

Reproduction parthénogénétique de *Moina macrocopa* (Straus 1820) (Crustacea : Cladocera). Influence des conditions trophiques, de la densité de population, du groupement et de la température

A. Benider¹
A. Tifnouti¹
R. Pourriot²

Mots-clés : Cladocère, lagunage, *Moina macrocopa*, reproduction.

La fécondité et le développement de *Moina macrocopa*, seul Cladocère des bassins de lagunage de Marrakech, ont été étudiés au laboratoire à 7 concentrations en algues et à 5 températures différentes. L'effet de la densité de population et du groupement a été également testé.

Les conditions de carence alimentaire sont une des principales causes de la réduction de la fécondité de *M. macrocopa*. Nous avons montré qu'un apport insuffisant de nourriture correspondant à une concentration en algues inférieure à $3,125 \cdot 10^4$ cellules/ml, supprimait tout phénomène de reproduction. En revanche, l'accroissement du niveau des ressources, au delà de cette concentration seuil de reproduction, était à l'origine d'une amélioration de la fécondité chez *M. macrocopa* qui se traduit par une augmentation du nombre de portées suivie par l'augmentation du nombre de jeunes par portées.

Les expériences réalisées ont permis également de démontrer l'influence néfaste d'un accroissement de la densité de population sur la fécondité de *M. macrocopa*. Cependant, aucun effet de groupement sur les processus de reproduction n'a été mis en évidence chez cette espèce.

Parthenogenetic reproduction of *Moina macrocopa* (Straus 1820) (Crustacea : Cladocera) : trophic conditions, population density, grouping and temperature influence

Keywords : Cladocera, lagunage, *Moina macrocopa*, reproduction.

The fecundity and development of *Moina macrocopa*, the only cladoceran living in the waste water sedimentation ponds of Marrakech, have been studied in the laboratory at seven varying algal concentrations and at five different temperatures. Population density and grouping effects were also investigated.

The conditions of food deficiency are one of the major cause of the reduced fecundity in *Moina macrocopa*. We showed, that an insufficient food supply corresponding to an algae concentration lower than $3.125 \cdot 10^4$ cells/ml, would suppress (remove) any reproductive phenomenon. In contrast, the increase of resource level beyond this reproductive concentration threshold, allowed fecundity of *Moina macrocopa* to improve which appears as an increase in the brood number (frequency) rather than an increase of the brood size.

The experiments also allowed us to show the harmful effect of an increase of population density on the fecundity of *M. macrocopa*. However, no grouping effect on reproductive processes has been observed in this species.

1. Introduction

Dans les bassins expérimentaux de lagunage de Marrakech, un seul Cladocère *Moina macrocopa* (Straus 1820) a été rencontré. Dans ces travaux, l'accent est mis sur deux faits marquants :

- la disparition subite de cette espèce un mois et demi seulement après son apparition,

- l'absence d'une espèce de Daphnidae (*Daphnia magna*), dominant le plus souvent les populations de Cladocères dans d'autres bassins d'épuration (Loedolf 1965, Angeli 1979, Pizay-Parenty 1985), et qui pourtant est présente dans différents milieux aquatiques proches de la zone d'épandage des eaux usées de Marrakech (Tifnouti et al. 1984).

Dans leur analyse, les auteurs (Loedolf 1965, de Dinges 1973, Angeli 1979) attribuent ces phénomènes à la qualité des eaux. Ils évoquent également l'existen-

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, Département de Biologie. Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad. B.P. S 15. 40000 Marrakech, Maroc.

2. Laboratoire de Géologie Appliquée, B123, Université Paris 6, Place Jussieu, F - 75252 Paris Cedex, France.

ce possible d'une compétition interspécifique entre *Moina* et *Daphnia*, qui dépendrait d'une stratégie démographique spécifique et du niveau des ressources.

Les différents travaux réalisés sur les Moïnidae ont trait à l'influence des conditions environnementales, principalement la température, sur la reproduction parthénogénétique (Murugan 1975, Magadza 1977, Vijverberg 1980, Hanazato & Yasuno 1984, 1985, Mangalo & Akbar 1986, Gordo & Canavate 1989, Lazim & Faisal 1989, Bonou et al. 1991, Gordo et al. 1994).

Cette étude représente donc un maillon supplémentaire, et devrait contribuer à la compréhension des effets du niveau des ressources, des conditions thermiques, de la densité de population et du groupement sur la dynamique de population de cette espèce.

2. Matériel et méthodes

- Souche de *Moina macrocopa*

La souche utilisée dans ce travail est issue de l'éclosion d'une seule éphippie récoltée le 19 janvier 1989 dans les sédiments du deuxième bassin de lagunage de Marrakech (Benider 1991). Cette souche s'est reproduite ensuite de manière parthénogénétique pendant toute la durée des expériences (environ 20 mois) sans montrer aucun signe de dégénérescence. Dans le but d'éliminer l'effet éventuel de l'âge des parents sur la croissance et la reproduction des descendants (à l'image de certaines espèces de Rotifères, cf. Pourriot & Rougier 1976), les femelles utilisées dans toutes les expériences correspondent à la première génération.

- Cultures d'algues

Comme nourriture pour les élevages (Tableau 1), nous avons utilisé des cultures de *Chlorella sorokiniana*, microalgue appartenant à l'ordre des Chlorococcales et signalée à maintes reprises dans les bassins de lagunage de Marrakech (Chifâa 1987).

Les cellules de *C. sorokiniana* ont un diamètre moyen de 3 µm et un biovolume de 14 µm³. Le poids frais par cellule est estimé à 14.10⁻⁶ µg.

- Milieu d'élevage

Nous avons utilisé pour nos élevages une eau de source, dénommée Sidi Ali, diluée par moitié avec de l'eau bidistillée (Benider 1991). La teneur totale en ions minéraux est de l'ordre de 100 mg/l, avec une dominance de bicarbonates et une faible dureté.

- Protocole expérimental

Les méthodes appliquées pour déterminer la durée des stades de développement s'inspirent des travaux de Gras & St-Jean (1978b, 1981a).

Les femelles sont entretenues séparément dans des cristallisoirs en verre (diamètre : 3,8 cm, hauteur : 2,5 cm) contenant 15 ml du milieu d'élevage et 1 ml d'une suspension de *Chlorelles* (10⁷ cellules/ml); la concentration en algues du milieu d'élevage est alors de 6,25.10⁵ cellules/ml. Les cristallisoirs sont recouverts à l'aide d'un verre de montre et placés dans un bain thermostaté à 25°C et à l'obscurité.

