espèces dans le peuplement. Le premier comprend *Moina*, *Diaphanosoma* et *Ceriodaphnia*, espèces dont le développement embryonnaire et juvénile est rapide, avec par exemple un cycle œuf à œuf d'une durée comprise entre 73 et 110 h. (soit 2,2 et 3,1 unités  $D_e$ ), valeurs notées en janvier. Le second groupe comprend les trois espèces de *Daphnia*, avec un cycle œuf à œuf compris entre 165 et 198 h. à 25 °C (3,6 et 4,6 unités  $D_e$ ). *Bosmina* semble occuper une position intermédiaire.

TABLEAU II  
Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères : *Daphnidae* et *Sididae*

|   | D <sub>e</sub>  | D <sub>j</sub><br>(heures) | D' <sub>j</sub> | N <sub>s</sub> | D'' <sub>j</sub> | Milieu d'élevage                                 | Référence                               |      |
|---|-----------------|----------------------------|-----------------|----------------|------------------|--|---|------|
| <i>Daphnia longispina</i> (25 °C)...                  | 58 (1)          | 75,1                       | 2,0             | 4              | 0,49             | extrait de sol enrichi +<br>eau d'étang          | INGLE <i>et al.</i> BANTA               |      |
| <i>Daphnia magna</i> (25 °C).....                     | 49,5 (2)        | 99                         | 2,0             | 4              | 0,50             | extrait de sol enrichi +<br>eau d'étang          | ANDERSON <i>et</i> JENKIN<br>1942       |      |
|   | 48,9            | 124                        | 2,5             | 5              | 0,51             |  |   |      |
|   | 47,8            | 160                        | 3,35            | 6              | 0,56             |  |   |      |
| <i>Daphnia magna</i> (22 °C).....                     | 70 (3)          | 132                        | 1,9             | 4-5            | 0,42             | culture de chlorelles                            | GREEN 1956                              |      |
| <i>Daphnia magna</i> (18-20 °C)....                   | 84 (4)          | 144                        | 1,7             | 4              | 0,43             | eau du lac + chlorelles                          | ZAFFAGNINI                              |      |
|   |                 | 192                        | 2,3             | 5              | 0,46             |  |   |      |
|   |                 | 154                        | 2,5             | 4              | { 0,64           |  |   |      |
| <i>Daphnia hyalina</i> (20 °C).....                   | 60 (5)<br>ou 70 | 190                        | 3,2             | 5              | { 0,63           | eau de lac + chlorelles<br>ou <i>Scenedesmus</i> | HRBACHKOVA-ESSLOVA<br>1971              |      |
|   |                 |                            |                 | 4              | { 0,55           |  |   |      |
|   |                 |                            |                 | 5              | { 0,54           |  |   |      |
|   |                 |                            |                 | 5              | 0,43             |  |   |      |
| <i>Daphnia carinata</i> (29 °C).....                  | 50 (6)          | 108                        | 2,2             | 5              | 0,43             | eau de lac                                       | NAVANEETHAKRISNAN<br>1971               |      |
| <i>Simocephalus vetulus</i> (10, 15,<br>20 °C).....   | 239 (7)         | 600                        | 2,5             | 5              | 0,50             | périphyton (sensu lato)                          | BOTTRELL                                |      |
|   | 145             | 382                        | 2,6             | —              | 0,53             |  |   |      |
|   | 93              | 275                        | 3,0             | —              | 0,59             |  |   |      |
| <i>Simocephalus acutirostratus</i><br>(28-30 °C)..... | 52,5 (8)        | 96                         | 1,8             | 4              | 0,46             | eau de lac                                       | MURUGAN <i>et</i> SIVARA-<br>MA... 1973 |      |
| <i>Sida cristallina</i> (18-20 °C)...                 | 84 (4)          | 168                        | 3,0             | 4              | 0,50             | eau de lac + chlorelles                          | ZAFFAGNINI                              |      |
|   |                 | 228                        | 2,7             | 5              | 0,54             |  |   |      |
| <i>Sida cristallina</i> (10, 15, 20 °C).              | 284 (7)         | 855                        | 3,0             | 6              | 0,50             | périphyton (sensu lato)                          | BOTTRELL                                |      |
|   |                 | 172                        | 477             | 2,7            | —                |  |   | 0,46 |
|   |                 | 97                         | 317             | 3,2            | —                |  |   | 0,54 |

(1) Il s'agit de  $\bar{D}_{1a}$  calculée sur les 6 premiers stades (tabl. II ; conditions de nutrition normales).

(2) Il s'agit de D<sub>e</sub>, calculé d'après tableau II, page 264. Si on prend les 10 premières valeurs du tableau IV, on obtient respectivement  $\bar{D}_{1j}'' = 0,45 - 0,45$  et  $0,50$  pour 4 - 5 et 6 stades.

(3) Il s'agit probablement de D<sub>em</sub>. Le nombre moyen de stades n'est pas donné par l'auteur qui indique 4-5 stades, pour 5 ou 6 jours.

(4) Il s'agit de  $\bar{D}_{1a}$  (indiqué par l'auteur).

(5) Aucune valeur de D<sub>e</sub> n'est mentionnée par l'auteur. 60 h. est la durée de la période embryonnaire calculée par interpolation graphique à partir des observations de KORINEK (1970). 70 h. est probablement la valeur de D<sub>em</sub> mentionnée par GEORGES *et* EDWARDS 1974. Les valeurs de D<sub>j</sub> (HRBACHKOVA-ESSLOVA 1971) sont calculées à partir du tableau I où les formes des lacs majeurs et Mergozzo ont été rassemblées. Une valeur de  $\bar{D}_{1j}''$  est calculée pour chacune des 2 valeurs de D<sub>em</sub>.

(6) Il s'agit de  $\bar{D}_{1a}$  calculé sur les 7 premiers stades. Le nombre de 5 stades indiqué est un nombre moyen.

(7) Il s'agit des valeurs de D<sub>e</sub> du tableau I (BOTTRELL 1975a) et les valeurs de D<sub>j</sub> sont extraites des tableaux II et VI (BOTTRELL 1975b).

(8) Il s'agit de  $\bar{D}_{1a}$  calculé sur les 10 premiers stades.

Rappelons qu'en période de hautes eaux, les *Daphnia* sont des formes hivernales, que les espèces du premier groupe sont des formes d'eaux chaudes, et que *Bosmina* demeure bien représentée en toutes saisons bien que plus abondante en saison froide (GRAS *et* SAINT-JEAN 1976, p. 247-248).

D'une façon générale ces durées de développement sont conformes aux données référencées dans le tableau II (Genre *Daphnia* et famille des *Sididae*). Il en est de même en ce qui concerne quelques autres résultats non mentionnés dans ce tableau

et notamment chez les deux espèces de *Moina* considérées dans le paragraphe (b) suivant ou chez les deux *Daphnidae* examinés ci-dessous. Chez *Daphnia galeata mendotae*, HALL (1964) observe une même valeur de D'<sub>j</sub> de l'ordre de 3 à trois températures, 25, 20 et 11 °C, et pour une concentration de nourriture donnée définie par une densité optique de 16 « unités Klett » (tabl. II et annexe A p. 111 du travail cité). Il semble cependant, à 20 et 11 °C tout au moins, que D'<sub>j</sub> augmente lorsque diminue la concentration de nourriture : à 20 °C D'<sub>j</sub> peut

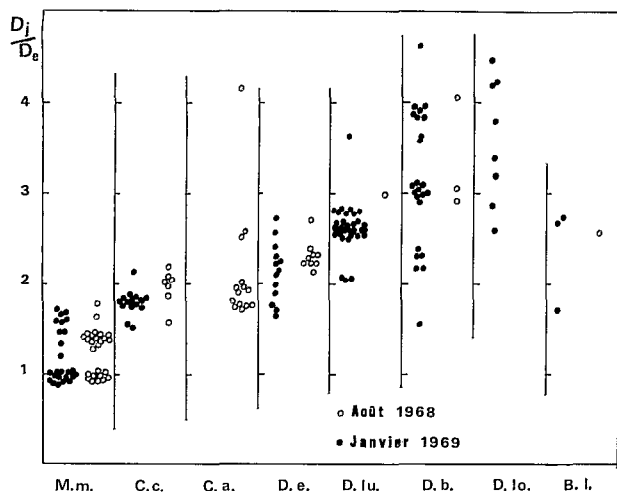


Fig. 3. — Valeurs individuelles de la durée relative du développement juvénile établies en janvier et en août chez *M. micrura* (M.m.), *C. cornuta* (C.c.), *C. affinis* (C.a.), *D. excisum* (D.e.), *B. longirostris* (B.l.), *D. lumholtzi* (D.lu.), *D. barbata* (D.b.) et *D. longispina* (D.lo.).

