ÉVOLUTION DES POPULATIONS DE CLADOCÈRES ET COPÉPODES DANS TROIS ETANGS PISCICOLES DE LA DOMBES

par C. AMOROS¹.

Des populations de Cladocères et de Copépodes ont été étudiées dans trois étangs piscicoles dont un lors de sa remise en eau après une année de culture en assec. Les caractères physico-chimiques du biotope varient avec une certaine régularité en fonction des facteurs climatiques. Plusieurs associations de Cladocères et Copépodes se succèdent pendant une période annuelle de mise en eau. Le vieillissement de l'étang par rapport à son dernier assec se traduit par une modification de la structure du peuplement en Crustacés. Certaines espèces consommées par les Carpes présentent une écophase benthique leur permettant de résister à l'assèchement, au labour et à la culture du sol de l'étang; elles assurent un peuplement rapide lors de la remise en eau.

Changes in the populations of Cladocera and Copepoda in three fishponds of the Dombes.

Populations of Cladocera and Copepoda have been studied in three fishponds of which one was refilled with water after one year of culture whilst empty. The physical-chemical characteristics of the biotope varied with a marked regularity which was a function of climatic factors. Several associations of Cladocera and Copepoda succeeded one another during an annual period after filling with water. The ageing of the pond with reference to its last dry period was shown by a modification of the structure of the crustacean population. Certain species consumed by the carp had a benthic ecophase which enabled them to resist the drainage, the labouring and the cultivation of the soil of the pond; this ensured a rapid repopulation of the pond when it was refilled.

INTRODUCTION

Consommés directement par certains Poissons, consommateurs primaires, secondaires ou détritivores, les Cladocères et les Copépodes jouent un rôle très important dans l'écosystème que constitue un étang de pisciculture.

1. Limnologie, Département de Biologie Animale et Zoologique, Université Claude Bernard, 69621 Villeurbanne.

En Dombes, bien que Pelosse (1926) ait remarqué des différences dans la composition du zooplancton d'étangs voisins et apparemment semblables, les Crustacés n'ont fait l'objet d'aucune étude approfondie hormis les inventaires systématiques publiés par Pelosse (1926), Gauthier (1931), Wurtz (1958) et Vivier et al. (1960). Ceci est d'autant plus surprenant qu'à l'originalité du mode d'exploitation des étangs dombistes (traditionnellement asséchés et leur sol cultivé une année sur trois) s'ajoutent certains problèmes concernant la production piscicole; celle-ci d'une part varie d'un étang à l'autre et dans un même étang au cours du temps (elle augmente après l'assec) et d'autre part s'avère étonnamment supérieure aux prévisions basées sur l'étude physico-chimique du milieu (Wurtz, 1960).

La Dombes, ses étangs et particulièrement les étangs piscicoles de la Réserve Biologique de Villars-les-Dombes (Ain), objets de ce travail (*fig. 1*), ont été décrits dans des publications antérieures (Beaupied 1969, Amoros et al. 1970, Chalamet 1971, Juget et al. 1972). Rappelons que les étangs Grand-Turlet (60 ha, asséché et cultivé en 1969) et Petit-Turlet (30 ha, asséché et cultivé en 1966) servent à l'engraissement des Carpes auxquelles s'ajoutent quelques Gardons, Rotengles, Tanches et Brochets; l'étang Bogue (surface en eau : 5 ha), moins productif, réservé à l'alevinage et à la croissance, n'a pas été asséché depuis une quinzaine d'années.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Les prélèvements de faune planctonique et la détermination des paramètres physico-chimiques de l'eau ont été effectués durant les évolages (= périodes de mise en eau) 1969 et 1970 aux stations de plus grande profondeur, toujours dépourvues de végétation phanérogamique c'est-à-dire dans les « pêcheries » (= dépressions aménagées devant les moines de vidange destinées au rassemblement puis à la récupération des Poissons) et à la station n° 2 de Petit-Turlet (*fig. 1*). La fréquence de ces analyses était de 15 jours environ.

Le niveau est repéré sur une échelle fixée dans chaque pêcherie. La température est déterminée sous 0,5 m d'eau (moitié de la profondeur moyenne). La transparence se mesure avec un disque de Secchi. L'oxygène dissous est dosé par la méthode de Winkler jusqu'en août 1970 (prélèvements à mi-profondeur) puis in situ, de la surface au fond, avec un oxymètre YSI (51-A). Le pourcentage de saturation en oxygène est obtenu à l'aide des abaques de Mortimer (1956). Le pH est déterminé par colorimétrie

FIG. 1 — Les étangs de la Réserve Biologique. I : étang Grand-Turlet; II : étang Petit-Turlet; III : étang Sainte-Anne; IV : étang Bogue; V : étang Bel-Air (Parc Ornithologique); G.N. : bâtiments administratifs et laboratoires de Grange-Neuve; x 1, 2, 3, 4, 5, P : stations de prélèvements; le tracé en pointillés dans chaque étang représente le bief de drainage.

avec un comparateur optique (Hydrocure). La teneur en carbone minéral se calcule à partir de l'alcalinité, du pH et de la température (Saunders et al. 1962). L'alcalinité est titrée par $H_2SO_4/0,1/N$. Le calcium dissous est dosé par la méthode au Complexeon III avec le réactif de Patton et Reeder.

Les prélèvements qualitatifs de faune planctonique sont réalisés par traits de filet horizontaux, les quantitatifs avec une bouteille de Van Dorn (vol. 7 l). Le benthon est prélevé par carottage du sédiment. Les Crustacés sont concentrés sur tamis en gaze à bluter (vide de maille 240μ).

EVOLUTION DES CARACTERES PHYSICO-CHIMIQUES DE L'EAU

Cette évolution est, à quelques détails près, la même d'un étang à l'autre et d'une année à l'autre (Amoros 1972). Seuls les caractères de l'étang Bogue en 1970 sont présentés graphiquement ici (fig. 2).

