**RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES ROTIFÈRES.
II. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE
SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT
EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE.**

par R. POURRIOT¹ et M. DELUZARCHES¹.

SOMMAIRE

1. — Introduction	26
2. — Matériels et méthodes	26
3. — Présentations des résultats	28
4. — Résultats	28
4.1. — Espèces en cultures	28
4.2. — Populations naturelles	43
4.3. — Influence de quelques facteurs du milieu	43
5. — Discussion	44
5.1. — Comparaison des taux de développement	44
5.2. — Comparaison de souches d'une même espèce	45
5.3. — Rapport Dp/De	47
5.4. — Q ₁₀ et facteur de conversion	48
6. — Conclusion	49
Résumé, Summary, Zusammenfassung	50

1. Laboratoire de Génétique Evolutive et Biométrie C.N.R.S. 91-Gif/Yvette.

1. — INTRODUCTION

Dans un précédent travail (POURRIOT et HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1969), nous avons fait état de résultats préliminaires concernant trois espèces de Rotifères planctoniques. Dans cette deuxième partie, nous avons étudié en laboratoire l'influence de la température sur les paramètres biologiques précédemment définis, en étendant cette étude à d'autres espèces. Ces recherches ont pour but de fournir des bases de comparaison avec les valeurs obtenues dans les conditions naturelles.

Rappelons brièvement la nature des paramètres étudiés qui concernent les seules femelles amictiques :

1. le temps de développement de l'embryon (de la ponte de l'œuf à l'éclosion du jeune) = De^1 .

2. le temps de développement post-embryonnaire (de l'éclosion à la ponte du premier œuf), qui correspond au temps d'acquisition de la maturité sexuelle = Dp .

3. le temps de génération (somme des deux précédents) qui est l'intervalle de temps minimum séparant deux générations successives dans les conditions considérées = Tg .

2. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Onze espèces de Rotifères maintenues en élevage au laboratoire ont été étudiées. Toutes appartiennent à l'ordre des Pseudotroques et se répartissent en quatre familles (tableau I).

Brachionus calyciflorus est représentée par deux souches d'écologie différente, l'une eurytherme (e), l'autre thermophile (t). Cette dernière périclité lorsque la température d'élevage est abaissée en dessous de 14° C. Ce caractère thermophile est confirmé par la répartition saisonnière de la population d'où provient la souche : dans son biotope (bassin artificiel parisien), cette population de *B. calyciflorus* n'apparaît qu'en été. L'adaptation aux températures chaudes s'est donc maintenue au laboratoire. La souche eurytherme est issue d'une population vernale présente dans une mare de ferme de la région de Rambouillet (Seine-et-Oise).

Quelques évaluations du temps de développement de l'œuf ont été faites sur des populations naturelles :

1. de *B. calyciflorus*.

1. Nous adoptons ici des symboles légèrement différents, mais plus universellement admis que ceux de l'étude préliminaire.

Espèces	Nourriture	Température d'élevage
Asplanchnidés.		
<i>Asplanchna brightwelli</i> Gosse	Brachions	15°-16°
Brachionidés.		
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas		
souche thermophile (t)	Phacus pyrum	20°-22°
souche eurytherme (e)	Phacus pyrum	10°-12°
<i>Epiphanes brachionus</i> Ehr.	Cryptomonas curvata	20°-22°
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehr.	Chlorella pyrenoidosa	20°-22°
<i>Keratella quadrata</i> (O. F. Müller)	Chlamydomonas variabilis	20°-22°
<i>Keratella valga</i> (Ehr.)	Chlamydomonas variabilis	15°
<i>Notholca acuminata</i> (Ehr.)	Nitzschia communis	10°-12°
Notommatidés.		
<i>Notommata collaris</i> Ehr.	Closterium acerosum	15°
<i>Notommata copeus</i> Ehr.	Spirogyra sp.	15°
Synchaetidés.		
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	Cryptomonas curvata	10°-12°
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehr.	Cryptomonas curvata	10°-12°

TABLEAU 1. — Nourriture et température d'élevage des espèces expérimentées.

2. d'une 12° espèce appartenant au sous-ordre des Monimotroques, familles des Conochilidae : *Conochiloïdes natans* (Seligo), espèce strictement psychrophile.

La plupart de ces espèces sont planctoniques. Seules *Euchlanis dilatata* et les deux *Notommata* sont périphtes.

Les techniques expérimentales utilisées pour les espèces cultivées au laboratoire ont été décrites précédemment (POURRIOT et ILLBRICHT-ILKOWSKA, 1969). Nous ne les décrirons donc pas de nouveau en détail.

Les trois paramètres De, Dp et Tg sont déterminés par des observations effectuées à des intervalles d'une heure. Nous considérons que la longueur de la période juvénile (Dp), qui dépend nettement de la quantité de nourriture, atteint ici sa valeur optimale. En effet, dès leur naissance, les jeunes femelles sont en présence d'une nourriture de qualité valable, maintenue en léger excès. Le milieu d'expérience est constitué par une eau naturelle, — provenant d'une mare de forêt (eau douce) pour les *Notommata*, d'un étang calcique (eau dure) pour les autres espèces — correspondant aux caractères de leur biotope.