ainsi être évalué, d'après les tables de fécondité, à 2,9-3,3 et 4,0 aux densités optiques de 16-1 et 0,25 unités « Klett » (annexe A). Chez *Ceriodaphnia reticulata*, HALL *et al.* (1970) observent en laboratoire des valeurs moyennes de  $D_e$  et de  $(D_e + D_j)$  à 23 °C desquelles on déduit deux valeurs de  $\bar{D}'_j$ , l'une, égale à 0,67, correspondant à une concentration de nourriture élevée (4 « Klett »), et la seconde, 1,78, à une concentration plus faible (0,5 « Klett »). Si l'on prend non la moyenne, mais les chiffres placés sous la rubrique « Median days » du tableau 8 (p. 859) et qui correspondent vraisemblablement au centre des groupes d'âge distingués par les auteurs (groupe d'âge 4), on obtient des valeurs très différentes, respectivement 0,94 et 1,5 jours. *In situ* les auteurs notent des durées moyennes comprises entre 0,63 et 1, proches des données de laboratoire en forte concentration de nourriture. Ils retiennent par ailleurs 2 jours, pour  $D_e$  et 3,5 jours, pour  $(D_e + D_j)$  chiffres qui correspondent à  $D'_j = 0,75$ .

(b) *Moina micrura* est caractérisée par un développement extrêmement rapide. En moyenne égal à 1,23,  $D'_j$  atteint 0,97 pour un groupe d'individus

qui représentait 60 % de l'ensemble en janvier et 38 % en août (effectifs  $N_i$ , tabl. IV). Si l'on excepte les observations de MURUGAN sur *Moina micrura* (\*), les quelques données disponibles concernant ce genre suggèrent que la rapidité du développement est une caractéristique du genre, voire de la famille des *Moinidae*, les observations précédentes de HALL *et al.* suggèrent cependant que les *Moinidae* n'ont pas l'exclusivité de cette caractéristique. Chez *M. rectirostris* Kryuchkova (1973) mentionne ainsi des valeurs de  $D_e$  et de  $D_j$  à 22 et 23 °C qui correspondent à une durée relative  $D'_j$  égale à 1,5 environ. Chez *M. macrocopa* d'autre part, BROWN (1929) donne des valeurs  $(D_j + D_e)$  égales à 114,2-66,9 et 49 h. à 20-25 et 30 °C. On en déduit des durées relatives voisines de l'unité (0,8-1,0-1,1), si l'on prend pour valeur de  $D_e$  les chiffres obtenus chez la *Moina micrura* du lac Tchad aux trois températures précédentes, soit 63-33,5 et 23 h.

(c) Chez les trois espèces *Moina*, *Diaphanosoma*, et *Ceriodaphnia cornuta*, où le nombre des valeurs individuelles de  $D_j$  aux deux températures est le plus élevé (voir tabl. I), les durées relatives du développement juvénile d'août et de janvier sont très peu différentes. La différence n'atteint pas 10 % de la valeur la plus faible, mais il convient de souligner que les valeurs d'août sont supérieures à celles de janvier chez toutes les espèces.

(d) Chez toutes les espèces et pour toutes les observations, sauf chez *Diaphanosoma* et *D. longispina* en janvier, on observe une répartition par agrégat des points de  $(1/D_j, \theta)$  ou  $D'_j$  (fig. 1, 2 et 3).

Chez *Moina* en janvier et en août et chez *D. barbata* en janvier, les valeurs individuelles se répartissent en 2 et 3 agrégats principaux. Ce type de répartition résulte vraisemblablement d'une variation selon les individus du nombre des stades juvéniles. Celui-ci serait le même chez tous les individus d'un même agrégat mais différencierait selon les agrégats.

Chez *Diaphanosoma* et *D. longispina* en janvier, où ce type de répartition n'apparaît pas, l'étendue de la distribution observée ne s'explique bien que si l'on admet également une variation individuelle du nombre des stades. À noter toutefois que, chez *Diaphanosoma*, la variabilité de  $D_j$  pour un même nombre de stades pourrait être relativement élevée,

(\*) À 28-30 °C, l'auteur mentionne une durée identique, égale à 24 h, pour les différents stades juvéniles et adultes.  $D_j$  est ainsi égal à 48 h et  $D'_j$  à 2, contre respectivement 29 h et 1,2 à 30 °C pour les individus du lac Tchad. La valeur de  $D'_j$  pour les individus indiens est ainsi égale à 1 donc très différente des données référencées dans les tableaux II et III et de nos propres estimations (tabl. IV). Ces résultats *a priori* aberrants sont sans doute imputables à l'imprécision des données, elle-même due à la fréquence insuffisante des surveillances: une surveillance journalière pour des stades adultes de durée voisine de un jour et pour des stades juvéniles très probablement plus courts encore.

à en juger par l'existence d'une forte dispersion des valeurs de  $D_e$  à cette époque (GRAS et SAINT-JEAN 1976).

Chez *D. lumholtzi* en janvier, chez les 2 espèces de *Ceriodaphnia* en janvier et/ou en août, et chez *Diaphanosoma* en août, la plupart des valeurs se regroupent en un seul agrégat (voir figure). Dans ces cas le développement juvénile se fait donc pratiquement à nombre de stades fixes. Quelques individus seulement s'éloignent de l'agrégat principal, et présentent, selon notre raisonnement, un nombre différent de stades.

Pour des conditions d'élevage identiques, il y aurait ainsi selon les espèces ou les séries d'observations, un type de développement à nombre de stades variable selon les individus et un type de développement à nombre de stades fixe.

TABLEAU III

Nombre de stades juvéniles et durée relative d'un stade juvénile moyen chez quelques Chydoridae

| Espèce                                 | $N_s$ | $\bar{D}'_{ij}$      |      |      |       | Références |
|--|-------|----------------------|------|------|-------|------------|
|  |       | 5 °C                 | 10   | 15   | 20 °C |            |
| <i>Eurycerus lamellatus</i> .....      | 7     | 0,53                 | 0,55 | 0,58 | 0,60  | BOTTRELL   |
| <i>Alona affinis</i> ...               | 5     | 0,62                 | 0,62 | 0,70 | 0,66  | BOTTRELL   |
| <i>Acroperus harpae</i> .....          | 5     | 0,72                 | 0,74 | 0,71 | 0,73  | BOTTRELL   |
| <i>Graptoleberis lestudinaria</i> .... | 3     | 0,51                 | 0,53 | 0,71 | 0,66  | BOTTRELL   |
| <i>Chydorus sphaericus</i> .....       | 3     | 0,55                 | 0,62 | 0,63 | 0,68  | BOTTRELL   |
| <i>Pleuroxus uncinatus</i> .....       | 5     | 0,69                 | 0,64 | 0,72 | 0,67  | BOTTRELL   |
| <i>Peracantha truncata</i> .....       | 2     | 0,69<br>(28-30 C°) C |      |      |       | ZAFFAGNINI |

L'un et l'autre type de développement ont été observés par divers auteurs après dénombrement des mues, le premier par ANDERSON *et al.* 1937 (*Daphnia pulex*), ANDERSON 1932 (*D. magna*), ANDERSON et JENKIN 1942 (même espèce), GREEN 1956 (plusieurs espèces de *Daphnia*), MICHAEL 1962 (*Ceriodaphnia cornuta*), ZAFFAGNINI 1964 (*D. magna* et *Sida cristallina*), HRBACHKOVA-ESSLOVA

1963 et 1971 (*D. pulicaria*, *D. hyalina*), NAVANEETHAKRISHNAN et MICHAEL 1971 (*D. carinata*) (\*), le second type par INGLE *et al.* 1937 ou BANTA 1939 (*D. longispina*), BOTTRELL 1975b (tabl. II et III), MURUGAN 1975 (*Moina micrura*), MURUGAN et SIVARAMAKRISHNAN 1973 (*Simocephalus acutirostratus*).

