BIOMASSE DU ZOOPLANKTON ET PRODUCTIVITE DES CLADOCERES D'EAUX DE DEGRE TROPHIQUE DIFFERENT

par C. WATTIEZ¹

Deux étangs de trutticulture, voisins, mais de degré trophique différent, sont comparés quant à la biomasse des différents groupes du zooplancton et quant à la productivité des Cladocères.

Les biomasses relatives des divers groupes ne sont pas identiques dans les deux étangs où règnent des pressions prédatrices différentes en truitelles.

La biomasse du zooplancton total (filtreurs + carnivores) de l'étang naturel atteint les 2/3 de celle de l'étang fertilisé (1 121 cal/m³ au lieu de 1 504).

La biomasse du zooplancton filtreur de l'étang naturel est à peine inférieure à celle de l'étang fertilisé (971 cal/m³ au lieu de 1 015).

La biomasse des Cladocères de l'étang naturel dépasse de peu la moitié de celle de l'étang fertilisé (451 cal/m³ au lieu de 886).

La production des Cladocères de l'étang naturel n'atteint pas la moitié de celle de l'étang fertilisé (13 816 cal/m³ au lieu de 30 897).

Les rapports P/B quotidiens de chaque Cladocère sont donnés, par intervalle d'une semaine. Ces rapports sont comparés avec ceux avancés par d'autres auteurs. Les P/B quotidiens sont toujours, sauf exceptions analysées, inférieurs dans l'étang naturel en raison des plus faibles concentrations nutritives. Les espèces de petite taille telles *Ceriodaphnia*, *Bosmina* ont, dans les deux étangs, un P/B moyen pour la saison de croissance inférieur à celui des espèces de plus grande taille telles *Scapholeberis*, *Simocephalus* et *Daphnia*.

Le P/B et la productivité des Cladocères de l'étang fertilisé sont limités par la forte activité prédatrice des truitelles. Le mécanisme de cette action est expliqué pour chaque espèce.

The biomass of zooplankton and productivity of cladocerans in waters of differing trophic scales

Two neighbouring trout ponds that differed on the trophic scale were compared in terms of the biomass of different groups of zooplankton and the productivity of Cladocera.

The relative biomasses of diverse groups are not identical in the two ponds where there are different predation pressures by the trout.

Total zooplankton biomass (filterers and carnivores) in the natural pond reached two-thirds that in the fertilised pond (1.121 cal/m³ instead of 1.504).

The biomass of filter-feeding zooplankton in the natural pond was scarcely less than that in the fertilised pond (971 cal/m³ instead of 1.015).

The biomass of Cladocera in the natural pond was slightly more than half that in the fertilised pond (451 cal/m³ instead of 886).

1. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Département Hydrobiologie, rue Vautier 31, 1040 Bruxelles, Belgique.

The production of Cladocera in the natural pond was less than half that in fertilised pond (13.816 cal/m³ instead of 30.897).

The P/B ratios for each species of Cladocera were recorded at weekly intervals and are compared with those given by other authors. The P/B ratios were generally, apart from a few exceptions, less in the natural pond because of the lower concentrations of nutrients. During the growth season in the two ponds, smaller-sized species such as *Ceriodaphnia* and *Bosmina* had a mean P/B ratio that was lower than that for larger species such as *Scapholeberis*, *Simocephalus* and *Daphnia*.

The P/B ratio and productivity of Cladocera in the fertilised pond were limited by the strong predatory activity of trout, and the way in which this predation operates has been explained for each species.

INTRODUCTION

Le but du travail est l'évaluation de la biomasse de l'ensemble du zooplancton et l'évaluation de la productivité des Cladocères de deux étangs de pisciculture de « degré trophique » différent.

La particularité du présent travail réside dans le mode de détermination de la productivité. Le calcul des productivités des Cladocères est basé essentiellement sur des mesures de terrain. Le temps de développement de chaque stade est obtenu hebdomadairement à partir d'élevages réalisés « in situ » (Wattiez 1979 a).

insiste, tout comme Wattiez (1979 a) sur la nécessité de considérer

Si la taille et la fécondité, paramètres intervenant dans le calcul de la productivité, peuvent être obtenus à partir d'échantillons fixés (en admettant que le temps de développement des œufs soit essentiellement fonction de la température), il n'en va pas de même pour le paramètre « temps de développement post-embryonnaire » des espèces. Nous nous trouvons en effet en présence de populations à développement rapide et à cohortes superposées.

Le temps de développement post-embryonnaire dépend fort de la température du milieu comme le montrent les expériences de Bhajan et Hynes (1972, Hrbáková (1962), Bottrell (1975) effectuées à nourriture constante, souvent non naturelle et souvent en quantité saturante. Pourtant beaucoup trop d'auteurs encore ne tiennent compte que de la température pour leurs calculs de ces temps de développement et déterminent souvent ceux-ci à partir d'élevages « in vitro » des espèces et de la relation de Krogh (1914) dans Winbers (1956). Or, qualités et quantités nutritives déterminent pour une part importante ces temps. Des auteurs tels que Anderson et al. (1937), Ingle et al. (1937), Bobiatynska-Ksok (1970), Episova (1969), Kruchkova et Sladeczek (1969) mettent en évidence l'influence, à température constante, de diverses dilutions d'un milieu nutritif déterminé ou l'influence de milieux nutritifs de qualités différentes. Weglenska (1971) fait varier simultanément température et concentration nutritive et

les concentrations nutritives naturelles pour trouver le temps de développement post-embryonnaire d'une espèce.