L'effet de la densité de population et du groupement a été étudié en effectuant 3 séries d'expériences :

- lot «témoin» (T) : 1 femelle/16 ml
- lot «densité» (D) : 1 femelle/5,34 ml
- lot «groupement» (G) : 3 femelles/48 ml

Pour étudier l'influence des conditions trophiques sur la reproduction des *Moina*, 15 à 36 nouveaux-nés sont placés dans les conditions d'élevage précitées, avec des concentrations en algues du milieu d'élevage comprises entre 6,25 et 6,25.10⁵ cellules/ml (Tableau 1) (Benider 1991). Pour déterminer l'effet de la température sur le développement et la fécondité des *Moina*, les expériences sont effectuées dans des bains thermostatés, de 10 à 35°C, avec une concentration en algues du milieu d'élevage de 6,25.10⁵ cellules/ml. Les observations sont espacées de 4 heures.

Les *Moina* sont acclimatées aux conditions à tester. Afin d'étudier l'impact du niveau des ressources sur la durée du développement embryonnaire (De) et juvénile (Dp), ainsi que sur le temps de génération (Tg), nous avons réalisé une série d'expériences à 25°C avec un nombre de femelles compris entre 14 et 29 femelles correspondant toutes à la génération F1. Pour chaque concentration en algues du milieu d'élevage, des observations ponctuelles ont été effectuées à des intervalles de temps de 4 heures; ces mesures rapprochées permettent d'avoir une meilleure précision que celles obtenues avec des observations réalisées toutes les 24 heures.

- Expression des résultats et traitements des données

Pour chaque expérience, différents paramètres sont déterminés :

- la durée de développement embryonnaire (De), temps séparant la ponte des oeufs de leur éclosion ;
- la durée du développement post-embryonnaire (Dp) ou juvénile, intervalle entre la naissance et la première ponte ;
- le nombre de femelles ovigères ;
- le nombre de jeunes par femelle ovigère ;
- le nombre moyen de portées par femelle ;
- le nombre moyen d'oeufs par portée ;
- le taux de mortalité.

Tableau 1. Concentrations en algues expérimentées.

Table 1. Tested algal concentrations.

Concentration de la culture d'algues (cellules/ml)	Concentration en algues du milieu d'élevage (cellules/ml)	Abréviation
10 ²	6,25	C0
10 ⁴	625	C2
10 ⁵	6250	C3
2,5 . 10 ⁵	15625	C3 _(2,5)
5 . 10 ⁵	31250	C3 ₍₅₎
10 ⁶	62500	C4
10 ⁷	625000	C5

3. Résultats

3.1. Influence des conditions trophiques

Aux faibles concentrations en algues du milieu d'élevage (inférieures à la concentration C3 (5)) aucune reproduction n'est observée. Les résultats présentés concernent donc les données obtenues avec des apports alimentaires correspondant aux concentrations C3 (5), C4 et C5.

3.1.1. Effet des conditions nutritionnelles sur le développement de *M. macrocopa*

La durée du développement embryonnaire augmente avec la diminution de la concentration en algues du milieu d'élevage; les valeurs enregistrées varient entre 26 et 44 heures (Tableau 2). Ces résultats semblent confirmer l'existence d'une relation entre la femelle parentale et les embryons qu'elle porte. Goulden (1968) signale la présence, chez les Moinidae, d'une sorte de placenta (appelé «Nährboden» par Weismann 1877, in Goulden 1968) par l'intermédiaire duquel la femelle

fournit à l'embryon une partie des éléments nutritifs nécessaires à son développement.

Comparée à d'autres espèces de Moinidae, *M. macrocopa* a, dans des conditions trophiques suffisantes et pour une même température (25°C), une durée de développement embryonnaire voisine de celles signalées chez *Moina micrura* (33 heures : Gras & St-Jean 1976; 30 heures : Hanazato & Yasuno 1985), *Moina brachiata* (28 heures : Hart 1985), *Moina dubia* (18 heures : Magadza 1977) et *Moina micrura* (27 heures : Bonou et al. 1991).

Au terme du développement des embryons, les jeunes éclosent et croissent ensuite pour atteindre la maturité sexuelle. Les résultats obtenus montrent un accroissement considérable de la durée du développement juvénile lorsque la concentration en algues du milieu d'élevage diminue de C4 à C3(5) (Tableau 2). Cet effet est par ailleurs plus prononcé que celui observé sur *De* (le rapport *Dp/De* passant du simple au double entre C4 et C3(5)). Aux concentrations plus élevées (C4

Tableau 2. Durée du développement embryonnaire (*De*), post-embryonnaire (*Dp*), et temps minimum de génération (*Tg*) en fonction de la concentration des algues du milieu d'élevage (température = 25°C). Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de femelles utilisées.Table 2. Embryonic (*De*), post embryonic (*Dp*) and minimal generation time (*Tg*) as a function of algae concentration in culture medium (temperature = 25°C). The number of tested females is indicated in brackets.

Concentrations en algues (cellules/ml)	<i>De</i> (heures)	<i>Dp</i> (heures)	<i>Tg</i> (heures)	<i>Dp/De</i>
3,125 . 10 ⁴ = C3 ₍₅₎	44 ± 16 (29)	138 ± 54 (29)	182 ± 54 (29)	3,1
6,25 . 10 ⁴ = C4	31 ± 6 (16)	49 ± 6 (16)	81 ± 7 (16)	1,6
6,25 . 10 ⁵ = C5	26 ± 5 (14)	45 ± 2 (14)	71 ± 5 (14)	1,7

et C5), les différences notées ne sont plus significatives; les valeurs de Dp obtenues (45 et 49 heures) sont du même ordre de grandeur que celles signalées chez *Moina micrura* (40 heures à 25°C : Gras & St-Jean 1976; 42 heures à 25°C : Hanazato & Yasuno 1985).

L'évolution du temps de génération (Tg), intervalle de temps minimum séparant deux générations successives, pour les 3 concentrations en algues considérées est identique à celle des deux paramètres précédents (Tg étant égal à De+Dp). Ce temps varie de 182 à 71 heures. Cette dernière valeur est toutefois proche des données de la littérature : 72 heures à 25°C chez *Moina micrura* (Hanazato & Yasuno 1985).