1) Le niveau : C'est dans ces étangs un caractère variable qui dépend en grande partie de l'exploitant piscicole puisque chaque année les étangs sont vidangés pour la pêche. La remise en eau s'effectue plus ou moins rapidement suivant l'abondance des précipitations et la possibilité de récupération de l'eau d'étangs situés en amont.

2) La température : Elle subit des variations très importantes : de 1 ou 2 °C en hiver jusqu'à 31 °C en été. Nous avons pu noter des écarts nycthémeraux de 8,4 °C à — 0,5 m de profondeur (9.04.70 et 9.06.70). Certains jours, lorsque l'eau est très calme (pas de vent et stabilité accrue par la présence de la végétation phanérogamique) peut apparaître une stratification thermique éphémère (Juget et al. 1972 et 1973).

3) La transparence : Elle est toujours très faible avant et après chaque vidange (moins de 0,2 m) à cause du niveau de l'eau très bas donc de la proximité des sédiments sans cesse remis en suspension. Mis à part ces cas, on constate dès l'hiver une augmentation de la transparence qui peut atteindre 2 m en avril ou mai. A partir de juin, la transparence diminue progressivement jusqu'à la pêche d'automne. La diminution de la transparence de l'eau est généralement liée à l'abondance du plancton et particulièrement des fleurs d'eau, et à l'abondance des matières en suspension. Dans nos étangs, la turbidité de l'eau semble déterminée surtout par la quantité de limons et argiles en suspension dans l'eau.

4) L'oxygène dissous : Les eaux sursaturées en oxygène à la fin de l'hiver et au début du printemps, n'en renferment en été que des quantités très faibles : Petit-Turlet (6.08.70) 0,6 mg/l soit 0,8 % de la saturation, Bogue (20.08.70) 0,5 mg/l soit 0,5 % de la saturation. A l'automne ces conditions d'oxygénation s'améliorent.

5) Le pH : Ses fluctuations sont surtout liées à celles de l'équilibre gaz carbonique-acide carbonique-bicarbonate-carbonates (Dussart 1966) donc aux phénomènes de production primaire et de minéralisation. Durant les évolages étudiés, le pH varie de 6,2 à 8,5 dans Petit-Turlet, 6,4 à 7,3 dans Grand-Turlet et 6,0 à 7,0 dans Bogue. La valeur du pH peut être abaissée aussi par la présence d'acides humiques (Dussart 1966) ; ce pourrait être le cas

FIG. 2 — Caractères physico-chimiques de l'eau de l'étang Bogue (station P) au cours de l'évolage 1970. En abscisses le temps; en ordonnées les valeurs des paramètres : Tempér. = températures minimales et maximales quotidiennes, Précip. = hauteur quotidienne des précipitations, Niv. = niveau de la nappe d'eau; V = période pendant laquelle la surface de l'eau est plus ou moins recouverte par la végétation flottante annuelle, G = surface de l'eau prise par la glace, Transp. = transparence de l'eau, O₂ (mg/l) = concentration en oxygène dissous dans l'eau, O₂ % = pourcentage de saturation en oxygène, C min. = teneur en carbone minéral dissous, Ca = teneur en calcium dissous.

pour Bogue dont les eaux présentent toujours un pH plus faible et moins variable que les autres étangs. Cette acidité se retrouve au niveau du sédiment de Bogue dont l'horizon superficiel A s'apparente à un mor acide de tourbière (Juget, comm. pers.).

6) Le calcium dissous : Une telle abondance de complexes humiques pourrait expliquer la pauvreté en calcium des eaux de Bogue (durant l'évolage 1970 : Bogue : 4,8 à 10,0 mg/l de Ca; Petit-Turlet : 7,7 à 15,5 mg/l; Grand-Turlet : 11,7 à 21,1 mg/l).

L'instabilité des composantes physico-chimiques du milieu se traduit par une « succession de microclimats » selon l'expression de Wurtz (1958). L'évolution plus ou moins rapide de ces facteurs présente cependant une certaine régularité. Celle-ci est déterminée essentiellement par les facteurs climatiques (insolation, précipitations) puisque même l'influence de l'Homme sur le niveau est liée au cycle saisonnier.

LES POPULATIONS DE CRUSTACES

1. — Liste systématique des espèces rencontrées.

(A la suite de chaque nom d'espèce figure entre parenthèses l'abréviation correspondante utilisée dans les graphiques.)

Sous-classe des Branchiopodes :

Ordre des Cladocères :

Famille Sididae :

Sida crystallina (O. F. Müller, 1875) (S. c.)

Diaphanosoma brachyurum Liéven, 1848 (D. b.)

Famille Daphniidae :

Daphnia obtusa Kurz, 1874 (D. o.)

Daphnia ambigua Scourfield, 1946 (D. a.)

Daphnia longispina O. F. Müller, 1785 (D. l.)

Scapholeberis mucronata (O. F. Müller, 1875) (S. m.)

Simocephalus expinosus (Koch, 1841) (S. e.)

Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776) (S. v.)

Ceriodaphnia reticulata (Jurine, 1820) (C. r.)

Ceriodaphnia pulchella Sars, 1862 (C. p.)

Famille Moinidae :

Moina micrura Kurz, 1874 (M. m.)

Famille Bosminidae :

Bosmina longirostris (O. F. Müller, 1785)

Famille Chydoridae :

Eurycercus lamellatus (O. F. Müller, 1785) (E. la.)

Acroperus harpae (Baird, 1843) (A. h.)

Leydigia leydigi Schodler, 1863 (L. l.)

Alona rectangula Sars, 1861 (A. re.)

Alona affinis Leydig, 1860 (A. a.)

Alona quadrangularis (O. F. Müller, 1785) (A. q.)