La durée du développement embryonnaire des populations naturelles planctoniques a été évaluée par la méthode simplifiée proposée par EDMONSON (1965). Des femelles ovigères de la population sont isolées à la température et dans l'eau du biotope. Le nombre total d'œufs est observé à partir du temps t_0 et on note le nombre d'éclosions observées ultérieurement à des temps variés. Sur un graphique, on reporte le nombre d'œufs restant à éclore en fonction du temps écoulé. Les chiffres ainsi obtenus se répartissent le long d'une droite qui coupe l'axe des temps à une valeur approchée de la valeur réelle de D_e (fig. 11).

Toutes les expériences ont été faites en bain thermostaté avec une précision de $\pm 0,3^\circ$ Celsius. Les espèces en culture sont acclimatées 2 à 3 jours à la température d'expérience.

3. — PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

La variation de la vitesse d'un phénomène biologique en fonction de la température a été exprimée par des équations mathématiques diverses déjà amplement discutées (ANDREWARTHA et BIRCH 1954, MAC LAREN 1963).

L'expression la plus couramment utilisée (« équation logistique ») considère en pratique non la vitesse du développement mais son inverse en fonction de la température. En d'autres termes, cette équation mesure le taux de développement par unité de temps aux différentes températures.

La représentation graphique se traduit par une courbe d'allure sigmoïde présentant une portion linéaire entre des intervalles donnés de température. Tel est le cas chez le Cladocère planctonique *Daphnia galeata mendotae* ainsi que l'ont établi GRAS et SAINT-JEAN (1969) d'après des données de HALL (1964). Chez les Rotifères, EDMONSON (1960, 1965) et AMREN (1964) ont mis en évidence entre $1/D_e$ et la température une relation linéaire de forme générale $1/D = a\theta + b$.

La partie rectiligne de la courbe sigmoïde doit normalement être plus ou moins déplacée vers les températures basses ou vers les températures hautes selon que les animaux sont psychrophiles ou thermophiles.

4. — RÉSULTATS

4.1. Espèces en culture.

Les tableaux 2 à 12 fournissent pour chaque espèce étudiée les valeurs moyennes de D_e , D_p et T_g à différentes températures. Seul, le temps de génération a été déterminé chez *Asplanchna*

	10°	14°	17°	20°	23°
Tg	171 ± 3,7 (10)	102,2 ± 0,4 (4)	52,4 ± 1,3 (9)	36,8 ± 0,8 (7)	27,3 ± 2,1 (9)

TABLEAU 2. — Temps de génération (en heures ± e.t.) d'*Asplanchna brightwelli* à différentes températures. Le nombre d'observations effectuées est indiqué entre parenthèses.

	Souche eurytherme					
	8°	10°	14°	17°	20°	23°
De	52,6 ± 1,5 (6)	47,2 ± 2,3 (49)	25,6 ± 0,8 (29)	21 ± 0,8 (13)	16,1 ± 0,8 (19)	15,5 ± 1,1 (11)
Dp	95,3 ± 2,1 (7)	74,8 ± 2,4 (7)	43,5 ± 1,1 (18)	30	25,9 ± 0,9 (15)	20,8 ± 1,1 (12)
Tg	148 ± 0,9 (10)	122	69	50,6 ± 0,8 (10)	42	36
Dp/De	1,81	1,58	1,70	1,43	1,61	1,34

	Souche thermophile					
De						
Dp						
Tg						
Dp/De						

TABLEAU 3. — Temps de développement embryonnaire, post-embryonnaire et temps de génération (De, Dp et Tg) de 2 souches de *Brachionus calyciflorus* à différentes températures. Les chiffres non suivis de l'indication de l'écart type correspondent à des valeurs non observées mais calculées. Tous les résultats sont exprimés en heures.

	10°	15°	20°	25°
De		20 ± 0,3 (602)	13 ± 0,5 (1 723)	9,9 ± 0,2 (643)
Dp	98	71 ± 4,5 (43)	51,9 ± 0,8 (96)	19,7 ± 0,9 (50)
Tg		91	65	29,6
Dp/De		3,55	3,99	1,99

TABLEAU 3 bis. — De, Dp et Tg (en heures ± e.t.) chez *B. calyciflorus* d'après Halbach.

	10°	14°	20°	23°
De	44,7 ± 1,7 (19)	27,5 ± 0,8 (14)	16,4 ± 1,1 (13)	13,5 ± 0,7 (7)
Dp	68,6 ± 3,6 (14)	40,3 ± 0,8 (16)	23,8 ± 1,3 (7)	19,4 ± 1,2 (22)
Tg	102,5 ± 1,8 (10)	67,8 ± 1,4 (14)	40	33,6 ± 1,5 (5)
Dp/De	1,53	1,46	1,46	1,45

TABLEAU 4. — De, Dp et Tg d'*Epiphanes brachionus* à différentes températures.

	10°	14°	17°	20°
De	48,6 ± 1,7 (13)		29,1 ± 1,1 (10)	25,2 ± 1,6 (13)
Dp	43,1 ± 0,8 (7)		24 ± 1,1 (6)	22,2 ± 3 (11)
Tg	93,4 ± 1,3 (12)	69 ± 0,8 (7)	51,2 ± 2,3 (5)	46,5 ± 3,3 (13)
Dp/De	0,89		0,82	0,88

TABLEAU 5. — De, Dp et Tg d'*Euchlanis dilatata* à différentes températures.