L'évolution de 1/De, 1/Dp et 1/Tg, pour les 3 concentrations en algues est similaire. On observe une augmentation rapide de ces paramètres entre les concentrations C3(5) et C5, reflétant le passage des conditions nutritionnelles limites (C3(5)) à un niveau trophique suffisant (C5).

3.1.2. Evolution de la fécondité de *M. macrocopa* avec la concentration en algues

L'évolution globale des paramètres relatifs à la fécondité (Nombre total moyen de jeunes par femelle, nombre moyen de portées par femelle et nombre moyen de jeunes par portée) en fonction des 3 concentrations en algues considérées (Fig. 1) nous a permis, consécutivement à l'amélioration du niveau trophique, de mettre en évidence les caractéristiques suivantes :

- augmentation particulièrement nette du nombre total moyen de jeunes par femelle; les valeurs moyennes obtenues sont respectivement de 3 ± 2 (à C3(5)), 17 ± 6 (à C4) et 68 ± 23 (à C5) jeunes/femelle (Fig. 1A) ;

- accroissement du nombre moyen de portées par femelle; les résultats enregistrés s'échelonnent entre $1,7 \pm 1,1$ (à C3(5)) et $5,5 \pm 1,5$ (à C5) portées/femelle (Fig. 1B). Il faut signaler cependant que la différence observée, entre les niveaux trophiques C4 et C5, n'est pas significative ;

- augmentation du nombre moyen de jeunes par portée qui varie entre $1,6 \pm 0,9$ (C3(5)) et $12,2 \pm 1,4$ (C5) jeunes/portée (Fig. 1C). Les différences observées sont toutes significatives au seuil de probabilité de 5 %.

Pour ces 3 paramètres de fécondité, des variations individuelles peuvent être observées.

A partir de ces données globales, nous avons représenté les variations du nombre moyen de jeunes en fonction du nombre moyen de portées (Fig. 2). L'analyse de cette figure indique qu'aux concentrations C3(5) et C4 la 1ère portée est la plus productive; les valeurs

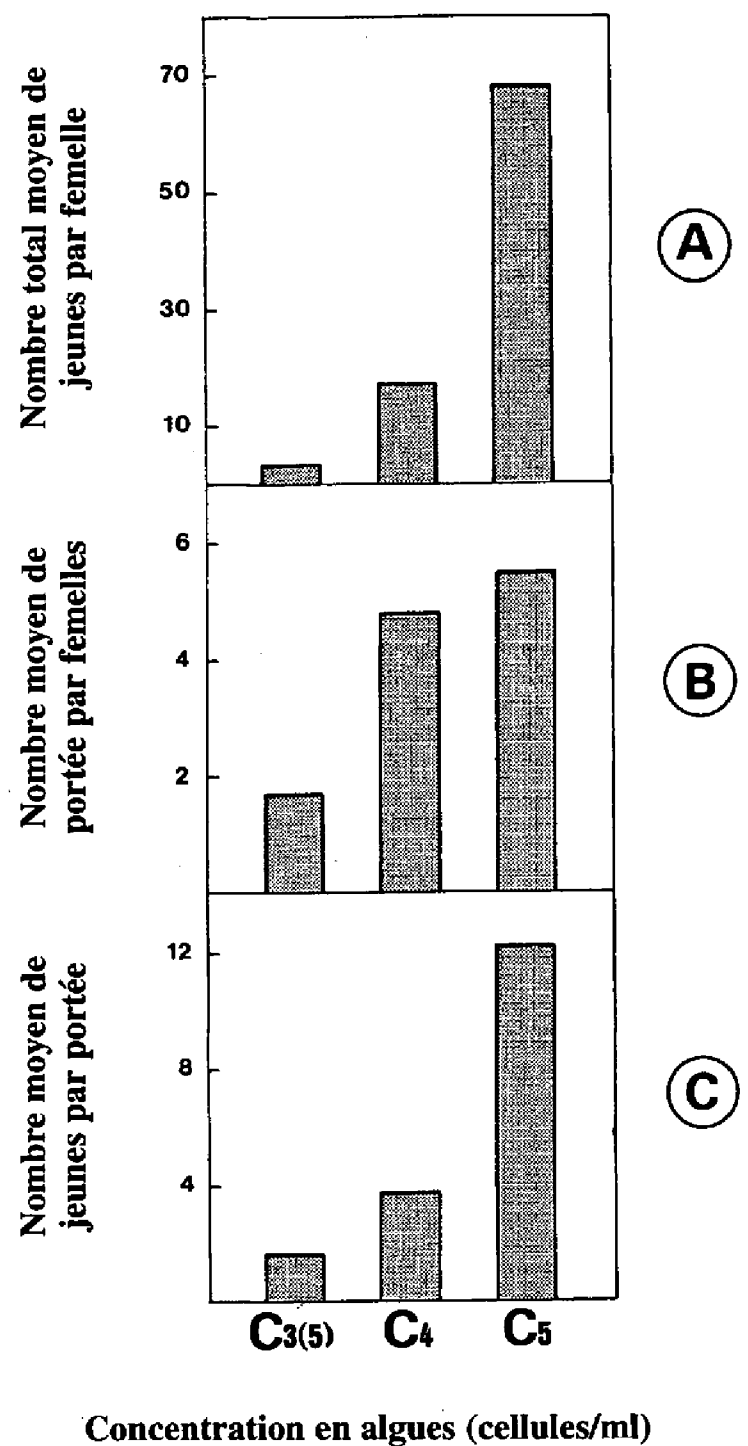


Fig. 1. Nombre total moyen de jeunes par femelle (A), nombre moyen de portées par femelle (B) et nombre moyen de jeunes par portée (C) chez *M. macrocopa*, à 3 concentrations en algues (température : 25°C. C3(5) à C5 : Tableau 1.

Fig. 1. Total reproductive output (A), brood number per female (B) and the average brood size (C) in *Moina macrocopa*, at 3 algae concentrations (temperature : 25°C). C3(5) in C5 : Table 1.

calculées étant respectivement de 1,7 et 5,5 jeunes. Par la suite, la taille des portées diminue pour atteindre des valeurs très faibles de l'ordre de 0,1 à 0,4 jeune.