Alona guttata Sars, 1862 (A. g.)

Alonella nana (Baird, 1850) (A. n.)

Alonella exigua (Lilljeborg, 1853) (A. eg.)
Alonella excisa (Fischer, 1854) (A. ec.)
Rhynchotalona rostrata (Koch, 1841) (R. r.)
Pleuroxus trigonellus (O. F. Müller, 1785) (P. t.)
Chydorus sphaericus (O. F. Müller, 1785) (C. s.)

Sous-classe des Copépodes :

Ordre des Calanoïdes :

Famille Diaptomidae

Diaptomus castor (Jurine, 1820) (D. c.)
Eudiaptomus vulgaris (Schmeil, 1896) (E. v.)
Eudiaptomus gracilis (Sars, 1863) (E. g.)

Ordre des Cyclopoïdes :

Famille Cyclopidae :

Sous-famille Eucyclopinae :

Macrocyclops fuscus (Jurine, 1820) (M. f.)
Macrocyclops albidus (Jurine, 1820) (M. a.)
Eucyclops serrulatus (Fischer, 1851) (E. s.)
Eucyclops lilljeborgi (Sars, 1914) (E. li.)
Paracyclops fimbriatus (Fischer, 1853) (P. f.)
Paracyclops affinis (Sars, 1863) (P. a.)

Sous-famille Cyclopinae :

Cyclops bohater Kozminski, 1933 (C. b.)
Acanthocyclops robustus (Sars, 1863) (A. ro.)
Mesocyclops leuckarti (Claus, 1875) (M. l.)
Thermocyclops crassus (Fischer, 1853) (T. c.)

2. — Evolution des populations planctoniques.

Parmi les espèces rencontrées dans nos prélèvements certaines présentent des densités très faibles. Seule sera suivie l'évolution des espèces suivantes, suffisamment fréquentes dans l'eau de ces étangs : (la taille des femelles est indiquée à la suite de chaque nom d'espèce) *Diaphanosoma brachyurum* (environ 0,9 mm), *Daphnia obtusa* (2,5-3,0 mm), *D. longispina* (environ 2 mm), *Ceriodaphnia pulchella* (0,6-0,8 mm), *Moina micrura* (0,6 mm), *Bosmina longirostris* (0,35-0,65 mm), *Diaptomus castor* (2,5-3,0 mm), *Cyclops bohater* (2,2 mm), *Acanthocyclops robustus* (1,3 mm), *Mesocyclops leuckarti* (1,0-1,2 mm) et *Thermocyclops crassus* (0,9 mm).

Une espèce peut être représentée soit par quelques individus isolés que l'on ne rencontre que sporadiquement dans les prélèvements de faune planctonique, soit par une population restreinte, on retrouve alors des individus régulièrement dans chaque prélèvement mais leur densité exprimée en nombre d'individus par litre d'eau filtrée reste faible par rapport aux densités atteintes lorsqu'une population de cette même espèce est florissante. Nous considérons qu'une population est florissante lorsque sur le graphique représentant la densité de cette espèce en fonction du temps apparaît un pic. Nous utiliserons ces termes à des fins uniquement descriptives pour faciliter l'exposé et y éviter l'emploi abusif de

FIG. 3 — Evolution de la densité des populations planctoniques des espèces de Cladocères et de Copépodes de Petit-Turlet au cours de l'évolage 1970. La densité (moyenne entre les prélèvements des stations P et 2) est exprimée en nombre d'individus par litre d'eau; Les abréviations des noms d'espèces figurent sur la liste faunistique dans le texte; abréviations des stades de développement : C.Cal. = copépodites de Calanoïdes, C. 1, 2, 3 Cy. = copépodites aux stades 1, 2 ou 3 de Cyclopoïdes; C4 et C5 = copépodites aux stades 4 et 5, a = adultes.

FIG. 4. — Evolution de la densité des populations planctoniques des espèces de Cladocères et de Bogue (station P) au cours de l'évolage 1970. Mêmes légendes que pour la fig. 3.

FIG. 5 — Evolution de la densité des populations planctoniques des espèces de Cladocères et de Copépodes de Grand-Turlet (station P) au cours de l'évolution 1969-70. Mêmes légendes que pour la fig. 3.

données numériques. Chaque population spécifique pouvant avoir, pour des conditions de milieu également favorables, un taux d'accroissement différent en fonction de paramètres spécifiques tels la durée de développement, le nombre de jeunes par portée, l'intervalle entre les pontes, l'amplitude du pic correspondant à l'état florissant de la population pourra varier suivant les espèces. Il est possible, en se basant sur les densités observées dans les trois étangs, de fixer arbitrairement pour chaque espèce envisagée des ordres de grandeur de densités à partir desquelles la population spécifique correspondante sera qualifiée de florissante. Cette densité limite, exprimée en nombre d'individus par litre, est de 100 pour *M. micrura* (taux de production très élevé, cf. Gras et al. 1969), 50 pour *D. obtusa*, *D. longispina*, *B. longirostris* et *C. pulchella*, 10 pour *A. robustus*, *M. leuckarti* et *T. crassus* et 2 pour *D. castor* et *C. bohater* (pour les Copépodes, il s'agit de la densité des adultes seulement).

L'évolution des populations de Crustacés de chaque étang au cours d'une période d'évolage est représentée par les figures 3 à 5. Elles traduisent une succession des espèces ou plus exactement une succession d'associations d'espèces. L'étude des facteurs physico-chimiques a mis en évidence une fluctuation importante des caractères du biotope au cours d'un évolage. Wurtz (1958) caractérisant les étangs par rapport aux lacs, estime qu'ils constituent une « mosaïque de microbiocénoses qui évoluent et se succèdent très rapidement ». Il est en effet possible de distinguer dans l'évolution d'un étang au cours d'une période d'évolage, une succession de phases différentes auxquelles correspondent des associations d'espèces particulières. Les principales caractéristiques du milieu et du peuplement planctonique en Crustacés des différentes phases d'une période d'évolage sont présentées dans le tableau I (p. 154).