	10°	14°	17°	20°
De	71,5	42 ± 0,5 (5)	30,3 ± 0,7 (11)	25,4 ± 1 (8)
Dp	100,8 ± 0,7 (8)	69,8 ± 0,9 (15)	« 64,6 » ± 1,6 (5)	46,4 ± 2,2 (9)
Tg	172,3 ± 2,2 (7)	112 ± 1,5 (5)	95 ± 2,9 (13)	71,9
Dp/De	1,41	1,66	« 2,15 » (théor. 1,82)	1,83

TABLEAU 6. — De, Dp et Tg de *Keratella quadrata*.

	10°	14°	17°	20°
De	43 ± 1 (14)	33 ± 0,6 (5)	27 ± 1,2 (12)	21,2 ± 0,9 (25)
Dp	73,3 ± 2,5 (10)	47,5 ± 1,6 (15)	38,5	26,2 ± 1,6 (19)
Tg	119,5 ± 0,5 (4)	82,6 ± 1,1 (8)	65,5 ± 1 (11)	47,2 ± 1,8 (15)
Dp/De	1,70	1,44	1,43	1,24

TABLEAU 7. — De, Dp et Tg de *K. valga*.

	10°	14°	17°
De	66,5 ± 0,9 (15)	44,4 ± 1 (5)	42 ± 1 (2)
Dp	85	54,6	
Tg	151,5 ± 1,15 (13)	99 ± 1 (2)	

TABLEAU 8. — De, Dp et Tg de *Notholca acuminata*.

	10°	14°	17°	20°
De	48,5 ± 1,4 (13)	30,3 ± 0,4 (14)	23 ± 0,5 (9)	20 ± 1,1 (21)
Dp	64 ± 0,9 (7)	42,1 ± 2,2 (28)	32,6 ± 1,4 (16)	26 ± 1,4 (19)
Tg	112,5	72,8 ± 2,4 (16)	55,6 ± 1,4 (16)	46 ± 1,8 (19)
Dp/De	1,32	1,39	1,42	1,30

TABLEAU 9. — De, Dp et Tg de *Polyarthra dolichoptera*.

	11°	14°	17°	20°
De	32 ± 1,5 (42)	23 ± 1,3 (55)	16,4 ± 0,8 (28)	13,5 ± 0,5 (35)
Dp	60	42,1 ± 1,7 (33)	31,9 ± 0,8 (14)	28,3 ± 1,6 (15)
Tg	91,3 ± 1,7 (18)	64,8 ± 1,5 (22)	48,2 ± 1,1 (28)	42,1 ± 1,9 (15)
Dp/De	1,85	1,83	1,95	2,1

TABLEAU 10. — De, Dp et Tg de *Synchaeta pectinata*.

	14°	17°	20°
De	121,7 ± 1,6 (14)	94 ± 2,5 (36)	69 ± 2,4 (20)
Dp	167,7 ± 3,2 (13)	98	74 ± 1,9 (11)
Tg	289 ± 4 (14)	191,8 ± 2,6 (18)	143,7 ± 3,8 (29)
Dp/De	1,38	1,04	1,07

TABLEAU 11. — De, Dp et Tg de *Notommata collaris*.

	10°	14°	17°	20°
De	193,8 ± 2,3 (9)	119,3 ± 1,2 (6)	71,6 ± 1,2 (7)	56,4 ± 1 (7)
Dp	214 ± 0,8 (4)	117 ± 0,4 (3)	87,8 ± 0,9 (9)	65,3 ± 0,6 (8)
Tg	409 ± 1,3 (4)	241 ± 3,5 (8)	160,8 ± 0,7 (6)	122
Dp/De	1,10	1,02	1,23	1,16

TABLEAU 12. — De, Dp et Tg de *Notommata copeus*.

FIG. 1. — Variations de $1/T_g$ en fonction de la température (T) chez *Asplanchna brightwelli* (sensu lato).

FIG. 2. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Brachionus calyciflorus*.

- en trait plein et symboles creux : souche eurytherme.
- en trait discontinu long et symboles pleins : souche thermophile.
- en trait discontinu court et croix : souche de Halbach.

FIG. 3. — Variation de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Epiphanes brachionus*.

FIG. 4. — Variation de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Euchlanis dilatata*.
 — en trait continu et symboles creux : souche des auteurs.
 — en trait discontinu et symboles pleins : souche de Parise.

FIG. 5. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Keratella valga*.

FIG. 6. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Keratella quadrata*.
— en trait discontinu et symboles pleins : d'après les données de Amren.

FIG. 7. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Notholca acuminata*.

FIG. 8. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Polyarthra dolichoptera*.
— en trait discontinu et symboles pleins : d'après les données d'Amren.

FIG. 9. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Synchaeta pectinata*.

FIG. 10. — Variations de $1/D_e$ (triangles), $1/D_p$ (carrés) et $1/T_g$ (ronds) en fonction de la température (T) chez *Notommata collaris* (en bas) et *N. copeus* (en haut).