D'autres facteurs du milieu peu étudiés sont également susceptibles d'influencer le temps de développement post-embryonnaire : toxines phytoplanctoniques, métabolites d'excrétion d'origine zooplanctonique, photopériode.

La détermination des temps de développement par élevages « *in situ* » est dans le cas de populations à développement rapide et à cohortes superposées, la manière la plus adéquate pour déterminer avec précision la productivité des Cladocères.

1. — LES ETANGS DE PISCICULTURE

Les étangs étudiés sont décrits de façon détaillée dans Marlier et Wattiez (1977). Ils sont voisins, de superficie (environ 3 000 m²), de profondeur (environ 1,3 m), de régime thermique assez semblable. Ils sont alimentés par l'eau du même ruisseau. Celle-ci séjourne un peu plus longtemps dans l'étang naturel. Ils sont peuplés des mêmes espèces zooplanctoniques. Un de ces étangs, que nous appellerons pour cette raison étang fertilisé, est engraisé depuis vingt ans. L'autre est laissé à l'état naturel. Les truitelles y sont introduites à la mi-avril au stade de résorption de leur vésicule vitelline et récoltées à la mi-octobre lors de la vidange des étangs. La production de récolte en truitelles de l'étang naturel est toujours bien inférieure (jusqu'à dix fois) à celle de l'étang fertilisé. Pour l'année considérée, elle y est trois fois moindre (1,21 g de poids sec par m², contre 3,4). Une des raisons de cette moindre production est que chaque année, de très nombreuses truitelles y périssent en début de saison. Les individus survivants recueillis à la mi-octobre sont alors au moins deux fois plus gros que ceux de l'étang fertilisé.

2. — MATERIEL ET METHODES

2.1. Phytoplancton

2.1.1. ECHANTILLONNAGE QUANTITATIF

Chaque étang est partagé en six secteurs ; plusieurs prélèvements d'eau entre vingt centimètres et la surface, faits dans les différents secteurs, sont rassemblés.

2.1.2. DÉTERMINATION DE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE A DE L'EAU

L'eau bien homogénéisée provenant des six secteurs est préfiltrée sur filtre de 150 μ , pour éliminer la plus grande partie du zooplancton

et ensuite filtrée sur filtre millipore HA de $0,45 \mu$; après extraction, centrifugation et dosage spectrophotométrique, la concentration en chlorophylle est calculée par la relation de Strickland et Parsons (1968).

2.1.3. DÉTERMINATION DE LA PRODUCTION NETTE DU PHYTOPLANCTON (en Kcal/m²)

Pour la saison de croissance, elle est calculée à partir de la chlorophylle a (en mg/m³), par la relation de Brylinski et Mann (1973).

2.2. Zooplancton

2.2.1. ECHANTILLONNAGE QUANTITATIF

Trente prélèvements de colonnes d'eau (allant de la surface au fond) sont effectués, en des endroits choisis au hasard, hebdomadairement dans chaque étang; l'échantillonneur est un prototype décrit dans Marlier et al. (1972).

2.2.2. DÉTERMINATION DE LA BIOMASSE ET DE LA PRODUCTIVITÉ

Celles-ci sont déterminées pour chaque espèce, par les formules suivantes dues à Winberg et al. (1965) et adaptées par nous au cas des Cladocères.

2.2.2.1. Biomasse (en μ gr de poids sec par unité de volume) = B

La formule utilisée consiste à additionner les produits des poids de chaque stade de développement par leur effectif.

Soit $B = N_{oe}.W_{oe} + N_j.W_j + N_a.W_a + N_m.W_m + N_{eph}.W_{eph}$

où les N sont les effectifs et les W, les poids moyens des œufs parthénogénétiques (œ), des jeunes femelles (j), des femelles adultes (a), des mâles (m), des éphippiums (eph).

Les poids se déduisent de relations taille-poids appropriées à chaque espèce (Dumont 1975). Un minimum de trente mesures est effectué pour chaque stade.

2.2.2.2. Productivité (en μ gr de poids sec par jour et par unité de volume) = P

Nous adoptons une mesure de la vitesse de croissance instantanée des individus.

$$P = \frac{N_{oe} \cdot \Delta W_{oe}}{T_{oe}} + \frac{N_j \cdot \Delta W_j}{T_j} + \frac{N_a \cdot \Delta W_a}{T_a} + \frac{N_m \cdot \Delta W_m}{T_m} + \frac{N_{eph} \cdot \Delta W_{eph}}{T_{eph}}$$

où ΔW sont les accroissements en poids des stades correspondants et T. les temps de développement de chaque stade.

Les temps de développement ont été déterminés «in situ» (Wattiez

1979 a) par élevage des diverses espèces, dans chacun des étangs, à divers moments de la saison de croissance.

3. — RESULTATS EXPERIMENTAUX ET DISCUSSION

3.1. Phytoplancton

Les fluctuations temporelles de la concentration en chlorophylle a dans les deux étangs sont représentées sur la figure 1. Ces concentrations sont toujours plus élevées dans l'étang fertilisé.