3. — Evolution des populations benthiques.

Les échanges entre la vase et l'eau des étangs qui jouent un rôle très important dans les régulations physico-chimiques (Wurtz 1962), intéressent tout autant le peuplement en Crustacés. L'alternance d'écophases benthiques et d'écophases planctoniques permet à ces Crustacés d'attendre en latence le rétablissement de conditions favorables à leur développement planctonique.

Cette faculté de vie latente peut aussi assurer dans ces étangs piscicoles soumis à un assèchement périodique avec culture du sol, la survie de l'espèce et le repeuplement rapide de l'étang remis en eau. Ces possibilités ont été testées par l'analyse du benthon et l'étude du repeuplement de l'étang Grand-Turlet (fig. 5) dans l'eau

et dans des enceintes expérimentales empêchant tout repeuplement d'origine exogène. *D. longispina* supporte l'assèchement grâce à ses éphippies abondantes sur le sédiment. C'est aussi par des sacs ovigères de durée que *D. castor* subit sans dommage la dessiccation. Pour les Cyclopoïdes, le problème est plus complexe car leurs éco-phases benthiques sont des stades copépodites en latence, incapables de résister à la dessiccation du sédiment dans lequel ils se réfugient. La répartition verticale de ces copépodites dans le sol de l'étang (fig. 6) s'avère de toute première importance. Les copépo-

FIG. 6 — Evolution de la répartition verticale des Copépodites de Cyclopoïdes dans le sédiment du bief de Petit-Turlet (Station PT 2) de février 1971 à janvier 1972 :

- les histogrammes en blanc représentent le nombre de Copépodites 4 par litre de sédiment et les histogrammes en noir le nombre de Copépodites 5.
- les traits en pointillés représentent les limites supérieures (interface eau-sédiment) et inférieures des carottes de sédiment analysées.
- les hachures verticales correspondent au substratum compact dont la teneur en eau est inférieure à 30 % du poids sec et où précipite l'hydroxyde ferrique (horizon Bg).
- une flèche indique la vidange de l'étang (24 novembre).

dités 5 de *M. leuckarti* et les copépodites 4 de *T. crassus* demeurent dans les couches superficielles qui, labourées lors de l'assec, sont soumises à une importante dessiccation (teneur en eau de l'ordre de 1 % du poids sec en juillet, d'après Juget, comm. pers.). Les populations de ces deux espèces sont donc détruites par l'assèchement et la culture du sol de l'étang. Le repeuplement de l'étang remis en eau s'effectue assez lentement (fig. 5) à partir d'importations (par les eaux récupérées dans d'autres étangs et par les Oiseaux aquatiques, Roy, 1932, Proctor, 1964). *C. bohater* se révèle mieux adapté aux conditions de la Dombes ; ses copépodites 4 s'enfouissent dans les sédiments profonds (jusqu'au

substratum compact) non remaniés par les labours qui conservent une teneur en eau supérieure ou égale à 50 % de la saturation en période d'évolage (Juget et al., 1972). De plus, la présence en mars de *C4* en latence de —30 à —35 cm dans le sédiment du bief de Petit-Turlet (fig. 6) alors que l'espèce est présente dans le plancton, nous incite à supposer comme l'a fait Champeau (1971) pour les espèces des eaux temporaires de Camargue, l'existence d'une diapause étendue sur plus d'une année. Les émergences étant étalées sur plusieurs années, la pérennité de l'espèce serait assurée en cas de destruction massive des écophases planctoniques. Une telle destruction s'est probablement produite lors de l'assèchement de Grand-Turlet en mars 1969, à un moment où les populations de *C. bohater* se développaient dans le plancton.

DISCUSSION

Bien qu'au premier abord le peuplement en Crustacés des étangs piscicoles de Dombes paraisse très instable, une certaine régularité semble exister dans l'apparition et le développement des différentes espèces. Cette relative stabilité d'une année à l'autre déjà observée par Spillmann (1940 b) en Sologne, est à rapprocher de celle des caractères physico-chimiques de l'eau. Il serait donc intéressant de préciser les relations éventuelles entre la succession des espèces de Cladocères et Copépodes et l'évolution des conditions de milieu. D'autre part, la différence d'« âge » de ces étangs par rapport à leur dernier assec (en 1970 : 1^{re} année pour Grand-Turlet, 4^e pour Petit-Turlet et approximativement 15^e pour Bogue), semble se répercuter au niveau des populations planctoniques de Crustacés. En effet, le peuplement de Petit-Turlet apparaît comme un moyen terme entre celui des deux autres étangs : *C. bohater* semble caractériser les deux étangs les plus « récents » (Grand-Turlet et Petit-Turlet) alors que *B. longirostris*, *M. leuckarti* et *T. crassus* paraissent mieux prospérer dans les deux étangs les plus « anciens » (Petit-Turlet et Bogue).