	1/De	1/Dp	1/Tg
<i>Asplanchna brightwelli</i>			0,070 θ — 0,75 (14°-23°)
<i>Brachionus calyciflorus</i> l	0,125 θ — 0,93 (14°-20°)	0,076 θ — 0,56 (14°-20°)	0,051 θ — 0,41 (14°-20°)
<i>Synchaeta pectinata</i>	0,120 θ — 0,58 (10°-20°)	0,058 θ — 0,24 (10°-17°)	0,040 θ — 0,18 (10°-17°)
<i>B. calyciflorus</i> e	0,092 θ — 0,38 (10°-20°)	0,063 θ — 0,32 (10°-23°)	0,038 θ — 0,19 (10°-20°)
<i>Epiphanes brachionus</i>	0,091 θ — 0,38 (10°-23°)	0,068 θ — 0,34 (10°-23°)	0,037 θ — 0,15 (10°-23°)
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0,073 θ — 0,24 (5°-20°)	0,055 θ — 0,18 (5°-20°)	0,030 θ — 0,08 (5°-20°)
<i>Keratella quadrata</i>	0,061 θ — 0,26 (10°-20°)	0,028 θ — 0,04 (10°-20°)	0,018 θ — 0,04 (10°-20°)
<i>Euchlanis dilatata</i>	0,050 θ — 0,02 (10°-20°)	0,057 θ (10°-20°)	0,030 θ — 0,05 (10°-20°)
<i>Keratella valga</i>	0,047 θ + 0,09 (10°-17°)	0,042 θ — 0,08 (10°-17°)	0,025 θ — 0,05 (10°-17°)
<i>Notholca acuminata</i>	0,044 θ — 0,08 (10°-14°)	0,040 θ — 0,12 (10°-14°)	0,020 θ — 0,04 (10°-14°)
<i>Notommata copeus</i>	0,030 θ — 0,18 (10°-20°)	0,028 θ — 0,2 (14°-20°)	0,0165 θ — 0,13 (14°-20°)
<i>N. collaris</i>	0,026 θ — 0,17 (14°-20°)	0,0305 θ — 0,28 (14°-20°)	0,0135 θ — 0,10 (14°-20°)
<i>Conochiloides natans</i>	0,080 θ — 0,40 (8°-15°)		

TABLEAU 13. — Equations exprimant la variation de 1/De, 1/Dp et 1/Tg en fonction de la température (θ) pour 13 espèces de Rotifères.

brightwelli dont les œufs parthénogénétiques se développent à l'intérieur du corps de la mère.

Tous nos résultats sont exprimés en heures. Pour des raisons de simplification des calculs, le chiffre suivant la virgule représente des décimales et non des minutes. L'écart-type est calculé pour chaque moyenne. Celle-ci est déterminée à partir d'un nombre d'observations variable indiqué entre parenthèses. Les valeurs qui ne sont pas suivies de ces indications (écart-type et nombre d'observations) sont des valeurs calculées.

Les inverses de ces valeurs moyennes ($1/D_e$, $1/D_p$ et $1/T_g$) ont été reportés sur papier millimétré et à partir de ces points, la courbe représentant la variation de $1/D$ en fonction de la température a été tracée au mieux (fig. 1 à 10).

Dans le tableau 13 sont regroupées, pour chaque paramètre, les équations exprimant $1/D = f(\theta)$. Les espèces sont classées d'après la valeur de « a » pente de la droite (représentant la vitesse du développement), par ordre décroissant pour $1/D_e$. Les œufs femelles amictiques de *B. calyciflorus* thermophile et *Synchaeta pectinata* ont les développements les plus rapides et ceux des œufs de *Notommata* sont les plus lents. Cette relative lenteur du développement des œufs des *Notommata* peut être en rapport avec leur charge en vitellus (ce sont les plus gros des œufs étudiés). Mais la vitesse de développement des œufs n'est pas liée à la taille des œufs car ceux d'*Epiphanes brachionus* se sont développés bien plus rapidement que ceux des *Keratella*, les plus petits de tous.

L'ordre de classement des espèces reste à peu près inchangé en ce qui concerne $1/T_g = f(\theta)$. Il en va approximativement de même pour $1/D_p$ à l'exception de *K. quadrata*.

Cette faible vitesse de développement post-embryonnaire de *K. quadrata* est probablement anormale et pourrait être due, à notre avis, à une alimentation imparfaite des jeunes, gênés par les produits du métabolisme des algues. Nous avons observé à plusieurs reprises dans les cultures des effets d'inhibition des Rotifères, à des degrés variables selon la densité et l'âge des cultures de *Chlamydomonas*.

L'écart excessif entre D_e observé à 17° et sa valeur théorique calculée d'après les autres valeurs peut être également dû à un effet de ce type (Tabl. 6).

Enfin, il semble que l'estimation du temps de génération puisse être obtenue avec plus de précision que celle des autres paramètres. Dans quelques cas, nous avons pu observer que les valeurs de T_g étaient les plus homogènes par suite d'un processus de compensation entre D_e et D_p . Par exemple, chez *Synchaeta pectinata* à 14° , nous avons pu suivre 22 jeunes femelles depuis leur

FIG. 11. — Estimation des temps de développement embryonnaire à différentes températures (8°, 10° et 15°) dans une population naturelle de *Conochiloides natans* :

— N = nombre d'œufs initial - nombre d'éclosions observées;
 — t = temps écoulé en heures.

FIG. 12. — Variations de $1/D_e$ en fonction de la température (T) chez une population naturelle de *Conochiloides natans*.

éclosion jusqu'à l'éclosion de leur premier descendant (soit De, Dp et Tg connus pour chaque femelle). Nous avons alors remarqué pour les valeurs extrêmes que les durées de développement post-embryonnaire les plus longues étaient suivies de durées de développement embryonnaire plus courtes et inversement, ainsi qu'en témoignent les chiffres suivants :

N	Dp	De	Tg
8 ♀	44,4 ± 0,5	21 ± 1,2	65,4
4 ♀	39,5 ± 0,5	25 ± 1,6	64,5

Ces variations en sens inverse de Dp et de De ont été observées chez d'autres espèces mais malheureusement, toujours sur un petit nombre de résultats.