## 1.2. Estimation du nombre de stades juvéniles ( $N_s$ )

Les estimations sont basées sur la répartition observée des points  $D'_j$  (fig. 3) et sur l'hypothèse que la durée relative d'un stade juvénile moyen est de l'ordre de 0,5 ( $\bar{D}'_{ij} = 0,5$ ), valeur qui ressort du tableau II et qui sera prise ici comme référence.

Pour chaque espèce dans chaque série d'observation, une valeur moyenne de  $\bar{D}'_j$  est calculée pour chaque agrégat d'effectif  $N_i$ . Ces moyennes, qui ne sont pas ici désignées par un symbole particulier, sont indiquées avec  $N_i$  dans le tableau IV. Le nombre de stades est évalué à partir de ces moyennes. Ce nombre doit être tel que le rapport  $\bar{D}'_j/N_s$  qui définit  $\bar{D}'_{ij}$  ne diffère pas trop de la valeur de référence retenue (0,5).

L'incertitude sur les estimations résulte de la plus ou moins bonne représentativité de la valeur de référence de  $\bar{D}'_{ij}$  retenue, et du caractère plus ou moins net de la répartition par agrégats des points  $D'_j$ . Le regroupement des points par agrégats qui a été effectué peut être retrouvé par examen parallèle du tableau IV (effectifs  $N_i$  et valeurs de  $\bar{D}'_j$ ) et de la figure 3. Ce regroupement est évidemment contestable dans un certain nombre de cas, notamment en ce qui concerne *Diaphanosoma* en janvier. Le problème de la représentativité de la valeur de référence de  $\bar{D}'_{ij}$  ne peut être valablement discuté sur la base des données disparates disponibles dans la littérature (tabl. II et III).  $\bar{D}'_{ij}$  varie très probablement selon les espèces, avec les caractéristiques de leur développement ou les conditions d'expérimentation. A en juger par les valeurs des tabl. II et III,  $\bar{D}'_{ij}$  serait plus faible (compris entre 0,4 et 0,6 environ) chez les *Daphnidae* et les *Sididae* (ou les formes d'eaux libres), que chez les *Chydoridae* (ou les formes périphtes) (0,5-0,7).

Chez *Moina* la première ponte aurait lieu après 2 ou 3 stades selon les individus, et  $\bar{D}'_{ij}$  est pratiquement égal à la valeur de référence. L'estimation du nombre de stades et de  $\bar{D}'_{ij}$  est confirmée, d'une part par l'analyse des histogrammes qui, comme on le verra, conduit à des nombres compris entre

(\*) Les 2 auteurs mentionnent les résultats pour 5 stades (tabl. I p. 119) mais signalent dans le texte qu'il s'agit d'une moyenne : « on an average these are five preadult and eight adult instars ».



TABLEAU IV

Nombre de stades juvéniles et durée relative d'un stade juvénile moyen estimés d'après les données obtenues en laboratoire (voir texte)

| Espèces                      | Nombre de stades juvéniles | Valeurs de $D'_{ij}$ calculées et données de base ( $N_i$ et $D'_j$ ) correspondant aux agrégats de la figure 3 |              |                 |       |              |                 |
|------------------------------|----------------------------|---|--------------|-----------------|-------|--------------|-----------------|
|                              |                            | Janvier   |              |                 | Août  |              |                 |
|                              |                            | $N_i$   | $\bar{D}'_j$ | $\bar{D}'_{ij}$ | $N_i$ | $\bar{D}'_j$ | $\bar{D}'_{ij}$ |
| <i>B. longirostris</i> ..... | ?                          | 1<br>2  | 1,71<br>2,70 |                 | 1     | 2,57         |                 |
| <i>D. longispina</i> .....   | ?                          | 8   | 3,60         |                 |       |              |                 |
| <i>D. barbata</i> .....      | 3                          | 1   | 1,55         |                 |       |              |                 |
|                              | 4                          | 5   | 2,27         | (0,57)          |       |              |                 |
|                              | 5                          | 9   | 3,02         | (0,60)          | 2     | 2,91         |                 |
|                              | 6                          | 8   | 3,82         | (0,64)          | 1     | 3,97         |                 |
|                              | 7                          | 1   | 4,63         |                 |       |              |                 |
| <i>D. lumholtzi</i> .....    | 4                          | 3   | 2,08         | (0,52)          |       |              |                 |
|                              | 5                          | 28  | 2,66         | (0,53)          | 1     | 3,01         |                 |
|                              | 6                          | 1   | 3,63         |                 |       |              |                 |
| <i>C. affinis</i> .....      | 4                          |   |              |                 | 11    | 1,86 (0,47)  |                 |
|                              | 5                          |   |              |                 | 2     | 2,53         |                 |
| <i>C. cornuta</i> .....      | 3                          |   |              |                 | 1     | 1,58         |                 |
|                              | 4                          | 15  | 1,80         | (0,45)          | 6     | 2,05 (0,51)  |                 |
| <i>M. micrura</i> .....      | 2                          | 15  | 0,97         | (0,49)          | 10    | 0,97 (0,49)  |                 |
|                              | 3                          | 10  | 1,54         | (0,51)          | 16    | 1,44 (0,48)  |                 |
| <i>D. excisum</i> .....      | 4                          | 3   | 1,70         | (0,43)          |       |              |                 |
|                              | 5                          | 8   | 2,17         | (0,43)          | 8     | 2,27 (0,45)  |                 |
|                              | 6                          | 2   | 2,62         |                 | 1     | 2,71         |                 |

2 et 4, et d'autre part par les observations de MURUGAN, qui trouve 2 stades pour la même espèce.

Chez *Diaphanosoma*, les estimations retenues sont de 4-5 et 6 stades pour  $\bar{D}'_{ij}$  voisin de 0,45, donc légèrement différent de la valeur de référence. Une valeur de  $\bar{D}'_{ij}$  égale à 0,55 aurait abouti à 3-4 et 5 stades, soit un nombre minimum inférieur à celui qui a été observé *in situ*, en janvier 1973 (4 stades). Les estimations retenues correspondent aux nombres de stades observés chez *Sida cristallina* par ZAFFAGNINI (4, 5, ou 6 stades) et par BOTRELL (6 stades), les valeurs de  $D'_{ij}$  trouvées étant respectivement de 0,50-0,55 et de 0,45-0,55 (tabl. II).

Chez *Ceriodaphnia cornuta* et *C. affinis* il y aurait 4 stades chez la plupart des individus, avec  $\bar{D}'_{ij} = 0,51$  et 0,47 respectivement. Une valeur de  $D'_{ij}$  égale à 1,58 observée chez *C. cornuta* en août correspond vraisemblablement à 3 stades ( $\bar{D}'_{ij} = 0,52$ ).

BURGIS (1962) mentionne 2 ou 3 stades chez cette même espèce. SCHUBERT (1929) (*in* HUTCHINSON 1967) signale par ailleurs 3 ou 4 stades selon le biotope chez *C. reticulata*. Rappelons enfin les valeurs de  $D'_j$  calculées d'après les observations de Hall et al. sur la même espèce : les valeurs moyennes sont de 0,67 et de 1,78 et correspondraient à 2 et 4 stades avec  $D'_{ij}$  égal à 0,34 dans le premier cas et à 0,45 dans le second cas; la valeur *in situ* retenue par les auteurs (0,75) donnerait 2 stades pour  $\bar{D}'_{ij} = 0,375$ .

Chez *Daphnia lumholtzi* il y aurait 5 stades avec  $\bar{D}'_{ij}$  égal à 0,52, et chez *D. barbata* essentiellement 4, 5, ou 6 stades, avec des valeurs de  $\bar{D}'_{ij}$  éloignées de la valeur de référence et croissant avec le nombre de stades (0,56-0,60-0,64). Chez cette espèce l'estimation tient compte des écarts entre les moyennes de  $D'_j$  calculées pour chaque agrégat : 0,75 entre les agrégats à 4 et 5 stades et 0,80 entre les agrégats à 5 et 6 stades (tabl. IV). Ces écarts sont incompatibles

avec des valeurs de  $D'_{ij}$  centrées sur 0,5 auxquelles auraient correspondu 5, 6 et 7 stades. Il faut noter d'autre part que la valeur inférieure de  $D'_{ij}$  retenue pour *D. lumholzi* s'explique en partie par le fait que la durée du développement embryonnaire y est sensiblement supérieure : 45,8 h. à 25 °C, contre 41,5 h. chez *D. barbata*.