Après chaque vidange automnale, l'évolage débute par une phase hivernale qui se caractérise par une faible hauteur d'eau défavorable aux espèces planctoniques et surtout par des températures de l'eau inférieures à 5° C. Ces basses températures provoquent la levée de la diapause embryonnaire de *D. castor* (Amoros 1973). L'oxygénation, notamment au niveau du sédiment, est suffisante pour permettre la réactivation des *C. bohater* en latence dans le sédiment conformément aux observations de Wierzbicka (1960) et de Szlauer (1963). Ces deux espèces de Copépodes vont donc pouvoir prospérer dès le début du printemps et peupler le milieu aquatique dont

l'oxygénation dépasse les valeurs de la saturation. A la fin du printemps, cette oxygénation devient inférieure à 8 mg/l et la température de l'eau supérieure à 20 °C. Ceci semble provoquer l'arrêt du développement des copépodites 4 et 5 de *C. bohater* et leur migration vers le sédiment. La baisse de l'oxygénation de l'eau serait aussi responsable de la ponte d'œufs de durée chez *D. castor* (Roen 1957). La mise en latence des écophases benthiques de *C. bohater* et *D. castor* empêche le renouvellement de leur classe adulte dont la mortalité est accrue par la prédation des Carpes observée à cette époque par Fanget (1972). La température s'élevant, *D. longispina* et *B. longirostris* peuvent proliférer (Spillmann 1940 a, Stromenger-Klekowska 1960, Ferenska 1965, Gras et al. 1969) et caractériser ainsi cette deuxième phase printanière. L'absence de prolifération de *B. longirostris* dans Grand-Turlet en 1970, pour des conditions thermiques sensiblement analogues, laisse entrevoir d'autres pressions de l'environnement telles l'influence de l'assec ou du degré d'eutrophie du milieu. On pourrait envisager l'éventualité d'une compétition entre *B. longirostris* et *D. longispina*. En effet, ces deux espèces semblent s'exclure mutuellement au printemps 1969 dans Petit-Turlet et Bogue : *D. longispina* domine nettement dans Petit-Turlet et *B. longirostris* dans Bogue. Au printemps 1970 elles coexistent dans ces deux étangs mais les densités de *B. longirostris* paraissent modestes par rapport aux observations de Dineen (1953) (plus de 700 ind./l). L'exclusion mutuelle de ces deux espèces a été constatée aussi par Ferenska et al. (1966) et par Anderson (1970) non pas dans l'espace mais dans le temps. D'après les travaux de Hrbacek et al. (1965), Straskraba (1967) et Grygierek et al. (1967), *B. longirostris* domine lorsque les populations de *D. longispina* régressent par suite de l'augmentation de la densité de Poissons planctophages (en l'occurrence des Carpes d'un été. Pour Grygierek, les avantages de *B. longirostris* viendraient de sa taille inférieure à celle de *D. longispina* lui permettant d'échapper en partie à la prédation, et de son taux de reproduction élevé. Les examens des contenus des tubes digestifs des Carpes de Petit-Turlet et de Grand-Turlet (Juget et al. 1972, Fanget 1972) montrent que la prédation exercée sur *B. longirostris* est extrêmement faible par rapport à celle dont est victime *D. longispina*; or c'est cette dernière espèce qui domine dans ces deux étangs. La densité des Carpes dans les étangs de Dombes (100 Carpes de 2 étés/ha dans Grand-Turlet et Petit-Turlet; 800-900 Carpes d'un été/ha dans Bogue auxquelles s'ajoutent 200 Carpillons/ha nés durant l'évolage 1969 et 3 000 Carpillons/ha en 1970) étant bien inférieure à celle des étangs étudiés par les auteurs cités précédemment (5 000 et 7 000 Carpes d'un été/ha), leur prédation ne semble pas suffisante pour faire régresser les

populations de *D. longispina* et permet donc la coexistence de ces deux espèces de Cladocères.

Lors de la 1^{re} phase estivale, les températures élevées (minimums généralement supérieurs à 18 °C, maximums pouvant atteindre 30 °C) favorisent le développement d'espèces considérées comme estivales telles *C. pulchella* (Spillmann 1940 a, Sladeczek 1950, Smyly 1957, Stromenger-Klekowska 1960, Ferenska 1965, Green 1966, Saudray et al. 1969, Zhdanova et al. 1970) ou *M. leuckarti* (Roy 1932, Spillmann 1940 a, Sladeczek 1950, Patalas 1956, Monakov 1959, Czczuga 1960, Smyly 1961, Kowalczyk 1964, Ferenska 1965, Einsle 1968, Patalas et al. 1968, Granberg 1970).

La raréfaction de l'oxygène durant la 2^e phase estivale pourrait contribuer à la régression des populations du début de l'été. Deux espèces de Crustacés communes en zone tropicale peuvent se développer alors : *T. crassus* (Burgis 1971) et *M. micrura* (Gauthier 1954, Burgis 1971). Le facteur thermique semble bien limiter le développement planctonique de *T. crassus* qui passe le reste de l'année en latence dans le sédiment sous forme de copépodites 4. En ce qui concerne *M. micrura*, ni la température (Gauthier 1954), ni l'oxygénation de l'eau (Krishnamoorthi 1965) ne suffisent à expliquer son apparition tardive dans les étangs Petit-Turlet et Grand-Turlet et son absence dans Bogue. Il existe cependant une coïncidence entre le début du développement de *M. micrura* et le faucardage des macrophytes flottantes de Petit-Turlet (essentiellement *Trapa natans*) et de Grand-Turlet (*Glyceria fluitans*) alors que dans Bogue jamais faucardé, nous n'avons capturé en deux ans qu'un seul individu de cette espèce. Il ne semble pas que ce soit la présence des Phanérogames aquatiques qui limite le développement de cette espèce car d'une part avant les faucardages les aires de prélèvement étaient encore libres et d'autre part les *M. micrura* récoltées par Rey (1966) en août 1964 dans le Lac de Rabastens, vivaient dans une « zone à *Chara-Typha-Mentha* ». Il pourrait cependant exister une relation trophique entre le développement des populations de *M. micrura* et le début de la décomposition des végétaux faucardés.

Comme l'avait constaté Gauthier, *M. micrura* disparaît dès que la température de l'eau devient inférieure à 15 °C. Cet abaissement de la température et une meilleure oxygénation de l'eau permettent, à l'automne, un nouveau développement des espèces du début de l'été et du printemps mais la vidange des étangs vient interrompre ce phénomène. La réoxygénation automnale du fond de l'étang (> 5 mg/l) provoque aussi la réactivation des écophases benthiques de *C. boater*. Par contre les œufs latents de *D. castor* restent en diapause puisqu'ils n'ont pas subi les températures hivernales (Amoros 1973).