Tous les résultats obtenus sur des femelles d'âge quelconque présentent une certaine variabilité déjà notée par EDMONSON (1960). La variation observée n'est cependant pas aussi grande que celle indiquée par PIAVAUD (1970) pour les durées de développement des œufs successifs d'une même femelle. Les variations individuelles s'atténuent au niveau du temps de génération que PIAVAUD trouve pratiquement constant chez *Epiphanes senta*, *B. calyciflorus*, *B. leydigi*, *Euchlanis dilatata* et *E. triquetra*.

4.2. Populations naturelles.

4.2.1. — *Conochiloides natans*. La durée de développement de l'œuf a été évaluée aux températures à 8° et 10°, températures du biotope à deux époques de récolte des Rotifères, et à 15°, après 24 heures d'acclimatation à cette température d'un échantillon prélevé à 10°.

Les résultats obtenus (fig. 11) par la méthode de dénombrement des éclosions dans un lot d'œufs (cf. ci-dessus) sont reportés dans la figure 12.

4.2.2. — *Brachionus calyciflorus*. Par la même méthode, nous avons obtenu pour une population de cette espèce :

De à 10° ≈ 46 heures
De à 14° ≈ 28 heures.

Ces valeurs peuvent être approximativement intégrées à celles obtenues avec la couche eurytherme, les différences apparaissant entre elles n'étant pas significatives.

4.3. Influence de quelques facteurs du milieu, autres que la température.

4.3.1. — LUMIÈRE. Deux lots de *B. calyciflorus* « e » ont été suivis à 10°; l'un a été maintenu à l'obscurité totale, l'autre a été soumis à un éclairage de 1 000 lux pendant 16 heures sur 24 heures. Les résultats obtenus pour De et Dp ont été les suivants :

	Obscurité	Lumière
De	47,8 ± 1,98 (21)	48 ± 1,6 (16)
Dp	75,4 ± 2,24 (13)	73 ± 2,6 (4)

Les différences entre le lot à l'obscurité et celui à la lumière ne sont pas significatives. En conséquence, l'intensité lumineuse n'affecte pas les paramètres étudiés.

4.3.2. — NATURE DU MILIEU. La souche *B. calyciflorus* « e » a été testée à 20° C, simultanément dans deux milieux différant nettement par leurs caractères physicochimiques.

L'un était une eau de source neutre, faiblement minéralisée, l'autre une eau d'étang alcaline, calcique et plus minéralisée.

Aucune différence significative n'a été relevée :

De en eau de source : 24 ± 1,5 h. (9).

De en eau d'étang : 24,3 ± 1,8 h. (13).

Une expérience similaire effectuée avec *Epiphanes brachionus* a abouti à la même conclusion : la nature du milieu n'influence pas le temps du développement de l'œuf. Précisons toutefois qu'il ne s'agit ici que de milieux presque entièrement dépourvus de substances organiques dissoutes. La présence de ces dernières peut entraver le déroulement normal du développement par intervention de phénomène d'antibiose ainsi que GARREAU DE LOUBRESSE (1967), l'a montré chez des œufs de Phyllopoques.

5. — DISCUSSION

5.1. Comparaison des taux de développement.

Pour la plupart des espèces, la variations de 1/D en fonction de la température est rigoureusement linéaire entre les valeurs des températures d'expériences : ex. *Epiphanes brachionus* (10°-23°), *Polyarthra dolichoptera* (10°-20°).

Dans un certain nombre de cas, la droite s'infléchit vers les valeurs extrêmes, inférieures et (ou) supérieures : ex. pour *Brachionus calyciflorus* « e » on obtient une courbe sigmoïde classique avec une partie linéaire entre les températures de 10° et 20°.

A une température donnée, l'infléchissement de la droite peut ne s'observer que pour un seul paramètre. Par exemple, chez *Synchaeta pectinata*, l'infléchissement apparaît à 20° pour 1/Dp, mais non pour 1/De. Les limites de température contrôlant chaque paramètre ne sont donc pas identiques.

Enfin, dans quelques cas, il se produit aux températures élevées non un ralentissement mais une accélération des processus métaboliques par rapport aux valeurs fournies par l'équation linéaire : *Brachionus calyciflorus* « t » à 23°, *Keratella valga* à 20°. Un autre exemple de ce phénomène a été tiré du travail exhaustif de HALBACH (1970 a et b) sur la dynamique d'une population de *B. calyciflorus*. Les courbes tracées d'après les évaluations de De et Dp pour une souche de cette espèce cultivée avec *Chlorella*, présentent une partie rectiligne entre 10° et 20° puis s'incurvent à 25° vers les fortes valeurs de 1/De et d'une façon bien plus marquée vers celles de 1/Dp (fig. 2). Ceci traduit une adaptation physiologique de la souche aux conditions expérimentales qui lui sont imposées et en particulier à la température et à l'alimentation. Par exemple, à 25° le temps de développement post-embryonnaire (19,7 h) observé par HALBACH est du même ordre de grandeur que la valeur calculée correspondant à cette température pour la souche « e » ci-dessus (19,1 h), cultivée avec *Phacus*, alors qu'aux températures inférieures, les valeurs de Dp de la population de HALBACH, cultivée avec *Chlorella*, sont bien plus basses. Les chlorelles sont donc mieux utilisées aux températures chaudes qu'aux températures basses; ce fait peut provenir aussi bien d'une modification dans la physiologie de l'animal, (amélioration de l'activité des enzymes digestives), que dans celle de l'algue (accroissement de perméabilité de la membrane ou changement dans la composition biochimique?). Cette constatation est en accord avec nos propres observations sur la souche « t » qui ne se multiplie bien avec *Chlorella* qu'à des températures voisines de 20°.