La production nette du phytoplancton (en Kcal/m²) pour la saison de croissance est évaluée à partir de la concentration en chlorophylle a (en mg/m³). Cette production phytoplanctonique est environ 7 fois plus élevée dans l'étang fertilisé que dans l'étang naturel (3 940 Kcal/m² contre 576).

FIG. 1. — Fluctuations temporelles de la concentration en chlorophylle a.

3.2. Zooplancton

3.2.1. BIOMASSE DE L'ENSEMBLE DU ZOOPLANCTON

Le tableau I donne, pour les deux étangs, la biomasse moyenne pour la saison de croissance du zooplancton total ainsi que celle de chacun

TABLEAU I. — Biomasse pour la saison de croissance des divers groupes du zooplancton.

	Etang fertilisé				Etang naturel			
	cal/m ²	cal/m ³	ng/m ²	mg/m ³	cal/m ²	cal/m ³	ng/m ²	mg/m ³
<i>Daphnia longispina</i>	343,3	233,8	67,7	46,3	253,5	218,7	50,4	44,8
<i>Bosmina longirostris</i>	752,—	581,—	147,2	113,8	95,9	87,—	19,1	17,4
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	57,4	42,9	12,4	9,3	162,6	135,2	33,3	29,6
<i>Chydorus sphaericus</i>	28,6	22,4	5,6	4,2	3,—	2,6	0,6	0,5
<i>Scapholeberis mucronata</i>	8,—	5,8	1,6	1,1	3,9	3,6	0,8	0,6
<i>Simocephalus vetulus</i>	0,3	0,2	0,008	0,04	5,5	3,9	1,1	0,8
Total Cladocères	1 189,6	886,1			524,4	451,—	105,2	93,6
Copépodes	158	105,3			530,6	442,1		
Total Cladocères + Copépodes	1 347,6	991,4			1 055,—	893,2		
Rotifères herbivores	36,2	24,1			92,8	77,4		
carnivores	728,7	488,1			180,5	150,5		
Total Zooplancton	2 112,5	1 503,7			1 328,4	1 121,1		
Total Zooplancton filtreur	1 383,8	1 015,6			1 147,9	970,6		

des groupes pris séparément. Cette biomasse est exprimée en cal/m² et en cal/m³. Pour les Cladocères, la biomasse est en outre exprimée en mg de poids sec/m² ou en mg/m³.

Les fluctuations temporelles de biomasse des Copépodes et des Rotifères sont publiés dans Marlier et Wattiez (1977) ; celles des Cladocères sont données dans les tableaux II et III.

TABLEAU II. — Fluctuations temporelles de biomasse des Cladocères (mg de poids sec/m³) de l'étang fertilisé ; valeurs du rapport P/B quotidien.

DAPHNIA		BOSMINA		CERIODAPHNIA		CHYDORUS		SCAPHOLEBERIS		SIMOCEPHALUS		CLADOCERES TOTAUX	
B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B
21-2	0,183	0,017	0,074	0,028	0,012	0,039	0,097	0,172	0	-	0	0,367	0,061
22-3	nd	nd	1,907	0,017	0	-	0,534	0,063	0	-	0	1,265	0,060
28-3	1,624	0,035	2,596	0,039	0	-	0,712	0,064	0	-	0	4,132	0,051
4-4	3,485	0,033	1,762	0,029	0	-	7,036	0,038	0	-	0	12,263	0,035
11-4	7,533	0,085	1,283	0,050	0,042	0,071	1,202	0,069	0	-	0	10,060	0,073
17-4	4,037	0,070	0,744	0,047	0	-	1,273	0,076	0	-	0	6,036	0,068
7-5	403,228	0,250	61,240	0,081	0,067	0,098	9,079	0,107	0	-	0	473,614	0,226
14-5	304,983	0,269	16,371	0,084	0,389	0,102	7,306	0,135	0	-	0	331,249	0,235
22-5	105,268	0,150	4,315	0,074	0	-	2,687	0,173	0	-	0	112,291	0,136
29-5	94,749	0,173	11,517	0,066	0,138	0,138	18,521	0,161	0,004	0,567	0	124,920	0,161
4-6	12,367	0,149	93,999	0,099	0,046	0,138	6,141	0,104	0,005	0,268	0	112,558	0,109
13-6	1,134	0,150	143,479	0,150	0,402	0,169	26,923	0,280	0,127	0,388	0	172,065	0,170
20-6	0,046	0,239	170,534	0,199	0,392	0,182	5,768	0,341	0	-	0	176,740	0,204
28-6	0	-	5,792	0,165	0,540	0,185	4,005	0,214	0,054	0,169	0	63,392	0,189
4-7	0,023	0,210	85,151	0,195	1,824	0,184	6,428	0,190	2,616	0,219	0	96,042	0,195
16-7	0,068	0,153	178,94	0,248	17,220	0,210	7,692	0,219	0,310	0,733	0	203,948	0,243
23-7	0,070	0,408	86,671	0,252	12,388	0,232	2,516	0,249	0,025	0,514	0	101,471	0,249
1-8	0,016	0,279	139,380	0,126	3,746	0,168	0,829	0,186	0,296	0,171	0	144,269	0,127
7-8	0,355	0,122	362,278	0,140	16,509	0,160	0,676	0,216	0,005	0,265	0	382,024	0,162
13-8	3,489	0,161	353,333	0,160	50,603	0,159	0,676	0,146	0,791	0,190	0	408,793	0,159
21-8	1,228	0,376	164,786	0,124	33,170	0,149	0,925	0,139	2,653	0,189	0	203,063	0,131
27-8	3,057	0,246	254,469	0,113	75,749	0,090	0,822	0,106	6,119	0,132	0	336,477	0,109
5-9	1,937	0,264	105,713	0,107	33,241	0,107	0,624	0,105	16,042	0,126	0	156,437	0,111
10-9	1,748	0,221	64,513	0,108	6,439	0,109	0,021	0,121	0,683	0,125	0	73,404	0,111
17-9	1,472	0,122	103,642	0,089	4,610	0,116	0,053	0,075	1,323	0,105	0	111,101	0,091
3-10	4,444	0,072	325,044	0,082	0,767	0,045	0,052	0,067	0,219	0,061	0	330,549	0,063
10-10	0,717	0,105	106,495	0,064	8,794	0,032	0,057	0,068	0,038	0	0	108,433	0,045
15-10	1,028	0,063	114,409	0,041	0,399	0,102	0,055	0,067	0,039	0,062	0	119,336	0,082