Si l'étang est remis en eau après une période d'assec, la phase automnale qui marque le début de l'évolage présente quelques différences. Le niveau est en hausse et permet donc le développement des populations planctoniques de *D. longispina*. L'étang possède alors des caractères de mares temporaires ce qui explique l'apparition en masse d'une espèce de mares : *D. obtusa*. On observe enfin dès la remise en eau l'éclosion des œufs latents de *D. castor* qui du fait de l'assec n'ont pu éclore au printemps précédent et sont restés en quiescence durant tout l'été.

L'évolution des conditions de milieu se traduit aussi par des différences d'un étang à l'autre.

L'étang Grand-Turlet se caractérise durant ce premier évologie, après l'assec avec cultures, par la prédominance d'espèces possédant une écophase capable de résister à ce type d'assec : *D. longispina* et *D. obtusa* (éhippies), *D. castor* (sacs ovigères de durée), *C. bohater* (copépodites 4 enfouis dans le sédiment profond); ce sont toutes des formes de grande taille, donc intéressantes pour l'alimentation des Carpes.

L'étang Petit-Turlet dont les eaux présentent des caractères très variables montre la plus forte production en Crustacés planctoniques. Aux formes de grande taille observées dans Grand-Turlet succèdent ici, en été, des espèces de plus petite taille. L'adaptation de ces différentes espèces permet l'exploitation de toutes les niches écologiques disponibles tout au long de l'année.

Les eaux de Bogue se caractérisent par leur pauvreté en calcium dissous et leur acidité. La production en Crustacés reste faible. *C. bohater* est assez rare et le développement de *D. longispina* paraît aléatoire; ceci pourrait être lié à :

- la charge piscicole particulière de cet étang qui renferme des Carpes de trois classes d'âge différentes (reproducteurs, Carpes de l'année précédente et Carpillons de l'année);
- une production primaire insuffisante du fait d'une minéralisation réduite par son acidité (Beaupied 1969);
- d'autres conséquences de ce ralentissement de la minéralisation comme l'accumulation sur le fond de débris végétaux peu ou pas décomposés qui perturberaient l'enfouissement des copépodites 4 et 5 de *C. bohater* donc son cycle biologique;
- des phénomènes complexes d'actions et de coactions : l'acidité et la faible concentration en sels de calcium dissous semblent se répercuter sur les Mollusques dont la rareté a été constatée par Juget et al. (1972), or Pacaud (1949) a mis en évidence une coaction entre Mollusques et Cladocères.

Fanget (1972) a montré la place importante que tiennent ces Crustacés dans le régime alimentaire des Carpes qui représentent l'essentiel de la production piscicole de ces étangs : le régime

planctophage des Carpes qui s'observe au printemps, coïncide avec le début d'une croissance importante de ce Cyprinidé après une phase de latence hivernale. Le repeuplement rapide d'un étang remis en eau, après un assec avec cultures, par les espèces de grande taille qui possèdent des écophases résistantes, la prédominance d'espèces de petite taille peu consommées par les Carpes dans les étangs les plus « âgés », soulignent aussi, outre l'intérêt théorique, l'intérêt pratique de l'écologie de ces Crustacés.

TRAVAUX CITÉS

- AMOROS (C.). 1972. — Contribution à l'écologie des étangs piscicoles de la Dombes : évolution des populations planctoniques d'Entomostracés. Thèse Doct. Spé. Sc. Biol., Lyon 59 p + i-xiv + 5 pl., 15 fig. et 5 annexes (2 fascicules).
- AMOROS (C.). 1973. — Contribution à l'écologie de *Diaptomus castor* (Jurine, 1820) : déterminisme de l'éclosion des œufs latents. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*, 42 (sous presse).
- AMOROS (C.), JUGET (J.). 1970. — Données préliminaires sur la faune planctonique et benthique de deux étangs piscicoles de la Dombes (Ain). *Ann. Limnol.*, 6 (2) : 215-227.
- ANDERSON (R. S.). 1970. — Effects of rotenone on zooplankton communities and a study of their recovery patterns in two mountain lakes in Alberta. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27 (8) : 1335-1356.
- BEAUPIED (H.). 1969. — Contribution à l'étude microbiologique des sols d'étangs de la Dombes. *Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain*, 83 : 27-83.
- BURGIS (M. J.). 1971. — The ecology and production of copepods, particularly *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical Lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 1 : 169-192.
- CHALAMET (A.). 1971. — Contribution à l'étude physico-chimique et minérale des sols d'étangs de la Dombes. *Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain*, 85 : 1-23.
- CHAMPEAU (A.). 1971. — Recherches sur l'adaptation à la vie latente des Copépodes Cyclopoïdes et Harpacticoïdes des eaux temporaires provençales. *Bull. Soc. Ecol.*, 2 (2-3) : 151-167.
- CZECZUGA (B.). 1960. — Changes in fertility of some representatives of the zooplankton. I — Crustacea from the Rajgrodzkie lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 7 : 61-91 (en Polonais, rés. Anglais).
- DINEEN (C. F.). 1953. — An ecological study of a Minnesota pond. *Amer. Midl. Nat.*, 50 : 349-376.
- DUSSART (B.). 1966. — Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars, Paris, 677 p.
- EINSLE (U.). 1968. — Die Gattung *Mesocyclops* im Bodensee. *Arch. Hydrobiol.*, 64 (2) : 131-169.
- FANGET (R.). 1972. — Contribution à l'écologie des étangs piscicoles de la Dombes : sur le régime alimentaire de la Carpe à miroirs (*Cyprinus carpio* L.). Thèse Doct. Spé. Sc. Biol., Lyon, 62 p.
- FERENSKA (M.). 1965. — Zooplankton of the fish pond Ksiezy in Golysz. *Acta Hydrobiol.*, 7 (1) : 59-70.