L'ensemble de ces résultats démontre de manière explicite l'influence des conditions trophiques sur la fécondité chez *M. macrocopa*. Les différents paramètres

mesurés atteignent des valeurs optimales pour des concentrations en algues relativement élevées ($= 6,25 \cdot 10^5$ cell./ml). Ces observations rejoignent certaines données recueillies «in situ» par Tifnouti et al. (1989) avec une augmentation du nombre de jeunes par portée (de 6 à 21) consécutive à un accroissement du niveau des ressources (de $7,5 \cdot 10^4$ à 10^6 cell./ml). Par ailleurs, Hanazato & Yasuno (1984) rapportent une fécondité de 116 jeunes par femelle chez *M. macrocopa* nourrie de *Chlorella* sp. à la concentration de 10^6 cell./ml et maintenue à une température de 23°C et sous une photopériode LD=16 : 8. Dans les mêmes conditions, ces auteurs obtiennent une production maximale de 35 jeunes à la 3^{ème} portée. Pour deux types d'algues (*Chlorella* et *Microcystis*), ces auteurs ont montré l'importance de la qualité de la nourriture sur la fécondité de *M. macrocopa*. D'une manière générale, l'existence d'un lien étroit entre la fécondité et le niveau des ressources disponibles fait que la taille des portées pourrait servir d'indicateur des conditions trophiques du milieu. Parallèlement, notre étude sur la fécondité met en évidence l'existence d'une concentration seuil de reproduction. Celle-ci correspond à un apport de $3,125 \cdot 10^4$ cell./ml de milieu d'élevage (=C3(5)) ou encore de 0,13 mg de poids sec/litre (une cellule de chlorelle à un poids frais moyen d'environ $14 \cdot 10^{-6}$ μg et le poids sec représente environ 30 % du

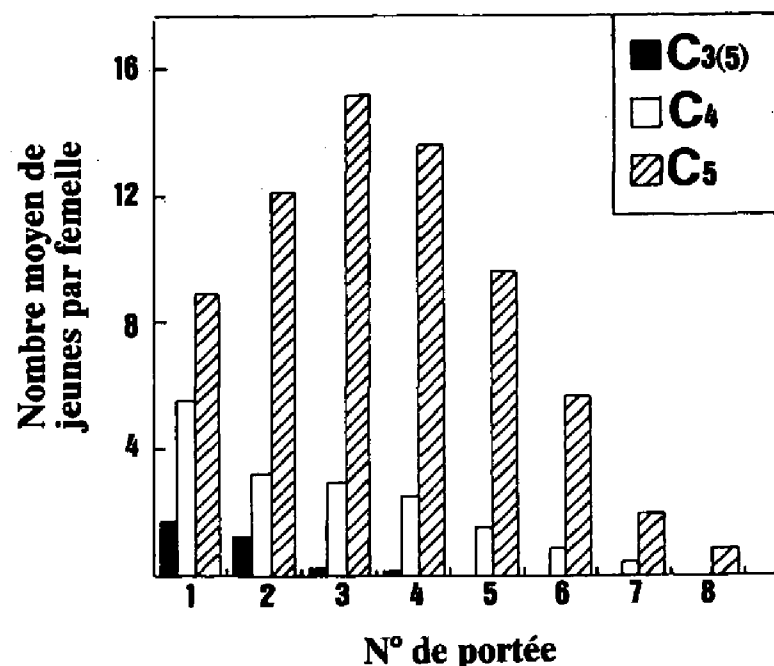


Fig. 2. Nombre moyen de jeunes par femelle en fonction de l'ordre des portées, à 3 concentrations en algues (température : 25°C . C₃₍₅₎ à C₅ : Tableau 1.

Fig. 2. Mean number of the brood size according to the order at algal concentrations (temperature : 25°C). C₃₍₅₎ in C₅ : Table 1.

poids frais). Chez *Moina micrura* (Duncan 1989), la concentration seuil varie entre 0,06 et 0,2 mg de poids sec/litre selon la température utilisée pour son élevage.

3.2. Influence de la densité de population et du groupement

Les résultats sont assez similaires (Fig. 3). On observe dans un premier temps une augmentation de la production journalière de jeunes, avec un maximum de 10 à 12 jeunes/femelle au 5^{ème} ou 6^{ème} jour. Par la suite, la fécondité journalière diminue progressivement avec l'âge de la mère.

L'absence d'un effet de la densité de population sur ce dernier paramètre montre donc que la diminution de la fécondité totale par femelle observée à la densité de population de 1 femelle/5,34 ml est une conséquence de la réduction du nombre moyen de portées par femelle. Ces observations se recourent avec celles de *Moina micrura* dont les densités de population très élevées (> 1700 ind/l) entraînent un arrêt total de la reproduction des individus alors que le niveau des ressources est encore suffisant (Jana & Pal 1985b).

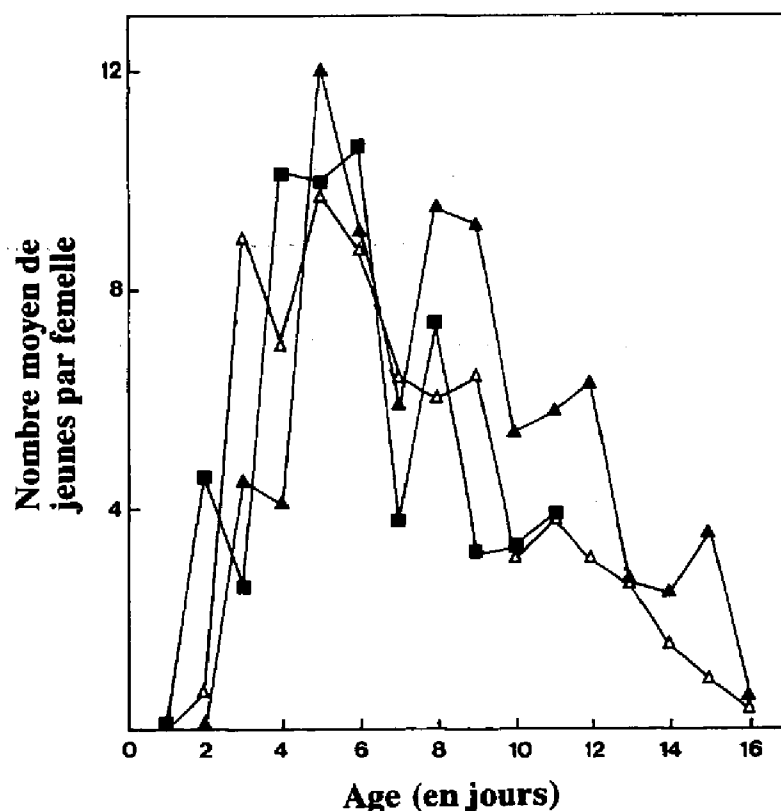


Fig. 3. Evolution de la fécondité avec l'âge de la mère, en fonction de la densité de population (D = ■) et du groupement (G = △) par rapport à un témoin (T = ▲).