TABLEAU III. — Fluctuations temporelles de biomasse des Cladocères (mg de poids sec/m³) de l'étang naturel ; valeurs du rapport P/B quotidien.

	DAPHNIA		BOSMINA		CERIODAPHNIA		CHYDORUS		SCAPHOLEBERIS		SIMOCEPHALUS		CLADOCÈRES TOTAUX	
	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B
21-2	0,140	0,100	0,999	0,012	0,012	-	0	-	0	-	-	-	1,152	0,023
22-3	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
28-3	0,470	0,056	2,103	0,040	0	-	0,002	0,222	0	-	0	-	2,577	0,046
4-4	1,129	0,050	3,393	0,032	0,036	0,026	0,041	0,052	0	-	0	-	4,998	0,036
11-4	0,528	0,104	3,561	0,035	0,031	0,045	0,012	0,037	0	-	0	-	4,152	0,044
17-4	2,497	0,085	33,952	0,068	0	-	0	-	0	-	0	-	36,349	0,069
7-5	20,469	0,060	64,328	0,074	0,426	0,075	0,122	0,567	0	-	0	-	85,345	0,074
14-5	38,439	0,076	76,806	0,095	0,355	0,156	0,182	0,131	0	-	0	-	117,761	0,089
22-5	54,335	0,084	67,222	0,196	0,509	0,116	0,209	0,292	0	-	0,040	0,238	122,796	0,146
29-5	147,034	0,054	39,586	0,132	2,285	0,107	0,725	0,138	0	-	0,045	0,241	189,675	0,079
4-6	115,977	0,202	5,753	0,096	2,063	0,130	0,553	0,156	0,101	0,266	0,526	0,068	126,992	0,193
13-6	157,356	0,200	0,956	0,134	0,570	0,106	1,399	0,274	0,061	0,371	0,179	0,295	186,520	0,286
20-6	67,037	0,213	1,966	0,109	0,02	0,141	0,604	0,259	0,197	0,160	3,798	0,060	74,404	0,199
28-6	30,724	0,222	2,135	0,120	1,921	0,127	10,000	0,133	3,510	0,186	5,603	0,092	51,923	0,182
4-7	61,118	0,235	0,704	0,124	5,439	0,177	0,166	0,184	5,762	0,298	1,453	0,234	74,623	0,234
16-7	137,085	0,377	0,510	0,157	15,900	0,126	0,044	0,293	2,323	0,439	3,468	0,214	159,361	0,349
23-7	78,761	0,356	0,109	0,205	14,035	0,111	0,003	0,457	1,404	0,640	2,519	0,184	96,912	0,317
1-8	85,399	0,171	0,232	0,174	15,457	0,077	0	-	0,845	0,198	0,177	0,192	102,110	0,157
7-8	52,493	0,152	0,696	0,095	28,527	0,067	0	-	0,484	0,158	0,064	0,164	82,265	0,129
13-8	35,142	0,163	2,032	0,113	32,220	0,096	0,006	0,337	1,306	0,197	0	71,515	0,133	0,133
21-8	28,406	0,187	3,637	0,075	85,514	0,053	0,003	0,394	0,789	0,155	0,072	0,139	118,441	0,295
27-8	50,071	0,109	5,564	0,067	79,263	0,059	0,002	0,250	1,190	0,181	0	-	136,110	0,080
5-9	14,399	0,144	4,750	0,134	100,655	0,051	0	-	0,247	0,250	0,200	0,107	120,211	0,066
10-9	5,274	0,143	5,127	0,121	110,220	0,052	0	-	0,072	0,059	0,064	0,118	120,364	0,059
17-9	3,797	0,065	12,046	0,042	109,100	0,067	0	-	0,033	0,047	0	-	125,777	0,064
3-10	1,193	0,049	27,237	0,035	64,177	0,050	0,004	0,117	0,172	0,030	0	-	93,476	0,051
10-10	0,267	0,040	14,760	0,035	106,801	0,031	0	-	0	-	0	-	121,828	0,032
15-10	0,408	0,041	21,752	0,041	15,047	0,023	0,000	0,125	0	-	0	-	35,215	0,034