- FERENSKA (M.), LEWKOWICZ (S.). 1966. — Zooplankton in ponds in relation to certain chemical factors. *Acta Hydrobiol.*, 8 (suppl. 1) : 127-153 (en Polonais, rés. Anglais).
- GAUTHIER (H.). 1954. — Essai sur la variabilité, l'écologie, le déterminisme du sexe et la reproduction de quelques *Moina* (Cladocères) récoltées en Afrique et à Madagascar. Imprim. Minerva, Alger, 249 p. + 26 pl. h. t.
- GAUTHIER (M.). 1931. — Etude sur la composition planctonique de quelques étangs piscicoles des Dombes. *Trav. Labo. Piscicult. Univ. Grenoble*, 23 : 35-50.
- GRANBERG (K.). 1970. — Seasonal fluctuations in numbers and biomass of the plankton of Lake Pääjärvi, southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 7 : 1-24.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.). 1969. — Biologie des Crustacés du Lac Tchad. I — Durées de développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 3 (3-4) : 43-60.
- GREEN (J.). 1966. — Seasonal variation in egg production by Cladocera. *J. Anim. Ecol.*, 35 (1) : 77-104.
- GRYGIEREK (E.). 1967. — Formation of fish pond biocenosis exemplified by planktonic crustaceans. *Ekol. Pol., Sér. A*, 15 (8) : 155-181.
- HRBACEK (J.), DVORAKOVA-NOVOTNA (M.). 1965. — Plankton of four backwaters related to their size and fish stock. *Rozprawy C.S.A.V., rada M.P.V.*, 75 (13) : 1-65.
- JUGET (J.), AMOROS (C.), FANGET (R.), ROSTAN (J. C.). 1972. — Les communautés d'Invertébrés des étangs piscicoles de la Réserve Biologique de Dombes. Données préliminaires sur leur répartition quantitative, leur évolution et leur importance dans l'alimentation de la Carpe. *Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain*, 86 : 11-41.
- JUGET (J.), ROSTAN (J. C.). 1973. — Influence des herbiers à *Trapa natans* sur la dynamique d'un étang en période estivale. *Ann. Limnol.*, 9 (sous presse).
- KOWALCZYK (C.). 1964. — Pelagic composition of Cladocera and Copepoda in a percentage of the Libiszow lakes in a yearly cercle. *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, C*, 19 : 135-150 (en Pol., rés. Angl.).
- KRISHNAMOORTHY (K. P.). 1965. — Survival of a daphnid (*Moina dubia* Gurn. and Rich.) in different oxygen content levels. *Proc. Indian Acad. Sci., B*, 61 (2) : 90-97.
- MONAKOV (A. V.). 1959. — Sur l'hibernation de *Mesocyclops leuckarti* (Claus) dans le Réservoir de Rybinsk. *Byull. Inst. Biol. Vodekhr.*, 5 : 18-20 (en Russe).
- MORTIMER (C. H.). 1956. — The oxygen content of air saturated freshwaters and aids in calculating percentage saturation. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 6 : 1-20.
- PACAUD (A.). 1949. — Elevages combinés Mollusques-Cladocères. Introduction à l'étude d'une biocénose limnique. *J. Rech. C.N.R.S.*, 18 : 1-3.
- PATALAS (J.), PATALAS (K.). 1968. — Crustacean plankton of some Mazurian lakes characterized by different fish yield. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 15 (3) 289-304.
- PATALAS (K.). 1956. — Seasonal changes in a community of pelagic crustacea in the Zamkowe Lake on the background of thermo-oxygen conditions. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 3 : 203-251 (en Polonais résumé Anglais).