## 2. NOMBRE DE STADES JUVÉNILES ET DURÉE DU DÉVELOPPEMENT CHEZ *MOINA MICRURA* ET *DIAPHANOSOMA EXCISUM* DANS LE MILIEU NATUREL

Deux sortes d'estimations de la durée relative du développement juvénile *in situ* ont été faites.

L'une, dite « expérimentale », repose sur les valeurs de  $D'_{ij}$  observées *in vitro* chez les deux espèces (tabl. IV) et sur l'évaluation du nombre de stades juvéniles d'après les histogrammes de longueur dans les populations considérées. Elle est exprimée par le produit (1)  $D'_j = \overline{D'_{ij}} \cdot N_s$ .  $N_s$  est ici le nombre de stades juvéniles estimé d'après les histogrammes de longueur.

La seconde, dite « théorique », est obtenue par application de la formule (2)  $D'_j = \frac{\ln(N_T/N_A)}{\ln(1 + N_E/N_T)}$  établie dans un précédent travail (GRAS et SAINT-JEAN, 1978).  $N_E$ ,  $N_A$  et  $N_T$  sont respectivement les effectifs observés des embryons, des adultes et du total jeunes+adultes dans un échantillon de la population.  $\ln$  est le logarithme népérien. L'estimation théorique correspond à la durée relative de développement juvénile qu'aurait une population stable à courbe de survie exponentielle, ayant une structure correspondant aux proportions d'embryons de jeunes et d'adultes observées dans la population naturelle considérée.

Les estimations se rapportent aux populations de deux stations et à 2 états du lac : station de Mélia et lac de haut niveau (1968), station de Tchongolérom et lac de bas niveau (1972-1973).

A Mélia, les données se rapportent à une série d'échantillonnage comprenant 16 échantillons récoltés du 25 mars au 24 avril 1968 à raison d'un échantillon tous les deux jours. Chaque échantillon regroupe 10 prélèvements faits par traction verticale depuis le fond jusqu'en surface d'un couple de filets de 60  $\mu$ m de vide de maille, et disposés selon une radiale. L'altitude du plan d'eau était de 282 m

environ pour une profondeur avoisinant 3,50 m.

A Tchongolérom, les données se répartissent dans 4 séries d'échantillonnage (9-17 mai et 17-25 août 1972, 22 janvier-5 février 1973 et 28 mars-11 avril 1973) comprenant 5 ou 8 échantillons récoltés sur 9 ou 14 jours avec la même périodicité qu'à Mélia. Chaque échantillon regroupe 15 prélèvements réalisés selon la technique précédente. L'altitude du plan d'eau était de l'ordre de 280,3 m en 1972 et de 279,4 m en 1973, pour des profondeurs de 2 m et de 1 m environ.

### 2.1. Estimation du nombre moyen de stades juvéniles d'après les histogrammes de longueur

Dans chaque série d'échantillonnage à l'exception des séries de mai et d'août 1972 qui ont été regroupées, un histogramme a été établi à partir d'un échantillon composite regroupant la totalité des échantillons de la série.

La longueur mesurée est la plus grande longueur du corps. Les mesures ont été faites après séparation des jeunes et des adultes, sur du matériel fixé au formol (solution à 5 %, environ). Les individus adultes mesurés sont les femelles ovigères. Les histogrammes reflétant la structure des populations tracés sur les figures 4 et 5 ont été reconstitués d'après les histogrammes obtenus séparément pour les jeunes et les adultes, connaissant le rapport  $N_J/N_A$  moyen de chaque série.

Chez *Diaphanosoma* l'histogramme n'a pas été établi en mars 1973 en raison de la présence d'un nombre considérable d'individus dont les valves étaient retroussées.

D'une façon générale la phase adulte (tirets) est bien distincte de la phase juvénile (trait continu). On constate par ailleurs chez les 2 espèces une complexité décroissante des histogrammes de 1968 à 1973. Ceux de 1968 sont difficilement interprétables par eux-mêmes. Leur analyse sera faite par référence aux histogrammes de janvier 1973, dont l'interprétation est moins aléatoire, et qui seuls leur sont comparables par la taille, comme le montre un simple examen des figures. Les individus de ces deux populations sont en effet plus grands que ceux de 1972, le rapport des longueurs modales (\*) ou moyennes du premier groupe, bien distinct dans tous les histogrammes, étant de l'ordre de 1,10 chez les 2 espèces, ce qui équivaut à un rapport de l'ordre de 1,30 pour les poids humides. On obtiendrait

(\*) C'est abusivement, par simplification, que nous emploierons parfois ce terme, qui désigne ici la classe de longueur correspondant à la fréquence la plus élevée dans chaque groupe.

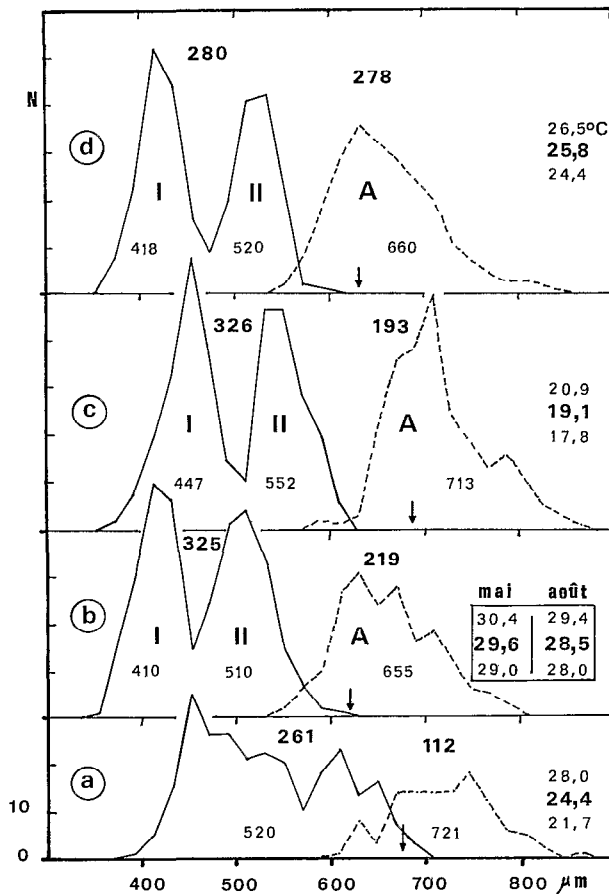


Fig. 4. — Histogrammes de longueur chez *Moina micrura* en 1968 (a), mai-août 1972 (b), janvier 1973 (c) et mars 1973 (d). Les chiffres indiqués sous les courbes sont la longueur moyenne en  $\mu\text{m}$  du groupe ou stade correspondant. Les chiffres en caractères gras au-dessus des courbes indiquent le nombre de jeunes et d'adultes mesurés. Sur le côté, la température moyenne (caractère gras) et les températures journalières extrêmes observées au cours de chaque série d'échantillonnage. La flèche désigne la longueur moyenne des primipares estimée par la méthode indiquée p. 131.

des valeurs voisines en considérant la longueur moyenne des adultes. Le rapport correspondant serait cependant un moins bon indice que le précédent car les longueurs moyennes sont très sensibles à la structure de la population d'adultes (voir les histogrammes et les longueurs moyennes de janvier 1973 et de 1968 chez *Diaphanosoma*). L'interprétation de ces différences de taille est hasardeuse. Elles pourraient s'expliquer par une influence de la température, certains auteurs (BURGIS 1967, GEORGES et EDWARDS 1974, AGAR -in GREEN 1956) ayant observé une relation inverse entre la longueur des adultes et ce facteur. Si celui-ci ne peut être ici écarté, le simple rapprochement des données de

longueur et de température de la figure 4, suggère qu'il ne saurait à lui seul expliquer ces différences, sachant par ailleurs que la taille des stades ou groupes de stades dépend d'autres facteurs, la taille moyenne des adultes étant pour sa part affectée, comme nous l'avons déjà dit, par la structure de la population.