5.2. Comparaison entre souches d'une même espèce.

La confrontation des résultats obtenus sur des souches différentes d'une même espèce dans des conditions expérimentales semblables peut être effectuée chez deux espèces :

Brachionus calyciflorus dont nous avons étudié deux souches provenant de populations naturelles distinctes par leur répartition saisonnière (l'une de saison froide, l'autre de saison chaude),

Euchlanis dilatata dont PARISE (1966) a étudié une souche cultivée avec *Chlorella vulgaris*.

5.2.1. — *Brachionus calyciflorus*. Les trois paramètres De, Dp et Tg ont, aux températures de 17° et 20°, des valeurs voisines pour les deux souches. Mais les temps de développement embryonnaire ou post-embryonnaire et le temps de génération sont nettement plus longs à 14° et plus courts à 23° chez la souche thermophile « t ». Il s'ensuit que les taux de développement varient plus rapidement avec la température chez cette dernière, ainsi que l'indiquent les pentes respectives des droites obtenues : 0,125 pour la souche « t » et 0,92 pour la souche « e » (tabl. 3 et fig. 2).

5.2.2. — *Euchlanis dilatata*.

La souche expérimentée présente le seul cas où, à une température donnée, le temps de développement post-embryonnaire est plus court que le temps de développement embryonnaire.

Chez la souche de PARISE, les temps de développement de l'œuf sont nettement plus longs aux températures inférieures à 20° et plus courts aux températures supérieures à 20°. Quant aux valeurs de Dp (calculées d'après Tg et De) et de Tg, elles sont toutes plus élevées; mais, de même que les taux de développement embryonnaire, $1/Dp$ et $1/Tg$ varient plus rapidement avec la température (tabl. 5 et fig. 4).

Les exemples de ces deux espèces de Brachionidae montrent que l'adaptation à des températures chaudes se traduit non seulement par un déplacement de la droite exprimant $1/D = f^\circ\theta$ vers les températures plus élevées, mais aussi par un accroissement de la vitesse du taux de développement embryonnaire et post-embryonnaire.

Ceci est indiqué par des valeurs absolues plus élevées des constantes correspondantes b et a chez les races thermophiles :

	a	b
<i>Brachionus calyciflorus</i> thermophile	0,175	1,64
<i>B. calyciflorus</i> eurytherme	0,092	0,38
<i>Euchlanis dilatata</i> PARISE (t)	0,094	0,94
<i>E. dilatata</i> (e)	0,057	0

Il apparaît que les coefficients de température (Q_{10} compris, cf. infra) sont d'autant plus élevés que les formes sont mieux adaptées aux températures chaudes ou inversement. De nombreux cas d'adaptation saisonnière présentent des rapports similaires (BULLOCK 1955).

Quelques remarques complémentaires peuvent être effectuées sur trois autres espèces :

— *Asplanchna brightwelli*. BUCHNER et al. (1965) indiquent pour *A. sieboldi* (il s'agit vraisemblablement d'une forme voisine de la précédente)¹ un temps de génération de $29,8 \pm 0,5$ heures à 22° . La valeur de $1/T_g$ (0,81) s'intègre parfaitement à nos résultats. Mais à 33° ($12,2 \pm 0,2$ heures) et à 10° ($10,4 \pm 0,3$ jours), les valeurs de $1/T_g$, calculées d'après BUCHNER et al., sont nettement situées au-dessus de la droite exprimant $1/T_g = f(\theta)$ entre 14° et 23° et reflètent l'ajustement des *Asplanchna* à des températures extrêmes.

— *Keratella quadrata*. Des temps de développement d'œufs amictiques d'une population naturelle d'eau froide (3° à 13°) ont été déterminés par AMREN (1964). La plupart des valeurs de $1/De$ se situent sur une droite ($1/De = 0,044 \theta - 0,06$), les valeurs concernant les températures les plus basses étant situées légèrement au-dessus du prolongement de cette droite.

Mais il est également possible d'intégrer les valeurs observées par AMREN aux nôtres en admettant un infléchissement de la droite aux températures inférieures à 10° ; l'équation $1/De = f(\theta)$ est alors exprimée par une courbe sigmoïde.

De toutes façons, il apparaît au-dessous de 10° un ajustement de *K. quadrata* aux températures froides caractérisé par un accroissement du taux métabolique par rapport à la droite obtenue entre 10° et 20° . Le taux de développement de l'œuf de *K. quadrata*, indiqué par EDMONSON (1965) à 20° ne diffère pas sensiblement de celui que nous avons observé (0,96 et 0,94) mais à 10° , il est notablement supérieur (0,43 au lieu de 0,34).

— *Polyarthra dolichoptera*. Les données fournies par AMREN (1964) concernant une population naturelle d'eau froide s'intègrent bien aux nôtres en se répartissant de façon assez homogène de part et d'autre du prolongement de la droite exprimant $1/De$ en fonction des températures comprises entre 10° et 20° .

5.3. Rapport Dp/De .

D'après les travaux effectués sur des Cladocères (cf. GRAS et SAINT-JEAN, 1969), le rapport Dp/De paraît approximativement constant, donc indépendant de la température, au moins chez certaines espèces.