- PELOSSE (J.). 1926. — Sur la faune des Entomotracés de la région des Dombes. *Actes 50^e Congr. A.F.A.S.* : 429-432.
- PROCTOR (V. W.). 1964. — Viability of crustacean eggs recovered from ducks. *Ecology*, **45** : 656-658.
- REY (J.). 1966. — Sur la récolte dans le Sud-Ouest de la France de *Moina dubia* de Guerne et Richard (Cladocères, Daphniidae). *Ann. Limnol.*, **2** (1) : 177-182.
- ROEN (U.). 1957. — Contribution to the biology of some Danish free living freshwater copepods. *Biol. Skr. Dan Vid. Selks.*, **9** : 1-101.
- ROY (J.). 1932. — Copépodes et Cladocères de l'ouest de la France. Recherches biologiques et faunistiques sur le plancton d'eau douce des vallées du Loir et de la Sarthe. L. Jean, Gap, 222 p.
- SAUDRAY (Y.), HIRT (J.). 1969. — Observations mensuelles sur le plancton du Lac des Biards. *Mém. Soc. Nation. Sci. Nat. Math. Cherbourg*, **52** : 201-244.
- SAUNDERS (G. W.), TRAMA (F. B.), BACHMANN (R. W.). 1962. — Evaluation of a modified C₄ technique for ship-board estimation of photosynthesis in large lakes. *Gl. Lakes Res. Div.*, **8** : 1-61.
- SLADCEK (V.). 1950. — Studies of the zooplankton of the ponds of Padrt' (Bohemia) with special reference to the cladoceran *Holopedium gibbosum*. *Acad. Tchèque Sc., Bull. Intern.*, **51** : 175-202.
- SMYLY (W. J. P.). 1957. — Distribution and seasonal abundance of entomostraca in moorland ponds near Windermere. *Hydrobiologia*, **11** (1) : 59-72.
- SMYLY (W. J. P.). 1961. — The life cycle of the freshwater copepod *Cyclops leuckarti* in Esthwaite Water. *J. Anim. Ecol.*, **30** : 153-169.
- SPILLMANN (J.). 1940 (a). Les Entomotracés d'un étang à Carpes de Sologne. *Bull. Soc. Cent. Aquicult.*, **47** (1-6) : 18-30.
- SPILLMANN (J.). 1940 (b). — Observations complémentaires sur les Entomotracés d'un étang à Carpes de Sologne. *Bull. Soc. Cent. Aquicult.*, **47** (7-12) : 47-49.
- STRASKRABA (M.). 1967. — Quantitative study on the littoral zooplankton of the Poltruba Backwater with an attempt to disclose the effect of fish. *Rozpr. Ceskosl. Akad. Ved., Mat. prirod. Ved.*, **77** (11) : 7-34.
- STROMENGER-KLEKOWSKA (Z.). 1960. — Cycles annuels des Cladocères dans les étangs à Poissons. *Int. Rev. Hydrobiol.*, **45** : 215-276.
- SZLAUER (L.). 1963. — The resting stage of Cyclopidae in Stary Dwor Lake. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **11** (3) : 385-394.
- VIVIER (P.), WURTZ (A.). 1960. — Les étangs de la Dombes. *Rapp. Coll. Assoc. Fr. Limnol., Lyon 1960, inédit.*
- WIERZBICKA (M.). 1960. — *Cyclops bohater* Kozm. dans le nouveau biotope. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **7** : 143-157.
- WURTZ (A.). 1958. — Peut-on concevoir la typification des étangs sur les mêmes bases que celles des lacs ? *Verh. Int. Ver. Limnol.*, **13** (1) : 381-393.
- WURTZ (A.). 1960. — Le traitement du fond des étangs et ses effets sur la productivité. *Stud. Rev. Gen. Fish Coun. Medit.*, **11** : 1-19.
- WURTZ (A.). 1962. — Mesures physico-chimiques ou chimiques dans la vase et dans l'eau des étangs. *Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. Appl.*, **9** : 247-267.
- ZHDANOVA (G. A.), CEEB (J.). 1970. — Biologie et productivité des espèces dominantes de Cladocères dans le réservoir de Kiev. *Gidrobiol Zh.*, **6** (1) : 43-49 (en Russe, rés. Anglais).

TABLEAU I. — Evolution du milieu et du peuplement planctonique au cours d'une période d'évolution.

Subdivisions d'une période d'évolution	Caractéristiques (du milieu)	Caractéristiques du peuplement planctonique <u>Genus species</u> = population florissante (<u>Genus species</u>) = population restreinte		
		étang Grand-Turlet	étang Petit-Turlet	étang Bogue
Phase d'automne lors d'une remise en eau après un assec	Niveau en hausse, inondation de la végétation terrestre, température > 5° C.	<i>Daphnia obtusa</i>		
		<i>Daphnia longispina</i>		
		<i>Diaptomus castor</i>		
		<i>(Bosmina longirostris)</i>		
		<i>Ceriodaphnia pulchella</i> <i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Acanthocyclops</i> <i>robustus</i>		
Phase hivernale	Température < 5° C,	individus isolés		
	Niveau en hausse,	<i>(Cyclops bohater)</i>		
Première phase printanière	Température 5 à 10°C, oxygénation maximale niveau presque maximal.	individus isolés		
		seulement		
		<i>Diaptomus castor</i>		
Deuxième phase printanière	Température 10 à 25° C transparence de l'eau maximale.	<i>Cyclops bohater</i>		
		<i>(Daphnia longispina</i>		
		<i>Bosmina longirostris)</i>		
		<i>Diaptomus castor</i>		
		<i>Cyclops bohater</i>		
		<i>(Acanthocyclops</i>		
		<i>robustus)</i>		
		<i>Daphnia longispina</i>		
		<i>Daphnia longispina</i>		
		<i>Bosmina longirostris</i>		
		<i>(Diaptomus castor</i>		
		<i>Cyclops bohater)</i>		
		<i>Daphnia longispina</i>		
		<i>Bosmina longirostris)</i>		
		<i>Daphnia longispina</i>		
		<i>(Diaptomus castor</i>		
		<i>Eudiaptomus vulgaris</i>		
		<i>Mesocyclops leuckarti</i>		
		<i>Thermocyclops</i>		
		<i>crassus).</i>		

Première phase estivale	Température 18 à 30° C transparence de l'eau en baisse, développement de la végétation flottante.	<i>(Bosmina longirostris)</i> <i>(Mesocyclops leuckarti)</i> <u><i>Acanthocyclops</i></u> <u><i>robustus</i>*</u> <u><i>Mesocyclops leuckarti</i></u> <i>(Diaphanosoma</i> <i>Brachyurum</i> <i>Thermocyclops</i> <i>crassus)</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Eucyclops lilljeborgi</i> ** <i>(Bosmina longirostris)</i> <i>Ceriodaphnia pulchella</i> <i>Thermocyclops</i> <i>crassus)</i>
Deuxième phase estivale	oxygénation minimale, envahissement par la végétation flottante.	<i>Thermocyclops crassus</i> <i>(Moina micrura</i> <i>Ceriodaphnia pulchella</i> <i>Mesocyclops leuckarti,</i> <i>Acanthocyclops</i> <i>robustus)</i>	<i>Thermocyclops</i> <i>crassus</i> * <i>(Mesocyclops</i> <i>leuckarti)</i>
Phase automnale	Température 18 à 5° C, niveau en baisse (vidange), oxygénation en hausse.	<i>Acanthocyclops</i> <u><i>robustus</i></u> <u><i>Mesocyclops</i></u> <u><i>leuckarti</i></u> <i>(Daphnia longispina</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Cyclops böhater)</i>	<i>(Bosmina</i> <i>longirostris)</i>

* Ne semblait pas florissante en 1969

** Très rare en 1970