3.2.2. PRODUCTIVITÉ DES CLADOCÈRES

3.2.2.1. Fluctuations temporelles de la productivité

Les fluctuations temporelles de la productivité de chacune des espèces de Cladocères sont illustrées par les figures 2 (pour l'étang fertilisé) et 3 (pour l'étang naturel). Si la succession des espèces est déterminée en partie par leurs *praeferenda* écologiques et par la compétition interspécifique, elle est surtout, dans nos étangs, due à la prédation différentielle exercée par les truitelles. Celles-ci capturent plus volontiers les grosses espèces de Cladocères, telles *Daphnia* ou le Calanoïde *Eudiaptomus vulgaris* dont l'effectif est très faible dans l'étang fertilisé, les Cyclopoïdes prédateurs de petits Cladocères et dédaignent les espèces plus petites et plus transparentes telles *Bosmina*. Ce choix opéré par les truitelles est confirmé par l'examen de leur contenu stomacal, par le calcul (Wattiez 1979 b) du coefficient instantané de mortalité (défini par Edmondson (1971)) de chaque espèce, et par l'examen de la dynamique des populations dans les deux étangs.

Dans l'étang fertilisé (fig. 2), les *Daphnia* montrent un pic de développement printanier mais sont rapidement décimées par les truitelles. Les *Bosmina* leur succèdent et dominent jusqu'à la fin de la saison.

Dans l'étang naturel (fig. 3) les *Daphnia*, probablement en raison d'une nourriture phytoplanctonique moins concentrée, sont beaucoup moins nombreuses que dans l'étang fertilisé fin avril-début mai et sont même précédées par un pic de *Bosmina*. Ce faible effectif de *Daphnia* est, pensons-nous, une des causes de mortalité précoce des truitelles par affamation. Cette mortalité a pour conséquence un nouveau développement des *Daphnia* à partir de la fin mai.

Cette prédation différentielle de la part des truitelles doit être prise en considération pour comprendre ce qui suit.

FIG. 2. — Fluctuations temporelles de la productivité de Cladocères de l'étang fertilisé.

FIG. 3. — Fluctuations temporelles de la productivité des Cladocères de l'étang naturel.

3.2.2.2. Rapport de la productivité à la biomasse quotidienne

Les valeurs du rapport de la productivité à la biomasse quotidienne sont données (Tableaux II et III) tout au long de la saison de croissance, tous les huit jours pour chacune des espèces de Cladocères et pour l'ensemble des Cladocères.

Les « P/B » quotidiens de *Bosmina* ont été déterminés par d'autres auteurs tout au long de la saison de croissance. Nos valeurs sont bien inférieures à celles de Janicki et De Costa (1977) dans le Spruce Knob (P/B = 0,5 en été) mais supérieures à celles de Zhanova (1969) dans le réservoir de Kiev, eutrophe (P/B = 0,065 en été).

Lair (1978) obtient dans le lac eutrophe Aydat tous les quatre jours du 27 mai au 24 juillet les P/B suivants :

— Pour *Bosmina longirostris*, 0,25 (2 fois) ; 0,15 ; 0,20 ; 0,10 ; 0,30 (onze fois).

Ces valeurs sont en moyenne supérieures aux nôtres dans les deux étangs. Elles se rapprochent toutefois de celles de l'étang fertilisé.

— pour *Daphnia longispina*, 0,90 ; 0,40 ; 0,20 (3 fois) ; 0,40 ; 0,30 (4 fois) ; 0,40 ; 0,1 ; 0,2 (2 fois) ; 0,3 (3 fois).

Ces valeurs sont en moyenne supérieures à celles des deux étangs.

En suivant les « cohortes » des espèces, ce même auteur a déterminé les temps de développement nécessaires au calcul de la production et obtenu les P/B suivants dans le lac oligotrophe Pavin :

— pour *Daphnia longispina*, 0,115 en moyenne pour une période identique à celle que nous considérons. Cette valeur est inférieure à la nôtre dans les deux étangs ;

— pour *Ceriodaphnia quadrangula*, de juin à novembre, le P/B est de 0,185 en moyenne. Pour la même période, cette moyenne est supérieure à la nôtre dans les deux étangs.

3.2.2.3. Fluctuations temporelles du rapport de la productivité à la biomasse quotidienne

Les figures 4, 5 et 6 illustrent les fluctuations temporelles du P/B quotidien pour chaque espèce et pour l'ensemble des Cladocères. A chaque date, des rectangles de longueur proportionnelle aux valeurs de ces rapports sont dessinés en sens opposés. Les rectangles supérieurs valent pour l'étang fertilisé ; les inférieurs pour l'étang naturel. Le profil thermique des deux étangs est également représenté sur la figure 6.

La tendance générale est pour toutes les espèces celle d'une augmentation régulière du P/B avec la température du milieu. Ceci se comprend aisément puisqu'une élévation de température a pour effet de raccourcir le temps de développement des stades.