Dans le tableau ci-dessous, nous indiquons les valeurs calculées de Dp/De pour les espèces étudiées.

1. La souche que nous avons étudiée présente, en élevage, chez les jeunes femelles et les mâles des protubérances coniques : type cruciforme de DE BEAUCHAMP (1951).

Espèces	Dp/De
<i>Brachionus calyciflorus</i> « e »	1,34 à 1,81
<i>Brachionus calyciflorus</i> « t »	1,57 à 1,70
<i>Brachionus calyciflorus</i> d'après HALBACH	3,55 à 3,99 (2 à 25°)
<i>Epiphanes brachionus</i>	1,45 à 1,53
<i>Euchlanis dilatata</i>	0,82 à 0,89
<i>Euchlanis dilatata</i> d'après PARISE	1,30 et 1,35
<i>Keratella quadrata</i>	1,41 à 1,83
<i>Keratella valga</i>	1,24 à 1,70
<i>Notholca acuminata</i>	1,23 et 1,28
<i>Notommata collaris</i>	1,04 à 1,38
<i>Notommata copeus</i>	1,02 à 1,23
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	1,30 à 1,42
<i>Synchaeta pectinata</i>	1,83 à 2,1

Chez les Rotifères, le rapport Dp/De apparaît approximativement constant ou tout au moins peu variable. Ce fait est encore plus net si l'on ne tient pas compte des résultats où les taux de développement ne sont pas situés sur la portion linéaire de l'équation $1/D = f(\theta)$. Par exemple, pour *B. calyciflorus* « e », les valeurs de Dp/De se trouvent alors comprises entre 1,43 et 1,61.

Les rapports calculés d'après HALBACH sur cette espèce, aux températures de 14° et 20°, sont bien plus longs que ceux calculés d'après nos souches. Cet écart provient vraisemblablement de la différence d'alimentation. A 25°, le rapport Dp/De diminue considérablement (≈ 2) et atteint une valeur voisine des nôtres, ce qui suggère, comme nous l'indiquions ci-dessus, une meilleure utilisation des chlorelles aux températures chaudes.

5.4. Q_{10} et facteurs de conversion.

Le Q_{10} entre 10° et 20° a été calculé d'après les équations $1/De = f(\theta)$, pour la durée de développement embryonnaire de quelques-unes des espèces citées ci-dessus :

Espèces	Q_{10} (10°-20°)
<i>Brachionus calyciflorus</i> « t »	≈ 5 (valeur théorique)
<i>Brachionus calyciflorus</i> « e »	2,8
<i>Brachionus calyciflorus</i> d'après HALBACH	2,4
<i>Epiphanes brachionus</i>	2,7
<i>Euchlanis dilatata</i>	2
<i>Keratella quadrata</i>	2,7
<i>Notommata copeus</i>	3,5
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	2,5
<i>Synchaeta pectinata</i>	3

D'après ces résultats, il est évident, non seulement que le Q_{10} n'est pas identique pour les différentes espèces, mais aussi qu'il peut être extrêmement variable selon les souches d'une même espèce.

Outre *B. calyciflorus* où le Q_{10} représente le facteur de conversion pour calculer la durée de De à 10° à partir de la valeur observée à 20° (ou vice-versa), un autre exemple est donné par *Euchlanis dilatata*. Chez cette espèce, le facteur de conversion de De à 20° en De à 15° serait, pour la population de Parise voisin de 2, pour notre population voisin de 1,3!

De plus, pour une même espèce la valeur du Q_{10} (calculée d'après la formule $Q_{10} = \frac{K_1}{K_2} \left(\frac{10}{t_1 - t_2} \right)$) varie selon les gradients de température considérés. Exemples :

P. dolichoptera

Q_{10}	5-10° = 15
	10-15° = 3
	15-20° = 2

E. brachionus

Q_{10}	10-15° = 3,4
	15-20° = 2
	20-25° = 1,7

Le Q_{10} est d'autant plus faible que les températures sont plus élevées. Une telle relation entre Q_{10} et température paraît fréquente chez les poïkilothermes (RAO et BULLOCK 1954).

Il s'ensuit que l'utilisation de facteurs de conversion de De (ou de Dp ou de Tg) d'une température à une autre — qui interviennent fréquemment dans les calculs de production secondaire (cf. HILLBRICHT-ILKOWSKA et PATALAS 1967) — doit être envisagée avec prudence.

6. — CONCLUSION

Mis à part les *Notommata* aux durées de De, Dp et Tg nettement plus longues, les autres espèces montrent des durées de développement embryonnaire du même ordre de grandeur, voisines de 1 à 2 jours dans l'intervalle de températures allant de 10° à 20°. A ces températures, les valeurs de De, Dp et Tg pour *Synchaeta pectinata* sont les plus basses de toutes les espèces étudiées.

Il est généralement admis que la durée du développement embryonnaire ne dépend que de la température. La variation du taux de développement en fonction de la température ($1/De = a\theta + b$) dépend de l'adaptation des espèces, voire des souches ou écotypes d'une même espèce, aux différentes températures.

La durée du développement post-embryonnaire, de même que le temps de génération, dépendant également de la température mais aussi de la quantité de nourriture dont disposent les Rotifères (KING 1967, POURRIOT et ILKOWSKA 1969).

Enfin, il apparaît que le rapport D_p/D_e dépend principalement du niveau nutritif, bien plus que de la température.