### 2.1.1. INTERPRÉTATION DES HISTOGRAMMES

Seule la phase juvénile (trait continu) sera considérée ici.

*Moina micrura* (fig. 4).

Dans les 3 populations de 1972 et 1973 (4b, c, d), la courbe est nettement bimodale. Le second groupe de jeunes (groupe II) est bien distinct de la phase adulte (groupe A, tirets). Dans ces 3 populations on peut admettre que le groupe I correspond aux seuls nouveaux-nés (stade 1), exception faite de la zone de chevauchement des groupes I et II.

En mars 1973, la courbe relative à chacun des 2 groupes de jeunes est à peu près symétrique. Il y a donc probablement 2 stades dans la population.

En janvier 1973 on note une très légère dissymétrie à gauche de la courbe du stade 1. Celle-ci résulte de la présence d'un groupe de nouveaux-nés de longueur inférieure à la moyenne, identifiables à l'œil au moment des mesures. Certains auteurs ayant observé pour une même espèce une relation inverse entre la taille à la naissance et le nombre de stades (GREEN 1956, HRBACHKOVA-ESSLOVA 1963, ZAFFAGNINI 1964), il est possible que ce groupe de nouveaux-nés passe par 3 stades, les nouveaux-nés de taille normale en présentant 2 comme en mars. Il est également possible que les individus de petite taille ne présentent que 2 stades. Ils donneraient alors le petit groupe d'adultes centrés sur la classe de longueur de 600  $\mu\text{m}$  bien individualisé dans l'histogramme. Ces deux possibilités ont été retenues (tabl. V).

En mai-août 1972, le fait marquant est un certain écrasement de la courbe, causé en ce qui concerne le stade 1, par le groupe de nouveaux-nés de petite taille signalé en janvier 1973 et également présent en mai-août. L'écrasement de la courbe relative au groupe II pourrait résulter de la présence, avec les individus ayant 2 stades, d'une proportion d'individus à 3 stades plus forte qu'en janvier 1973. Comme on le verra plus loin cette interprétation est corroborée par la valeur plus élevée qu'en 1973 de l'estimation théorique de  $D'_j$  à cette époque. Une différence de taille entre les populations de mai et d'août pourrait également expliquer en partie l'écrasement. Cette explication est *a priori* moins probable que la précédente, étant donné que la

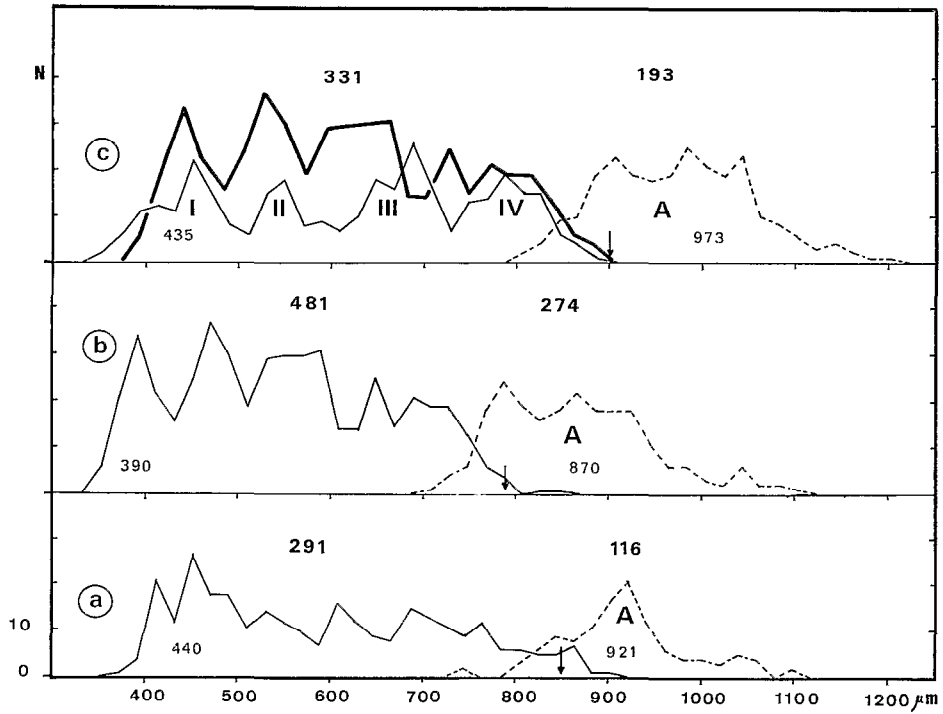


Fig. 5. — Histogrammes de longueurs chez *Diaphanosoma excisum* en 1968 (a), mai-août 1972 (b) et janvier 1973 (c). En trait épais l'histogramme de mai-août corrigé (voir texte).

TABLEAU V

Durée relative du développement juvénile observée *in vitro* et estimée dans le milieu naturel pour plusieurs populations de *Moina micrura* et de *Diaphanosoma excisum* ; structure et indice de croissance  $L_{A1}/L_1$  de ces populations (voir texte). Entre parenthèses, lignes 1 et 2, le nombre de stades juvéniles estimé.  $N_J$ ,  $N_A$ ,  $N_E$ ,  $N_T$ , nombre de jeunes d'adultes, d'embryons, et d'individus libres.  $N_{A1}$  nombre de primipares.  $L_1$  longueur moyenne des nouveaux-nés (stade 1).  $L_{A1}$  : longueur moyenne des primipares.  $N_{FOV}$  : nombre de femelles ovigères

| Estimations de $D'j$              | <i>Moina micrura</i> ( $\bar{D}'j = 0,5$ ) |                    |                  |                  |                  |       | <i>Diaphanosoma</i> ( $\bar{D}'j = 0,45$ ) |                    |              |      |      |
|-----------------------------------|--|--------------------|------------------|------------------|------------------|-------|--|--------------------|--------------|------|------|
|                                   | Août 1968                                  | Méla               | Tchongolérom     |                  |                  |       | Août 1968                                  | Méla               | Tchongolérom |      |      |
|                                   |  | 1968               | 1972             |                  | 1973             |       |  | Janv. 1969         | 1968         | 1972 | 1973 |
|                                   |  | Janv. 1969         | mars             | mai              | août             | janv. |  |                    | mars         | mars | août |
| 1. observée <i>in vitro</i> ..... | 1,23<br>(2,5)                              |                    |                  |                  |                  |       | 2,21<br>(5,0)                              |                    |              |      |      |
| 2. expérimentale.....             |  | 1,5 (3)<br>2,0 (4) | 1 (2)<br>1,5 (3) | 1 (2)<br>1,5 (3) | 1 (3)<br>1,5 (3) | 1 (2) | 2,3 (5)<br>2,7 (6)<br>3,2 (7)              | 1,8 (4)<br>2,3 (5) | 1,8 (4)      |      |      |
| 3. théorique.....                 |  | 1,8                | 1,4              | 1,2              | 0,75             | 0,7   | 3,2  | 2,3                | 1,6          |      |      |
| $N_J/N_T$ .....                   |  | 0,685              | 0,648            | 0,641            | 0,599            | 0,545 | 0,720                                      | 0,688              | 0,632        |      |      |
| $N_E/N_A$ .....                   |  | 2,78               | 2,98             | 3,62             | 5,85             | 4,84  | 1,76                                       | 2,12               | 2,38         |      |      |
| $N_E/N_{FOV}$ .....               |  | 3,19               | 3,95             | 4,51             | 6,37             | 5,69  | 2,10                                       | 2,92               | 3,15         |      |      |
| $N_{A1}/N_A$ .....                |  | 0,467              |                  | 0,555            | 0,703            | 0,692 | 0,330                                      | 0,399              | 0,471        |      |      |
| $L_1$ (µm).....                   |  | 451                |                  | 410              | 447              | 418   | 440  | 390                | 435          |      |      |
| $L_{A1}$ (µm).....                |  | 675                |                  | 620              | 687              | 630   | 850  | 789                | 900          |      |      |
| $L_{A1}/L_1$ .....                |  | 1,50               |                  | 1,51             | 1,54             | 1,51  | 1,93                                       | 2,02               | 2,07         |      |      |

température est à peu près identique dans les deux séries, et que 80 % de l'effectif de l'échantillon composite correspond aux seules populations d'adultes (effectifs bruts).