Fig. 3. Changes in fecundity with the age of carrier females according to population density (D = ■) and grouping (G = △) effect compared to a control (T = ▲).

3.3. Influence de la température

3.3.1. Action de la température sur le développement de *M. macrocopa*

Les résultats obtenus montrent que la durée de développement embryonnaire (De) est d'autant plus longue que la température d'élevage est faible (Tableau 3).

La durée de développement post-embryonnaire (Dp) est également sous la dépendance du facteur thermique. La réduction de la durée de développement post-embryonnaire, engendrée par des températures d'élevage élevées, correspond à la diminution du nombre de stades juvéniles et de leur durée. D'autre part, les variations du temps de génération (Tg) avec la température vont dans le même sens que celles de De et Dp aux températures utilisées (15 à 30°C).

Des résultats évoluant dans le même sens ont été décrits par Gras & St-Jean (1978b) sur *Moina micrura*. Ils soulignent que la température est le principal facteur agissant sur la durée de développement embryonnaire et post-embryonnaire. Ils montrent que les variations de la durée de développement juvénile met en jeu deux mécanismes, la modification du nombre moyen de stades et celle de leur durée. Des travaux antérieurs (Brown 1929), soulignaient déjà l'influence de la température sur le temps de génération.

Chez d'autres espèces du genre *Moina*, les différentes études réalisées montrent que les temps de développement (De, Dp et Tg) sont similaires à ceux de *M. macrocopa*, et indiquent également un développement embryonnaire et juvénile plus rapide aux températures voisines de 25 et 30°C (Tableau 4). Les variations interspécifiques observées pourraient cependant être liées à des différences génétiques, aux conditions d'élevage (nature du milieu, qualité et quantité de nourriture, photopériode, etc...), ou encore à la méthode d'étude utilisée (fréquence des observations notamment).

La courbe représentant l'évolution du taux de développement embryonnaire (1/De) a une allure sigmoïde; la pente est plus forte entre 18 et 25°C qu'entre 15 et 18°C d'une part et 25 et 30°C d'autre part. Chez *M. macrocopa*, la zone optimale du développement embryonnaire se situerait donc approximativement entre 20 et 25°C (Fig. 4).

Dans le cas du taux de développement juvénile (1/Dp), on observe une rupture de pente à 18°C; celle-ci revient à sa valeur initiale à partir de 20°C (Fig. 4).

Les variations de 1/Tg correspondent à une fonction sensiblement linéaire, dans l'intervalle de température testé (15 à 30°C) (Fig. 4).

Tableau 3. Durée du développement embryonnaire (De), post-embryonnaire (Dp), et temps minimum de génération (Tg) en fonction de la température (concentration en algues = $6.25 \cdot 10^5$ cellules/ml). Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de femelles utilisées.

Table 3. Embryonic, post embryonic and minimal generation time (Tg) as a function of temperature (algae concentration = $6.25 \cdot 10^5$ cells/ml).

Température (°C)	De (heure)	Dp (heure)	Tg (heure)	Dp/De
15	129 ± 10 (14)	183 ± 12 (14)	312 ± 7 (14)	1,4
18	79 ± 11 (14)	120 ± 0 (14)	199 ± 11 (14)	1,5
20	46 ± 4 (16)	65 ± 8 (16)	122 ± 7 (16)	1,4
25	26 ± 5 (14)	45 ± 2 (14)	71 ± 5 (14)	1,7
30	25 ± 4 (13)	32 ± 4 (13)	57 ± 1 (13)	1,3

Tableau 4. Durée du développement embryonnaire (De), post-embryonnaire (Dp), et temps minimum de génération (Tg) de trois espèces de Moinidae. (1) : Brown (1929) - (2) : présent travail - (3) : Hanazato & Yasuno (1985) - (4) : Murugan (1975) - (5) : Gras & Saint-Jean (1978b) - (6) : Hart (1985) - (7) : Gauthier (1954) - (8) : Bonou et al (1991).

Table 4. Embryonic and post embryonic development lengths (De), and minimal generation time (Tg) of 3 Moinidae species.

Température (°C)	De (heures)				Dp (heures)				Tg (heures)				Réf.
	15	20	25	30	15	20	25	30	15	20	25	30	
<i>M. macrocopa</i>	129	46	26	25	183	65	45	32	312	112	71	57	(1)
										114	67	49	(2)
<i>M. micrura</i>	120	66	30	24	144	54	42	24	264	120	72	48	(3)
		56	30	24	108	54	26	26		110	56	50	(4)
		62	33	23			38	22			71	45	(5)
			29*	20			33*	19			62*	39	(6)
												48	(7)
<i>M. brachiata</i>		72	28	23	111	72				144			(4)
			28	21									(8)

Par ailleurs, les observations effectuées chez *M. macrocopa* montrent que le rapport Dp/De est indépendant de la température. Cette caractéristique n'est pas propre à *M. macrocopa* ; Gras & St-Jean (1978b) signalent également un rapport constant de l'ordre de 1,23 entre 25 et 30°C chez *Moina micrura*. De même, Kryuchkova (1973 in Gras & St-Jean (1978b) indique une valeur égale à 1,5 chez *Moina brachiata*, dans l'intervalle 22-23°C.

Ces quelques données concernant les *Moina* suggèrent que la rapidité du développement est une caractéristique du genre, voire de la famille des Moinidae. Cette évolution témoigne de l'adaptation de *M. macrocopa* aux températures élevées. En effet, *M. macrocopa* a pu être observée dans les bassins de lagunage de Marrakech à des températures variant de 18 à 26°C (Tifnouti et al. 1989). Le taux de développement post-embryonnaire, n'est très apparent qu'entre 15 et 20°C.

3.3.2. Variations de la fécondité de *M. macrocopa* avec la température

L'évolution de la fécondité journalière en fonction de l'âge de la mère, pour les différentes températures étudiées montre l'existence d'une rythmicité apparente au niveau de la production journalière de jeunes, plus particulièrement aux températures de 15, 18 et 20°C. Lorsque la température d'élevage est plus élevée (25 et 30°C), cette rythmicité est beaucoup moins marquée 25°C), voire même absente (30°C).