Le P/B quotidien est toujours supérieur dans l'étang fertilisé, sauf à certains moments pour certaines espèces. En effet une nourriture

FIG. 4. — Fluctuations temporelles des valeurs du rapport P/B quotidien de *Daphnia*, *Bosmina* et *Ceriodaphnia* dans l'étang fertilisé (rectangles supérieurs), et dans l'étang naturel (rectangles inférieurs).

plus abondante raccourcit le temps de développement post-embryonnaire et augmente l'accroissement linéaire et pondéral journalier du jeune et de l'adulte (Weglenska 1971 et Wattiez 1979 a et b). Les

Fig. 5. — Fluctuations temporelles des valeurs du rapport P/B quotidien de *Chydorus*, *Scapholeberis* et *Simocephalus* dans l'étang fertilisé (rectangles supérieurs) et dans l'étang naturel (rectangles inférieurs).

exceptions à ce comportement général se produisent pour *Daphnia* en juin et juillet et assez souvent pour *Chydorus*. Deux causes sont à l'origine de ce phénomène. D'une part, les températures d'été sont

FIG. 6. — Fluctuations temporelles des valeurs du rapport P/B quotidien de l'ensemble des Cladocères dans l'étang fertilisé (rectangles supérieurs) et dans l'étang naturel (rectangles inférieurs) et fluctuations temporelles de la température dans chaque étang.

dans l'étang fertilisé inférieures d'environ un degré à celles de l'étang naturel. D'autre part, la forte pression prédatrice exercée dans l'étang fertilisé par les truitelles, sur *Daphnia* surtout mais également sur *Chydorus*, a pour effet de limiter la taille de ces espèces (Wattiez 1980). En effet les truitelles, prédateurs essentiellement visuels, négligent aisément la petite espèce *Bosmina* mais choisissent chez les espèces plus grandes (*Daphnia* en premier lieu), les plus grands individus. Cette sélection aboutit à la réduction du nombre d'individus de grande taille, que celle-ci soit due à leur stade de développement ou à une particularité individuelle. Les espèces subsistant sous une petite forme sont ainsi mieux adaptées « de facto » à résister à la prédation mais leur taux d'accroissement pondéral journalier est génétiquement limité. Ce sont les P/B plus élevés de *Daphnia* dans l'étang naturel et la relative abondance de l'espèce (fig. 2) qui conditionnent les valeurs des P/B pour l'ensemble des Cladocères (fig. 6) en juin et juillet.

3.2.2.4. Rapports P/B moyens pour la saison de croissance

Le rapport P/B quotidien moyen pour la saison de croissance de chaque espèce est donné dans le tableau IV.

Exception faite pour *Chydorus* dans l'étang naturel, les espèces de petite taille telles *Ceriodaphnia* et *Bosmina* ont un P/B moyen infé-

rieur à celui des espèces de plus grande taille telles *Scapholeberis*, *Simocephalus* et *Daphnia*.

TABLEAU IV. — Valeurs du rapport P/B moyen pour la saison de croissance des Cladocères.

Espèces	Etang fertilisé	Etang naturel
<i>Scapholeberis</i>	0,237	0,219
<i>Simocephalus</i>	nd	0,168
<i>Daphnia</i>	0,182	0,143
<i>Bosmina</i>	0,111	0,119
<i>Ceriodaphnia</i>	0,129	0,094
<i>Chydorus</i>	0,142	0,232
Cladocères totaux	0,146	0,126

Exception faite pour *Chydorus*, espèce à écophases planctoniques et benthiques le P/B moyen est systématiquement supérieur dans l'étang fertilisé. Il l'est également pour l'ensemble des Cladocères zooplanctoniques.

Pour *Bosmina* toutefois, ce rapport pour la saison de croissance, est en moyenne sensiblement équivalent dans les deux étangs. Les conditions alimentaires et de prédation étant tout à fait favorables à *Bosmina* dans l'étang fertilisé, on y attendrait un rapport bien supérieur.

Nous avons pour cette espèce mis en évidence (Wattiez 1980) les phénomènes suivants, qui ont pour effet de freiner sa productivité. Le nombre d'œufs parthénogénétiques par femelle adulte est supérieur dans l'étang fertilisé pour toutes les espèces y compris pour *Bosmina* en début de saison. Cependant, pour cette espèce, en été, il arrive souvent qu'il y soit inférieur. Cette infériorité numérique s'accompagne de production de mâles et de femelles éphippiales dans la population. Cette diminution de la fécondité parthénogénétique simultanée à l'apparition d'éphippiums ne peut être due à de fortes variations des quantités nutritives. En effet, dans l'étang fertilisé, détritus et bactéries sont abondants après les pics chlorophylliens et constituent une nourriture adéquate pour *Bosmina* qui est un micro-filtreur. Cette tendance au passage de la fécondité parthénogénétique à la fécondité éphippiale est, selon nous, une conséquence de la surpopulation de l'espèce. De telles conséquences ont déjà été observées par Pratt (1943). Les femelles éphippiales sont particulièrement abondantes les 4/6 (28 % des femelles adultes), 20/6 et 28/6 (30 à 40 %), 7/8 (45 %), 13/8 (50 %). Les 20/6, 7/8 et 13/8 sont les dates où la productivité zooplanctonique, due essentiellement à *Bosmina*, est maximale dans l'étang fertilisé. Cette surpopulation de *Bosmina* est, rappelons-le, une conséquence à la fois de la fertilisation qui engendre

des concentrations nutritives saturantes et de l'absence de prédation par les truitelles. Les températures élevées, sont de plus, défavorables à l'espèce (Bhajan et Hynes 1972) et pourraient en été, en synergie avec la surpopulation, exercer un effet dépressif sur la fécondité parthénogénétique.