En mars-avril 1968, on note 2 pics bien apparents. Le premier (450  $\mu\text{m}$ ) correspond au stade I de la population de janvier 1973 prise comme référence. Le second (610  $\mu\text{m}$ ) s'intercale entre les groupes II et A de la courbe de janvier. Il y aurait donc au minimum 3 stades en 1968. En supposant que les pics à 450  $\mu\text{m}$  et 610  $\mu\text{m}$  correspondent au premier et 3<sup>e</sup> groupe, on peut situer vers 525  $\mu\text{m}$  la longueur modale du groupe II. Celle-ci est d'ailleurs légèrement marquée. Dans cette hypothèse l'accroissement du nombre des stades entre 1968 et janvier 1973 s'accompagnerait d'une légère diminution en valeur relative de l'écart moyen de longueur entre stades. La longueur modale du groupe II en 1968, estimée à 525  $\mu\text{m}$  est en effet inférieure à celle de janvier (540  $\mu\text{m}$ ). D'autre part le rapport

$$L_{A1}/L_1 = \frac{\text{Longueur moyenne des primipares}}{\text{longueur moyenne du stade I}}$$

utilisé notamment par HRBACHKOVA-ESSLOVA comme indice de croissance, est à peu près le même dans les deux populations (1,50 en 1968 et 1,54 en janvier 1973, tabl. V), alors que 2 stades au moins en 1968 et 1 stade en 1973 s'intercalent entre le premier stade juvénile et le premier stade adulte.

Dans le rapport précédent,  $L_1$  est déterminé d'après les histogrammes de longueurs.  $L_{A1}$  est évalué d'après ces mêmes histogrammes après estimation de la proportion des primipares par rapport à l'ensemble des adultes. Cette proportion est calculée dans une population stable à courbe de survie exponentielle, dont les rapports  $N_E/N_A$  et  $N_J/N_A$  sont ceux qui caractérisent la population observée. Dans la population stable ainsi définie, on montre que la proportion des primipares est exprimée par la relation

$$N_{A1}/N_A = \frac{e^{-b D_j} - b(D_j + D_e)}{e^{-b D_j} - e^{-b D_e}} = 1 - \frac{e^{-b D_e}}{e^{-b D_j}}$$

Le taux de natalité  $b$  de la population est calculé par la relation  $b D_e = \ln(1 + N_E/N_T)$ ;  $D_j$  est calculé d'après la relation (1) précédente (p. 128).

L'individualisation du ou des premiers stades dans les histogrammes et le chevauchement des distributions des derniers stades, sont semble-t-il fréquemment observés chez les Cladocères. Cela résulte notamment et de façon générale d'un ralentissement

progressif de la croissance que traduit la diminution avec l'âge du taux de croissance

$$\text{en longueur } C_L = \frac{dL}{L dt} \text{ observée dans les cas, fré-}$$

quents, où la croissance au cours de la phase juvénile n'est pas exponentielle (cf. par exemple HRBACHKOVA-ESSLOVA 1963-1971 et ZAFFAGNINI 1964).

L'interprétation difficile des histogrammes dans leur partie terminale a amené FREY (1973) à utiliser, parallèlement à la longueur, d'autres critères d'identification des stades dont l'état de maturation des gonades. Cet auteur aboutit ainsi chez trois espèces d'*Eurycerus* à un nombre de stades supérieur à ce que laissait prévoir les histogrammes de longueurs.

Généralisant l'observation de FREY, il est possible que l'histogramme de 1968 corresponde dans le meilleur des cas à des individus passant par 3 et 4 stades. Ces deux possibilités ont été retenues (tabl. V). L'estimation théorique de la durée relative du développement ( $D'_{ij} = 1,8$ ) correspond d'ailleurs à 3,6 stades pour  $D'_{ij} = 0,5$ .

*Diaphanosoma excisum* (fig. 5).

En janvier 1973 (5c), il y a 4 groupes bien individualisés, le dernier (groupe IV) étant bien distinct de la phase adulte. Il y aurait donc 4 stades. Toutefois, la distribution du groupe I se caractérise par un étalement relativement grand et tend à se subdiviser en deux parties identifiables par les pics de 410  $\mu\text{m}$  et 450  $\mu\text{m}$ . On retrouve les mêmes caractéristiques en 1968 (5a). Ces deux parties correspondraient soit à deux groupes de nouveaux-nés de longueur différente comme chez *Moina micrura* en mai-août 1972 et janvier 1973, soit à deux stades dont le premier aurait nécessairement une durée plus brève, pour expliquer son effectif relativement faible. FREY (1973) observe une particularité voisine dans l'histogramme d'*Eurycerus glacialis* et, avec moins de netteté, dans celui d'*Eurycerus lamellatus*. Selon cet auteur il pourrait s'agir d'individus ayant été expulsés de façon précoce de la poche incubatrice de leur mère et se trouvant à un stade de développement transitoire de durée très brève (\*).

Dans la première hypothèse (deux groupes de nouveaux-nés de taille différente) les nouveaux-nés les plus petits pourraient passer par un stade supplémentaire, et il y aurait alors 4 et 5 stades, avec majoritairement 4 stades. Dans la seconde hypothèse il y aurait 5 stades dont un premier stade transitoire de durée plus brève. Dans l'un et l'autre cas, l'esti-

(\*) Au cours des observations en laboratoire, des nouveaux-nés de très petite taille mais parfaitement viables, ont été épisodiquement observés chez *Diaphanosoma*, et également chez *Moina*. La longueur des nouveaux-nés n'ayant pas été évaluée, il n'est pas possible de savoir s'il y a correspondance entre ces individus de petite taille et le groupe identifié dans les histogrammes.

mation retenue de 4 stades de durée normale est acceptable compte tenu des problèmes traités dans ce travail, à savoir l'estimation par 2 méthodes de la durée du développement juvénile dans le milieu naturel.

En mai-août 1972 (fig. 5b), 4 groupes sont également identifiables mais la présence d'un plateau entre 600  $\mu\text{m}$  et 650  $\mu\text{m}$  et l'étalement relativement grand de la distribution du 4<sup>e</sup> groupe, ne permettent pas de conclure qu'à ces 4 groupes correspondent 4 stades. Seuls les groupes I et II correspondent vraisemblablement à 2 stades. La comparaison des histogrammes 5b et 5c (janvier) suggère au contraire qu'il y a 5 stades en mai-août. Pour rendre la comparaison possible, les groupes I des deux populations différant par leur taille d'un rapport voisin de 1,10, les fréquences de l'ensemble des classes de longueurs de mai-août ont été multipliées par ce rapport. L'histogramme corrigé obtenu est tracé en trait épais sur la figure 5c. Les groupes I et II se correspondent alors assez bien, abstraction faite des 2 groupes de nouveaux-nés, présents en janvier mais non identifiés dans l'histogramme de mai-août. Par contre les 2 histogrammes diffèrent nettement dans leur partie terminale entre 575 et 900  $\mu\text{m}$ . Le plateau de 600 à 650  $\mu\text{m}$  de la courbe de mai-août corrigée s'intercale notamment entre les groupes II et III de la courbe de janvier 1973 (trait fin). L'interprétation la plus plausible (ou la plus simple) de cette caractéristique est que 3 stades s'inscrivent dans l'intervalle 575-900  $\mu\text{m}$  en mai-août, contre 2 stades bien distincts en janvier.

L'interprétation de l'histogramme de 1968 est très hasardeuse, voire impossible, même par comparaison avec celui de janvier 1973. Seul le premier stade, ou les 2 premiers stades si l'on considère que le pic à 410  $\mu\text{m}$  correspond à un premier stade transitoire, est en effet identifiable. Arguant de ce que l'accroissement de la complexité de l'histogramme va de pair avec l'augmentation du nombre des stades, nous estimerons ce nombre à 6 en 1968, avec peut-être des individus à 5 et 7 stades.

Les histogrammes de longueur conduisent donc, malgré le caractère peu rigoureux de certaines des interprétations précédentes, à des évaluations du nombre de stades compatibles avec les estimations faites d'après les résultats de laboratoire. Il est également probable que les variations individuelles du nombre des stades observées *in vitro*, se produisent comme on l'a admis lors de l'interprétation de certaines particularités des histogrammes, dans le milieu naturel au sein de la même population.