RÉSUMÉ

Les durées de développement embryonnaire (D_e), post-embryonnaire (D_p) et le temps de génération (T_g) sont déterminées à différentes températures (de 10 à 23° C) chez 12 espèces de Rotifères planctoniques ou périphtes : *Asplanchna brightwelli*, *Brachionus calyciflorus*, *Epiphanes brachionus*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, *K. valga*, *Notholca acuminata*, *Notommata collaris*, *N. copeus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata* et *Conochiloides natans*.

Taux de développement et température sont le plus souvent liés par une relation linéaire ($1/D = a\theta + b$). Les valeurs des constantes a et b dépendent de l'adaptation des espèces, voire des races, à la température dans leur milieu. L'étude est complétée par quelques remarques sur le rapport D_p/D_e (approximativement constant), le Q_{10} et les facteurs de conversion.

BIOLOGY OF ROTIFERA

II. — INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE LENGTH OF EMBRYONIC AND POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT

The lengths of embryonic (D_e) and post-embryonic (D_p) developments as well as generation time are estimated at various temperatures (from 10 to 23°) for 12 species of planktonic and periphytic Rotifera : *Asplanchna brightwelli*, *Brachionus calyciflorus*, *Epiphanes brachionus*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, *K. valga*, *Notholca acuminata*, *Notommata collaris*, *N. copeus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata* and *Conochiloides natans*.

Rate of development and temperature are ordinarily related by a linear correlation ($1/D = 2a\theta + b$). The values of the constants a and b are dependent on the temperature adaptation of the species, or the races, in their environment. The relation D_p/D_e (approximately constant), the Q_{10} and the conversion factors are also discussed.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BIOLOGIE DER RÄDERTIERE

II. BEEINFLUSSUNG DER EMBRYONALEN UND DER POST-EMBRYONALEN ENTWICKLUNGSDAUER DURCH DIE TEMPERATUR

Embryonale und postembryonale Entwicklungsdauer sowie Generationsdauer wurden bei folgenden zwölf planktischen und periphytischen Rädertieren bei Temperaturen zwischen 10 und 23° C untersucht : *Asplan-*

chna brighwelli, *Brachionus calyciflorus*, *Epiphanes brachionus*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, *K. valga*, *Notholca acuminata*, *Notomata collaris*, *N. copeus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata* und *Conochiloides natans*.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperatur kann meist durch eine Gerade ausgedrückt werden ($1/D = a\theta + b$). Die Konstanten a und b sind abhängig von der Anpassung der Arten bzw. der Rassen, an die Milieutemperatur. Die Untersuchung wird vervollständigt durch einige Bemerkungen über die Beziehung $D_p : D_e$ (die annähernd konstant ist), über den Q_{10} sowie über die Umwandlungsfaktoren.

TRAVAUX CITÉS

- AMREN (H.). 1964 a. — Ecological studies of zooplankton in some ponds on Spitsbergen. *Zool. Bid. Uppsala*, **36** :161-191.
- ANDREWARTHA (H.G.) et BIRCH (L.C.). 1954. — *The distribution and abundance of animals*. Chicago Univ. Press, 782 p.
- BEAUCHAMP (P. de). 1951. — Sur la variabilité spécifique dans le genre *Asplanchna* (Rotifères). *Bull. Biol.*, **85** :137-175.
- BÜCHNER (H.), KIECHLE (H.) et HAMM (P.). 1965. — Zur Fortpflanzungsbiologie der Rädertiere. *Naturwissenschaften*, **12**, 352.
- BULLOCK (T. H.). 1955. — Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, **30** :311-342.
- EDMONSON (W. T.). 1960. — Reproductive Rates of Rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **12** : 21-77.
- EDMONSON (W. T.). 1965. — Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecol. Monogr.*, **35** : 61-111.
- GARREAU DE LOUBRESSE (N.). 1967. — Inhibition de l'éclosion de l'œuf de *Tymastix lacunae* G. par des métabolites issus des Algues nourricières. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, **265** (25) : 1980-1983.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN. 1969. — Biologie des Crustacés du lac Tchad. 1. Durées de développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **3** (3/4) : 43-60.
- HALBACH (U.). 1970 a. — Einfluss der Temperature auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertiere *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Oecologia*, **4** : 176-207.
- HALBACH (U.). 1970 b. — Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria). *Oecologia*, **4** : 262-318.
- HALL (D. J.). 1964. — An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, **45** (1) : 94-112.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.) et PATALAS (K.). 1967. — Methods of estimating production and biomass and some problems of quantitative calculation methods of zooplankton. *Ekol. Pols. ser. B*, **13** :139-172.
- KING (C. E.). 1967. — Food, age, and the dynamics of a laboratory population of rotifers. *Ecology*, **48** (1) : 111-128.
- Mc LAREN (I. A.). 1963. — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Board Canada*, **20** : 685-727.
- PARISE (A.). 1966. — Ciclo sessuale e dinamica di popolazioni di *Euchlanis* (Rotatoria) in condizioni sperimentali. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, **14** (3) : 387-411.

- PIAUAUX (A.). 1969. — Sur la durée de développement des œufs immédiats de quelques Rotifères. *Annls. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **99** (4) : 237-248.
- POURRIOT (R.) et HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.). 1969. — Recherches sur la biologie de quelques Rotifères planctoniques. I. Résultats préliminaires. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **94** (1) : 111-118.
- RAO (K. P.) et BULLOCK (T. H.). 1954. — Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilotherms. *Amer. Natur.*, **88** (838) : 33-44.