Une augmentation du P/B moyen pour la saison de croissance avec le degré trophique, telle celle que nous mettons en évidence, a déjà été constatée par Patalas (1970) pour l'ensemble du zooplancton crustacé. Des contradictions à cette règle ont été trouvées par Pederson et al. (1970) qui pour le lac faiblement mésotrophe « Sammamish » ont trouvé un P/B inférieur à celui des lacs oligotrophes « Chester More » et « Findley ». De semblables anomalies à cette règle générale pourraient être dues, pour les écosystèmes considérés, à des conditions thermiques et de pression prédatrice en poissons, marginales.

3.2.2.5. Production pour la saison de croissance

La production pour la saison de croissance de chaque espèce de Cladocères et de l'ensemble des Cladocères est donnée sur le tableau V. Elle est exprimée en mg de poids sec ainsi qu'en calories par m² et par m³.

TABLEAU V. — Production pour la saison des croissances (mg/poids sec) et sa conversion calorifique (cal.) par unité de surface (m²) et de volume (m³) des diverses espèces de Cladocères.

	cal/m ²	Etang fertilisé			cal/m ²	Etang naturel		
		cal/m ³	mg/m ²	mg/m ³		cal/m ³	mg/m ²	mg/m ³
<i>Daphnia longispina</i>	17 803,9	12 140,3	3 576,0	2 410,9	11 041,8	9 758,5	2 295,1	1 969,1
<i>Bosmina longirostris</i>	21 313,0	16 399,3	4 083,2	3 091,6	1 830,5	1 708,3	362,7	336,8
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	1 723,7	1 303,7	346,7	262,2	2 250,4	1 944,3	447,3	386,7
<i>Chydorus sphaericus</i>	1 131,6	879,5	221,2	173,1	102,8	88,4	19,8	16,9
<i>Scapholeberis mucronata</i>	219,3	171,9	44,5	33,7	220,3	210,1	43,9	41,8
<i>Simocephalus vetulus</i>	2,9	2,1	0,6	0,4	157,1	107,0	31,8	21,6
Cladocères totaux	42 194,6	30 896,9	8 272,3	5 972,0	15 602,6	13 816,5	3 120,8	2 773,0

4. — CONCLUSIONS

Deux étangs voisins différant par le degré trophique et la pression prédatrice exercée par les truitelles sont comparés quant à leur biomasse en Cladocères, Copépodes et Rotifères planctoniques, et quant à leur productivité en Cladocères.

Les biomasses relatives des différents groupes sont fort variables d'un étang à l'autre et en grande partie conditionnées par la pression prédatrice et par le choix exercé par les truitelles des espèces les plus grandes. Les Cladocères dominent dans l'étang fertilisé, les Copépodes y sont fort peu représentés, le Rotifère carnivore *Asplanchna priodonta*

donta y atteint des biomasses équivalentes à celles du petit Cladocère dominant, *Bosmina*. Les Cladocères et les Copépodes ont des biomasses équivalentes dans l'étang naturel.

La biomasse du zooplancton total de l'étang naturel atteint les deux tiers de celle de l'étang fertilisé. Si l'on ne tient compte que du zooplancton filtreur (sans *Asplanchna*), cette biomasse de l'étang naturel est à peine inférieure à celle de l'étang fertilisé. La biomasse des Cladocères de l'étang naturel est moitié moindre que celle de l'étang fertilisé.

La production des Cladocères dans l'étang naturel n'atteint pas la moitié de celle de l'étang fertilisé.

Ce creusement de l'écart entre les deux étangs quand on considère la production tient au fait qu'à même biomasse, la productivité des Cladocères de l'étang naturel est le plus souvent moindre que celle de l'étang fertilisé. Le rapport de la productivité à la biomasse quotidienne est influencé de façon très nette par les différences de concentration nutritive entre les étangs. En effet, en deçà du seuil de saturation alimentaire, le temps de développement post-embryonnaire d'une espèce est inversement proportionnel aux quantités de nourriture disponible.

Toutefois, étant donné que la production nette moyenne du phytoplancton pour la saison de croissance est environ 7 fois plus importante dans l'étang fertilisé, on pourrait s'attendre à ce que la différence, entre les deux étangs, des rapports P/B moyens pour la saison de croissance des Cladocères, soit encore plus importante. Mais, dans l'étang fertilisé, il arrive que la valeur du rapport P/B quotidien de certains Cladocères soit limitée par la forte pression prédatrice qui y est exercée par les truitelles. En effet, les truitelles sélectionnent les grandes espèces telles *Daphnia*, naturellement plus productrices que les petites telles *Bosmina* ou laissent vivre à faible effectif les grandes espèces, ou les espèces de taille intermédiaire, sous forme naine à croissance somatique journalière limitée. La protection naturelle (petite taille, transparence) dont jouit *Bosmina* à l'égard de la prédation, couplée à l'abondance de nourriture du milieu, favorise le développement de l'espèce à tel point que celle-ci s'auto-intoxique par surpopulation et que la productivité en est affectée.