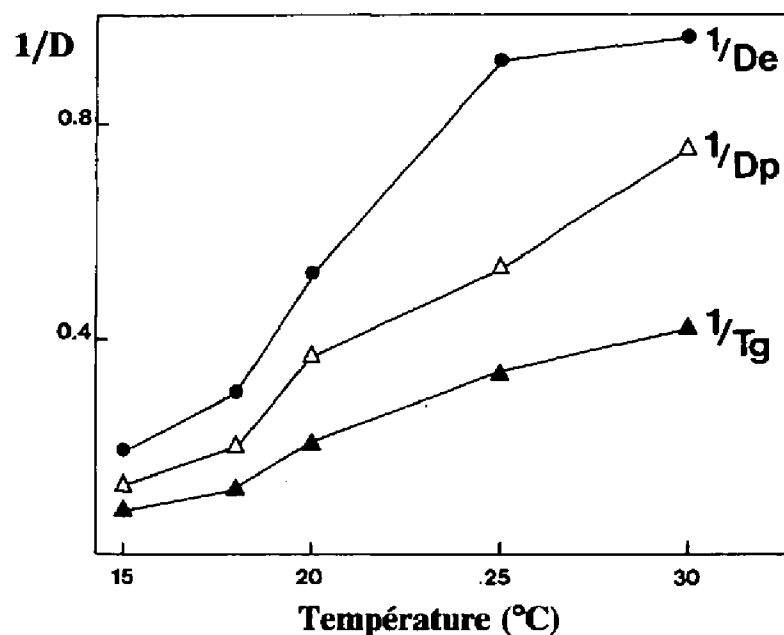


Fig. 4. Variation de 1/De, 1/Dp et 1/Tg en fonction de la température (concentration en algues : $6,25 \cdot 10^5$ cellules/ml).

Fig. 4. Variation of 1/De, 1/Dp and 1/Tg with the temperature (algal concentration : $6,25 \cdot 10^5$ cells/ml).

Par ailleurs, on constate un décalage dans le temps des maxima de fécondité journalière avec la diminution de la température (Fig. 5). Les observations effectuées mettent également en évidence une fécondité maximale journalière supérieure aux températures élevées; le maximum enregistré à 15°C étant de 4 jeunes

seulement au 13^{ème} jour alors que celui-ci atteint à 30°C la valeur de 15 jeunes au 4^{ème} jour.

Pour compléter l'étude de la reproduction de *M. macrocopa* en relation avec la température, un suivi des paramètres liés à la fécondité a été réalisé (Fig. 6).

Les variations du nombre total moyen de jeunes par femelle, du nombre moyen de portées par femelle ainsi que du nombre moyen de jeunes par portée, mettent en évidence un accroissement particulièrement important de ces paramètres dans l'intervalle de température 15-20°C. Au delà, les différences observées ne sont pas significatives. Entre 20 et 30°C, le plafonnement à 70 du nombre total moyen de jeunes par femelle est à relier à la stabilité du nombre moyen de jeunes par portée (12 à 12,7) qui s'accroît rapidement entre 15 et 20°C. En revanche, le nombre de portées par femelle augmente sensiblement de 15 à 18°C mais bien plus lentement au delà.

La constance des 3 paramètres de fécondité, dans l'intervalle de température 20-30°C, n'est en fait qu'apparente. En effet, si l'on exprime les résultats en

valeur relative, en tenant compte de la durée de vie reproductive à chaque température (10,5 jours à 20°C, 7,6 jours à 25°C et 6,1 jours à 30°C), on constate en réalité que le nombre total moyen de jeunes par femelle, le nombre moyen de portées par femelle ainsi que le nombre de jeunes par portée, augmente sensiblement entre 20 et 30°C. Cette augmentation est néanmoins compensée par la réduction de la période de maturité.

De même, nous avons constaté qu'à 15°C, le maximum de jeunes est produit à la 1^{ère} portée, alors qu'entre 18 et 20°C, ce maximum apparaît à la seconde. Enfin, pour des températures d'élevage comprises entre 25 et 30°C, la troisième portée correspond à la productivité maximale. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus chez d'autres espèces de *Moina*. L'augmentation de la température entraîne chez *Moina micrura* (Murugan 1975, Shehab & Khalaf 1980) et *Moina salina* (Gordo & Canavate 1989) une amélioration des processus de reproduction; les paramètres qui décrivent la fécondité atteignent en effet des valeurs optimales pour des températures relativement élevées (Tableau 5).