### 2.1.2. NOMBRE DE STADES RETENU DANS LES DIFFÉRENTES POPULATIONS

Les évaluations proposées dans le paragraphe

précédent sont résumées dans le tableau V (ligne 2) et ci-dessous. Il y aurait ainsi :

— chez *Moina*, 3 et 4 stades à Mélia en 1968, 2 et 3 stades en 1972 à Tchongolérom, majoritairement 2 stades en janvier 1973 et 2 stades en mars 1973 dans la même station,

— chez *Diaphanosoma*, 5 et 6 stades en 1968, 5 stades en 1972 et 4 stades (peut-être 4 et 5) en janvier 1973, et diminution du nombre moyen de stades juvéniles chez les 2 espèces entre 1968 (Mélia, lac de haut niveau) et mars 1973 (Tchongolérom, lac de bas niveau). Cette diminution expliquerait la décroissance de complexité des histogrammes déjà signalée entre ces 2 périodes (ou stations).

### 2.2. Estimations expérimentale et théorique de la durée relative du développement juvénile, comparaison avec les valeurs observées en laboratoire

L'estimation expérimentale et l'estimation théorique de  $D'_j$  (formules (1) et (2)) sont indiquées lignes 2 et 3 dans le tableau V pour les populations considérées. Dans le premier cas, plusieurs valeurs de  $D'_j$  sont mentionnées, correspondant à autant de nombre de stades juvéniles.

En 1968 et en 1972 les 2 estimations sont très proches. En 1968 chez les 2 espèces elles sont supérieures aux valeurs obtenues en laboratoire à 24-25 et 29-30 °C ( $D'_j$  observé, ligne 1). Dans la mesure où elle peut être considérée comme significative, la plus faible durée du développement juvénile observée en laboratoire serait imputable à de meilleures conditions de nutrition, les individus disposant à proximité du fond des coupelles où ils se trouvaient fréquemment, d'un « micro milieu » à forte concentration en particules nutritives.

Ce « micro milieu » s'établit de façon intermittente entre les périodes de surveillance des élevages, aucun procédé de remise en suspension des particules nutritives autre que l'agitation du milieu d'élevage au moment des examens périodiques, n'ayant été utilisé.

En 1972, les valeurs observées *in vitro* (ligne 1 tabl. V) sont proches des estimations en milieu naturel.

En 1973 à Tchongolérom, tout au moins chez *Moina*, l'estimation théorique est inférieure à l'estimation expérimentale. Il a été conclu dans un précédent travail (GRAS et SAINT-JEAN, 1978) que l'estimation théorique (0,75) était plus probable, l'accélération du développement juvénile résultant alors d'une diminution de la durée relative des stades dont le nombre reste constant et égal à 2 (approximativement égal à 2 en janvier). La durée relative d'un stade juvénile moyen ( $\bar{D}'_{ij}$ ) serait

ainsi passée de 0,5 en 1968 et 1972 à 0,35-0,40 en 1973, si on prend l'estimation théorique de cette époque comme base. Les observations de HALL *et al.* sur *Ceriodaphnia* suggèrent que de telles valeurs peuvent effectivement être atteintes (cf. p. 125).

L'interprétation des histogrammes de longueur et celle de l'évolution de la structure (voir rapports  $N_E/N_A$  et  $N_J/N_T$  ou  $N_J/N_A$  dans le tableau V) respectivement présentées dans ce chapitre et dans le travail cité ci-dessus, permettent de conclure qu'il y a eu réellement modification des caractéristiques et de la durée relative du développement juvénile entre 1968 et 1973 chez les 2 espèces étudiées.

L'accélération du développement juvénile observée serait provoquée par une amélioration des conditions de nutrition consécutive à la baisse de niveau du lac entre 1968 et mars 1973, amélioration que reflètent divers indices énumérés dans un précédent travail (GRAS et SAINT-JEAN 1978) et notamment une augmentation de la fécondité (cf. rapports  $N_E/N_{FOV}$ , tabl. V).

Grossièrement, la diminution de  $D'_j$  chez *Moina* mettrait en jeu deux mécanismes : une diminution du nombre moyen de stades juvéniles jusqu'en 1972 (inclus), puis une réduction de leur durée relative. Chez *Diaphanosoma*, le premier mécanisme est évident, mais le second ne l'est pas, bien que la faible valeur de  $D'_j$  théorique obtenue en janvier ( $D'_j = 1,6$  pour 4 stades) semble en dénoter l'existence. Les faibles valeurs de  $D'_j$  et de  $D''_j$  de janvier ne sont pas en effet confirmées, comme chez *Moina*, par des valeurs identiques en mars 1973. Chez *Diaphanosoma* ces estimations n'ont pas été faites en mars en raison de l'instabilité de la structure de la population durant cette série, instabilité provoquée par une mortalité surnuméraire fluctuante des embryons (présence d'embryons avortés).

### 3. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'estimation de la durée relative du développement juvénile par la relation (2) est *a priori* limitée dans son utilisation puisqu'elle implique des conditions qui ne sont qu'exceptionnellement (et toujours approximativement) remplies. Il n'en est pas de même en ce qui concerne la première méthode proposée (formule (1)), dont la valeur est cependant conditionnée par le degré d'incertitude au niveau de l'identification des stades juvéniles et de l'évaluation de la durée relative  $D''_j$ . Peu de données permettant de se faire une idée sur ces deux points existent

dans la littérature. L'identification des stades est très problématique. Le premier problème est de trouver et de tester d'autres critères d'identification que la longueur (cf. FREY 1973), le second de pouvoir utiliser l'ensemble des critères de façon routinière, c'est-à-dire avec le moindre coût de travail possible.

Les présentes observations, s'ajoutant à d'autres, paraissent établir que la variation individuelle du nombre de stades juvéniles est une caractéristique générale du développement des cladocères, et non un phénomène dont l'apparition serait liée à certaines conditions d'expérimentation défavorables comme l'ont suggéré quelques auteurs. Il semble en effet difficile d'admettre d'une part la manifestation *in vitro* du phénomène ou la variation pluriannuelle (ou entre stations) du nombre de stades observée au Tchad sans contestation possible entre 1968 et 1972-1973 chez les deux espèces considérées, et d'autre part de refuser qu'une variation puisse se produire selon les individus au sein d'une population donnée. Il est probable par contre que la variabilité est plus ou moins prononcée selon les espèces ou les populations. Quelques observations (GREEN 1956, HRBACHKOVA-ESSLOVA 1963) suggèrent que le nombre des stades juvéniles d'un individu est déterminé par sa taille à la naissance, mais les facteurs primaires responsables du degré de variation au sein d'une même population ne peuvent être dégagés sur la base des observations disponibles encore trop disparates ou incomplètes.

Comme il a été dit, la variation de la durée du développement juvénile dans une population met ainsi en jeu deux mécanismes, la modification du nombre moyen de stades et celle de leur durée. Dans le premier cas il s'agit d'une variation de type discontinu, mais qui tend à devenir continue au niveau de la population, par le biais des changements des proportions d'individus présentant tel ou tel nombre de stades (dans des limites propres à l'espèce). Grossièrement, la durée des différents stades juvéniles ( $D_{ij}$ ) serait principalement fonction de la température alors que leur nombre dépendrait des conditions de nutrition, pour ne citer que les facteurs primaires les plus évidents.

Ceci permet d'imaginer à titre d'hypothèse de travail les deux processus suivants d'évolution de  $D_j$  dans lesquels les 2 facteurs cités sont arbitrairement dissociés.

a) TEMPÉRATURE VARIABLE, CONDITIONS DE NUTRITION CONSTANTES (\*)

La température varie à l'intérieur de la « zone

(\*) On peut penser en réalité que le processus reste valable pour des conditions de nutrition variant à l'intérieur de certaines limites.

optimale de développement embryonnaire » — voir page 123.  $D_j$  change avec la température à nombre moyen de stades juvéniles constant. La durée des différents stades varie d'un même facteur égal à  $D'_j$ ; leur durée relative, comme  $D''_j$ , reste constante.

Dans le lac Tchad ce processus pourrait s'appliquer à petite échelle d'espace et de temps.

#### b) TEMPÉRATURE CONSTANTE, CONDITIONS DE NUTRITION VARIABLES

Une amélioration progressive des conditions de nutrition entraînerait une évolution comportant deux ou trois phases.