TRAVAUX CITÉS

- ANDERSON (B. G.), LUMER (H.) et ZUPANIC (L. J.). 1937. — Growth and variability in *Daphnia pulex*. *The biological Bulletin Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 73 (3) : 444-463.
- BHAJAN (W. R.) et HYNES (H. B. N.). 1972. — Experimental study on the ecology of *Bosmina longirostris*. *Crustaceana*, 23 (2) : 133-140.

- BOBIATYNSKA-KSOK (E.). 1970. — Some problems dealing with energy processes of *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine). *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 17 (30), 1/2 : 87-92.
- BOTTRELL (H. H.). 1975. — Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in height species of Cladocera from the River Thames, Reading. *Oecologia*, 12, 129 : 140.
- BRYLINSKI (M.) et MANN (K. H.). 1973. — An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanog.*, 18 (1) : 1-14.
- DUMONT (H. J.), VAN DE VELDE (I.) et DUMONT (S.). 1975. — The dry weight estimate of biomass in selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 10 : 75-97.
- EDMONDSON (W. I.) et WINBERG (G. G.) ed. 1971. — *A manual of methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. I.P.B. Handbook n° 17. Oxford. Blackwell Scientific Publications : 385 p.
- EPISOVA (M. A.). 1969. — *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Mueller : growth and reproduction. Sbornik po prudovomu rybovodstvu 79-89, Moskova, VNIRO. F.B.A. Transl. (N.S.) n° 53.
- HRBACKOVA-ESSLOVA (M.). 1962. — Postembryonic development of Cladocerans. I. *Daphnia pulex* group. *Vestník českos. speleo. zool.*, 26 (3) : 212-233.
- INGLE (L.), WOOD (I. R.) et BANTA (A. M.). 1937. — Study on longevity, growth, production, hearth rate of *Daphnia longispina* with limited concentrations of food. *Journ. Experim. Zool.*, 76 : 325-352.
- JANICKI (J.) et DE COSTA (J.). 1977. — The effect of temperature and age structure on P/B for *Bosmina longirostris* in a small impoundment. *Hydrobiologia*, 56 (1) : 11-16.
- KROGH (A.). 1914. — The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. *Inst. Z. Phys. Chem. Biol.*, 1 : 491-508.
- KRYUTCHKOVA (N. M.) et SLADECEK (V.). 1969. — Quantitative relations of the feedings and growth of *Daphnia pulex obtusa* (Kurz) Scourfield. *Hydrobiologia*, 33 (1) : 47-64.
- LAIR (N.). 1978. — Répartition spatio-temporelle, biomasse et production des populations zooplanctoniques du lac d'Aydat en période estivale. *Hydrobiologia*, 61 (3) : 237-256.
- MARLIER (G.), GALLEZ (G.), HACHEZ (B.) et WATTIEZ (C.). 1972. — Quelques méthodes simples de travail limnologique en eau peu profonde. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 43 (5) : 1-11.
- MARLIER (G.) et WATTIEZ (C.). 1977. — Les étangs de Mirwart. In *Productivité biologique en Belgique* : Scope. Travaux section belge du P.B.I. DUVIGNEAUD (P.) et KESTEMONT (P.) éd. : 419-452. Duculot, Paris-Gembloux.
- PATALAS (K.). 1970. — Primary and secondary production in a lake heated by a thermal power plant. *Proc. Inst. Environ. Sci. 16th. Ann. Meeting* : 267-271.
- PEDERSON (C.), WELCH (E. B.) et LITT (A. H.). 1976. — Plankton secondary productivity and biomass : their relation to lake trophic state. *Hydrobiologia*, 50 : 129-144.
- PRATT (D. M.). 1943. — Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures. *Biol. Bull.*, 85 : 116-140.
- STRICKLAND (J. D.) et PARSONS (T. E.). 1968. — A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167 : 311 p.
- WATTIEZ (C.). 1979 a. — Développement, croissance et fécondité de Cladocères en fonction de la température et du niveau trophique. *Eleveage expérimental « in situ » dans deux étangs*. *Hydrobiologia*, 63 (3) : 263-283.
- WATTIEZ (C.). 1979 b. — *Etude comparée de l'écologie et de la productivité de Cladocères planctoniques dans deux étangs des Ardennes belges*. Thèse Doctor. Univ. Libre Bruxelles, av. F.-Roosevelt, 1050 Bruxelles.
- WATTIEZ (C.). 1980. — Influence de facteurs du milieu sur les processus de production de Cladocères planctoniques. *Annls Soc. R. Zool. Belg.*, 110 (2) : 123-141.

- WEGLENSKA (T.). 1971. — The influence of various concentrations of food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators. *Ecologia Polska*, 19 (30) : 427-473.
- WINBERG (G. G.). 1956. — « Intensivnost Obmena i Pishchevye Potrebnosti Ryb ». Minsk, 253 p. *The Metabolic Intensity and Food Requirements of Fish*. Trans. FRBC 194. (Voir aussi FRBC 362.)
- WINBERG (G. G.), PECHEN (G. A.) et SUSKINA (E. A.). 1965. — Production des Crustacés du plancton dans trois lacs de type différent. *Zoologicheskii Zhurnal*, 44 : 676-686.
- ZHDANOVA (G. A.). 1969. — Comparative characteristics of the life cycle and productivity of *Bosmina longirostris* (O. F. Mueller) and *Bosmina coregoni* (Baird) in the Kiev Reservoir. *Hydrobiol. J.*, 5 : 8-15.