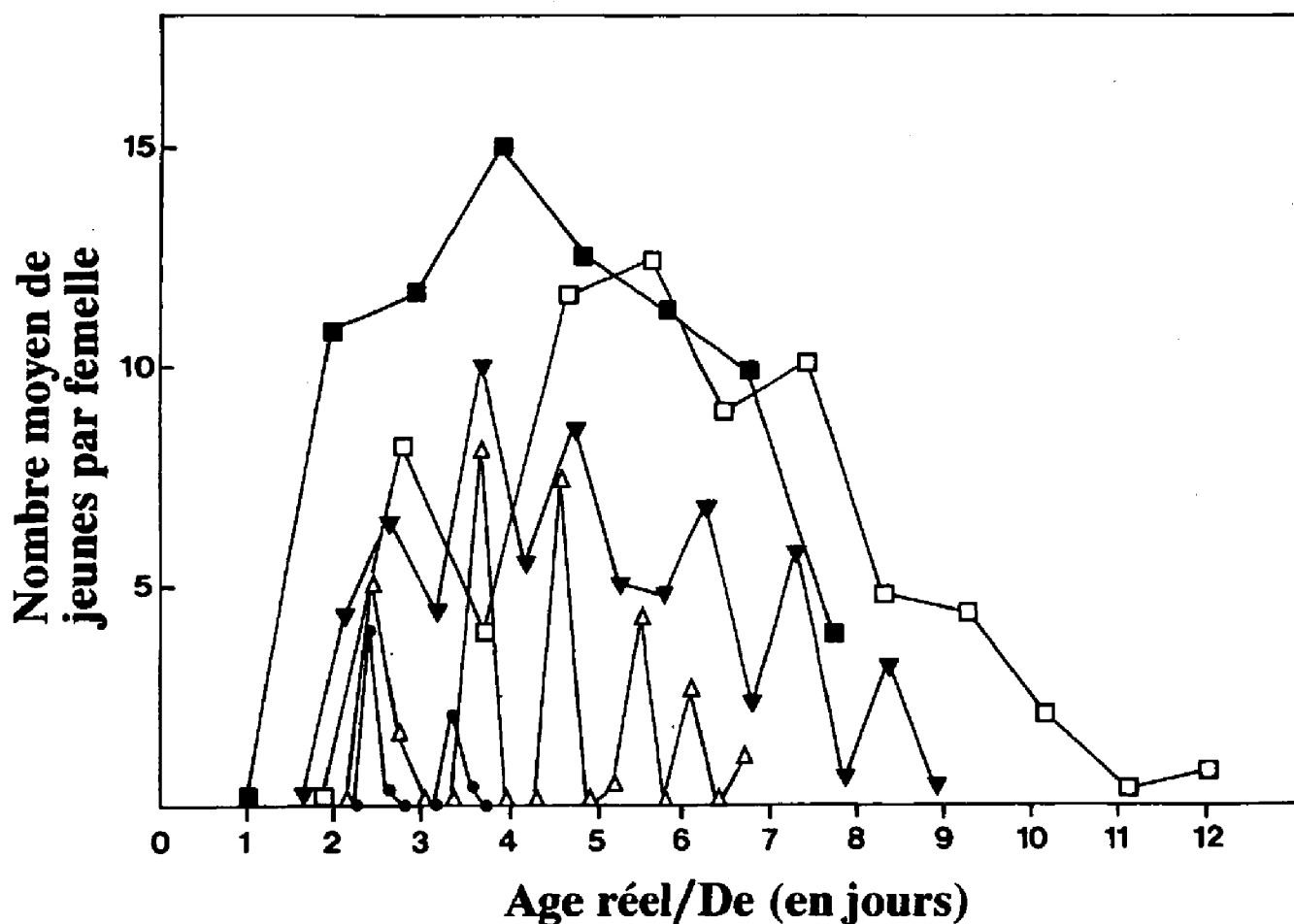


Figure 5. Courbes de fécondité en fonction de l'âge de la mère, à différentes températures (concentrations en algues : $6,25 \cdot 10^5$ cellules/ml). 15°C (●) ; 18°C (△) ; 20°C (▼) ; 25°C (□) ; 30°C (■).

Fig. 5. Fecundity curves according to the female age (algal concentration : $6,25 \cdot 10^5$ cells/ml).

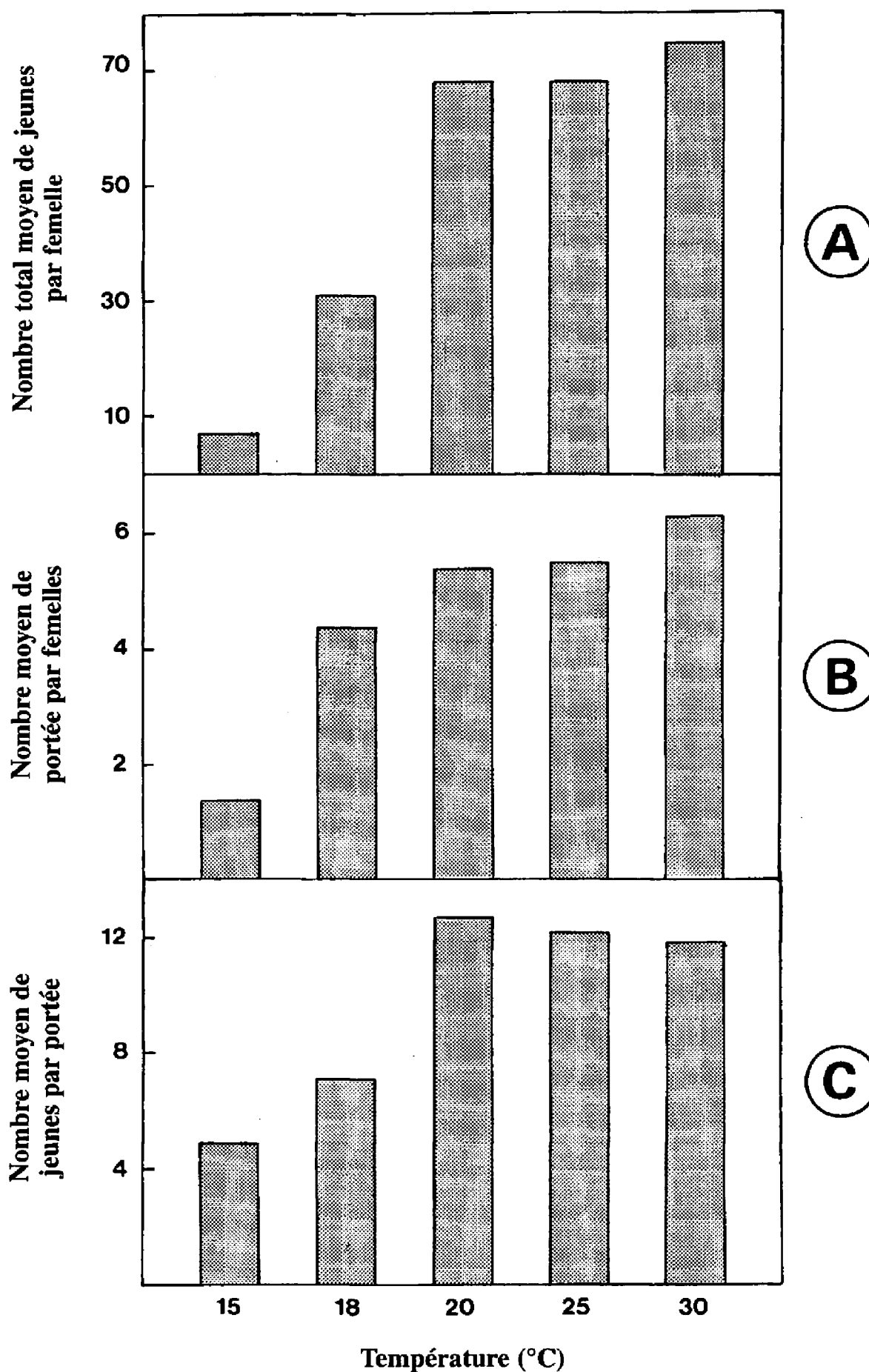


Fig.6. Nombre total moyen de jeunes par femelle (A), nombre moyen de portées par femelle (B) et nombre moyen de jeunes par portée (C) chez *M. macrocopa*, à 5 températures (concentrations en algues : $6,25 \cdot 10^5$ cell./ml).

Fig. 6. Total reproductive out put (A), brood number per female (B) and the average brood size (C) in *Moina macrocopa*, at 5 temperatures (algal concentration : $6,25 \cdot 10^5$ cells/ml).