Dans une première phase, il y aurait diminution progressive du nombre moyen de stades juvéniles jusqu'à ce que soit atteint le nombre minimum chez tous les individus. Ce nombre minimum serait de 2 chez *Moina*, chez *Ceriodaphnia* et chez certains *Chydoridae* (cf. *Peracantha truncata*, ZAFFAGNINI 1964), mais supérieur pour bon nombre d'espèces. La durée relative des stades (donc  $D''_j$ ) varierait peu, et  $D'_j$  davantage, essentiellement par changement du nombre moyen de stades et jusqu'à la valeur correspondant au nombre de stades minimum.

Dans une seconde phase il y aurait une nouvelle réduction de  $D'_j$  par diminution de la durée relative des stades (donc de  $\bar{D}''_j$ ). Cette phase pourrait être plus ou moins prononcée selon les espèces, voire inexistante.

En toute hypothèse, on aboutirait à un développement juvénile de durée relative minimum et constante, caractéristique de l'espèce et de conditions de développement optimales.

A chacune des modifications successives précédentes correspond un changement de la loi de croissance exprimée dans l'échelle d'âge biologique et une augmentation de la production par unité de poids des stades juvéniles de la population. D'autres phénomènes (augmentation du poids individuel par stade et de la fécondité) accompagnent vraisemblablement ces modifications, contribuant encore à accroître la production de la population.

Dans une phase ultime, seuls ces phénomènes interviendraient.

Dans le lac Tchad ce processus s'appliquerait à l'échelle lacustre et pluriannuelle.

L'analyse précédente présente un caractère schématique et spéculatif faute d'observations suffisamment précises pour l'étayer. Elle reflète un certain nombre d'observations éparses parmi les références citées et, le second processus traduit l'évolution pluriannuelle des populations de *Moina*. Chez cette espèce la phase ultime ne semble cependant pas atteinte, si l'on en juge par le fait que l'indice de croissance  $L_{A1}/L_1$  ( $\frac{\text{longueur des primipares}}{\text{longueur des nouveaux-nés}}$ ) varie peu dans les 5 populations de *Moina* considérées (tabl. V). La fin de la seconde phase voire la phase ultime se trouverait par ailleurs plus ou moins fréquemment réalisée *in vitro*, en milieu à forte concentration de nourriture. Citons le cas des *Daphnia longispina* élevées par INGLE *et al.* (1937) ( $N_s = 4$ ,  $\bar{D}''_j = 2$ , cf. tabl. II), et celui des *Ceriodaphnia reticulata* de HALL *et al.* (observations *in situ* et à forte teneur en nourriture en laboratoire).

L'approfondissement des processus d'évolution précédents, si tant est qu'il soit possible compte tenu de la complexité des phénomènes, suppose un développement cohérent de nos connaissances du développement juvénile des cladocères et également que l'analyse soit portée au niveau de la croissance. Dans ce cadre et d'une façon générale deux séries de questions semblent pouvoir être abordées ou poursuivies systématiquement. Il s'agit d'une part de l'identification des stades, de la détermination de leur nombre, de leur durée relative et de la variabilité de  $D''_j$ , questions déjà signalées, et d'autre part de la recherche des lois de variation avec la température de  $D_e$ , de  $D_j$  et plus particulièrement de leur rapport, à conditions de nutrition constantes voire optimales. La transposition des données de laboratoire aux populations naturelles pourrait être établie sur ces bases et par application et recoupe-ment avec les deux méthodes d'estimation de  $D_j$  *in situ* proposées.

*Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 13 avril 1978.*



## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (B. G.), 1932. — The number of pre-adult instars, growth, relative growth, and variation in *Daphnia magna*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab.*, 63 : 81-98.
- ANDERSON (B. G.), LUMER (H.), ZUPANCIC (L. J.), 1937. — Growth and variability in *Daphnia pulex*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab.*, 73 : 444-463.
- ANDERSON (B. G.), JENKIN (J. C.), 1942. — A time study of the events in the life span of *Daphnia magna*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab.*, 83 : 260-272.
- BANTA (A. M.), 1939. — Studies on the physiology, genetics and evolution of some cladocera. Paper n° 39, *Carnegie Instit. Washington*, Washington, 285 p.
- BOTTRELL (H. H.), 1975a. — The relationship between temperature and Duration of Egg development in some Epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a Discussion of temperature functions. *Oecologia*, 18, 1 : 63-84.
- BOTTRELL (H. H.), 1975b. — Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of cladocera from the Rivers Thames, Reading. *Oecologia*, 19 : 129-140.
- BROWN (L. A.), 1929. — The natural history of cladocera in relation to temperature. II temperature coefficients for Development. *Am. nat.*, 63 : 346-352.
- BURGIS (M. J.), 1967. — A quantitative study of reproduction in some species of *Ceriodaphnia* (Crustacea: Cladocera). *J. Anim. Ecol.*, 36, 1 : 61-75.
- FREY (D. G.), 1973. — Comparative morphology and biology of three species of *Eurycerus* (Chydoridae, Cladocera) with a description of *Eurycerus macracanthus* sp. nov. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 58 : 221-267.
- GEORGES (D. G.), EDWARDS (R. W.), 1974. — Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* in a eutrophic reservoir. *Freshwat. Biol.*, 4, 5 : 445-465.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1969. — Biologie des crustacés du lac Tchad. I. Durées du développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. III, n° 3/4 : 43-60.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1976. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de cladocères et de copépodes du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. X, n° 4 : 233-254.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978. — 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. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XII, n° 1 : 19-63.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), en préparation. — Durée du développement juvénile et croissance en poids de quelques copépodes du lac Tchad.
- GREEN (J.), 1956. — Growth, size and Reproduction in *Daphnia* (Crustacea, Cladocera). *Proc. zool. Soc. London*, 126 : 173-204.
- HALL (D. J.), 1964. — An experimental approach to the dynamic of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, 45, 1 : 94-112.
- HALL (D. J.), COPPER (W. E.), WERNER (E. E.), 1970. — An experimental approach to the production, dynamic and structure of freshwater animals communities. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 6 : 839-928.
- HRBACHKOVA-ESSLOVA (M.), 1963. — The development of three species of *Daphnia* in the surface water of the Slapy reservoir. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 48, 2 : 325-333.
- HRBACHKOVA-ESSLOVA (M.), 1971. — The size distribution of neonates and growth in *Daphnia hyalina* Leydig from Lake Maggiore under laboratory conditions. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 27 : 357-367.
- HUTCHINSON (G. E.), 1967. — A treatise on Limnology, vol. II. *J. Wiley and Sons, Inc.*, New York, 1115 p.
- INGLE (L.), WOOD (T. R.), BANTA (A. M.), 1937. — A study on the longevity, growth, reproduction and heart rate in *Daphnia longispina* as influenced by limitations in quantity of food. *J. exp. Zool.*, 76 : 325-352.
- KORINEK (V.), 1970. — The embryonic and post-embryonic development of *Daphnia hyalina* from Lake Maggiore. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 26 : 85-95.
- KRYUCHKOVA (N. M.), 1973. — The effect of temperature and trophic conditions on the development duration in cladocera. *Hydrobiol. J.*, 9, 2 : 69-79. (Russe).
- MICHAEL (R. G.), 1962. — Seasonal events in a natural population of the Cladocera *Ceriodaphnia cornuta* Sars and observations on its life cycle. *J. zool. Soc. India*, 14 : 211-218.

- MURUGAN (N.), 1975. — Egg production, development and growth in *Moina micrura* Kurz. *Fresh. biol.*, 5, 3 : 245-250.
- MURUGAN (N.), SIVARAMAKRISHNAN (K. G.), 1973. — The biology of *Simocephalus acutirostratus* King (*Cladocera : Daphniidae*) laboratory studies of life span, instar duration, egg production, growth and stages in embryonic development. *Freshwat. Biol.*, 3 : 77-83.
- NAVANEETHAKRISHNAN (P.), MICHAEL (R. G.), 1971. — Egg production and growth in *Daphnia carinata* King. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 73 : 117-123.
- ZAFFAGNINI (F.), 1964. — Osservazioni comparative sull'accrescimento e la riproduzione in tre specie di Cladoceri. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 17 : 103-114.