4. Discussion et conclusion

Les conditions de carence alimentaire sont une des principales causes de la réduction de la fécondité de *M. macrocopa*. Nous avons montré en effet qu'un apport insuffisant de nourriture (concentration en algues inférieure à $3,125 \cdot 10^4$ cell./ml) supprimait tout phénomène de reproduction. Les mêmes constatations ont été faites par Lynch (1989) et Rothaupt (1990).

- Au delà de cette notion de «niveau trophique seuil», l'utilisation de l'énergie fournie par la nourriture ingérée diffère selon l'importance des ressources du milieu et selon les espèces étudiées. En situation d'insuffisance alimentaire, cette énergie est investie exclusivement dans la survie des animaux (Lynch 1980); c'est le cas notamment de *Moina macrocopa*. En revanche, lorsqu'on dépasse le «niveau trophique seuil», la répartition de l'énergie entre la croissance et la reproduction dépend des espèces, observation faite par plusieurs auteurs (Snell & King 1977, Lynch 1980, 1989, Threlkeld 1987, Duncan 1989). Ce type de stratégie conduit à une diminution de la longévité de ces espèces.

Chez *Moina macrocopa*, nous avons montré expérimentalement que l'augmentation de la densité de population entraînait une diminution de la fécondité des femelles, leur croissance corporelle n'étant pas affectée. Cet effet sur la fécondité, en raison des conditions expérimentales retenues, semble redevable uniquement de la réduction de l'espace de vie. Il est bien évi-

dent qu'en milieu naturel, où les phénomènes de compétition nutritionnelle se superposent très souvent à la compétition spatiale, l'influence de la densité de population s'exerce à la fois sur les processus de croissance et de reproduction. Dans le présent travail, nous avons mis en évidence, par ailleurs, l'absence d'un effet du groupement sur la reproduction de *Moina macrocopa*.

Peu de travaux ont été jusqu'à présent consacrés à ces problèmes et les études réalisées, aussi bien chez les Cladocères (Jana & Pal 1985a et b) que chez les Rotifères (Gilbert 1963, Clement & Pourriot 1975, Pourriot & Rougier 1977, Pourriot & Clement 1981), soulignent la complexité de ces phénomènes et la difficulté d'interprétation des résultats obtenus.

L'influence de la température sur l'évolution des caractéristiques démographiques de *Moina macrocopa* permet de dégager les points suivants :

- les températures extrêmes létales correspondent à 10 et 35°C. Ces limites diffèrent très nettement d'une espèce à l'autre et reflètent l'aptitude de chacune d'entre elles à se développer dans des milieux divers. Il est probable que l'adaptation aux températures élevées s'accompagne également d'une augmentation du «seuil inférieur réel de développement». La valeur de ce seuil est cependant difficile à estimer, en raison notamment du fait qu'il s'accompagne, dans les conditions artificielles, de fortes mortalités. Par ailleurs ce seuil correspond en général à l'apparition de la reproduction sexuée chez les Cladocères (Gras & St-Jean 1976). Sa

Tableau 5. Fécondité et longévité de quelques espèces de Moinidae. (1) : Hanazato & Yasuno 1984 - (2) : présent travail - (3) : Shehab & Khalef 1980 - (4) : Murugan 1975 - (5) : Lazim & Faisal 1989 - (6) : Gordo & Canavate 1989 - (7) : en gras et entre parenthèse : Gordo et al. 1994. NT J/F : Nombre total de jeunes par femelle ; N P/F : Nombre de portées par femelle ; N J/P : Nombre de jeunes par portée ; Dv : Durée de vie ; T : Température ; LD : Lumière-obscurité ; cell./ml : cellules par millilitre. S.sp. : *Chlorella* sp. ; C.s. : *Chlorella sorokiniana* ; L.g : *Isochrysis galbana* ; C.c : *Chaetoceros calcitrus*.

Table 5. Fecundity and longevity of some Moinidae species.

Espèces	NT J/F	N P/F	N J/P	Dv (j)	T (°C)	LD	Nourriture (cell./ml)	Références
<i>M. macrocopa</i>	116	5		11	23	16:8	C.sp 1. 10^6	(1)
	7	1,4	5	15	15	0:24	C.sp 1. 10^5	(2)
	68	5,5	12	13	20	0:24	C.sp 1. 10^5	(2)
	68	5,5	12	9,5	25	0:24	C.sp 1. 10^5	(2)
	75	6,3	12	7,5	30	0:24	C.sp 1. 10^5	(2)
<i>M. micrura</i>	37			20	20		phytoplankton	(3)
	61		5,5	13	28-30		phytoplankton	(4)
<i>M. brachiata</i>	83		10,4	25	20		phytoplankton	(5)
<i>M. salina</i>	(0,9)	1,3-(2,3)	0,3-(0,43)	(27,15)	15		I.g et C.c (1-1,5. 10^5)	(6) et (7)
	(11,25)	2,3-(2,65)	3,9-(4,74)	(22,75)	20		I.g et C.c (1-1,5. 10^5)	(6) et (7)
	(24,1)	2,9-(4,05)	5,5-(5,85)	(15,45)	25		I.g et C.c (1-1,5. 10^5)	(6) et (7)
	(26,6)	4,2-(5,45)	4,2-(5,15)	(10,9)	30		I.g et C.c (1-1,5. 10^5)	(6) et (7)

signification est donc discutable. Vijverberg (1980) situe sa valeur vers 2,5°C pour *Daphnia hyalina*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Bosmina coregoni* et *Chydorus sphaericus*, Hall (1964) vers 4°C chez *Daphnia galeata mendotae*, Herzig (1984) vers 4,5°C chez *Diaphanosoma brachyurum*, mais elle est plus élevée, selon Vijverberg (1980), chez *Ceriodaphnia pulchella* et *Leptodora kindtii* (> 10°C).

- les durées de développement embryonnaire, post-embryonnaire ainsi que le temps minimum de génération sont d'autant plus courts que la température du milieu est élevée. Ce type de réponse semble être généralisable à l'ensemble des Cladocères (Botrell 1975a et b, Munro & White 1975, Gras & St-Jean 1976, 1978b, de Bernardi et al. 1978, Herzig 1984, Hanazato & Yasuno 1985), aux Rotifères (Pourriot & Deluzarches 1971) et aux Copépodes (Botrell 1975a, Gras & St-jean 1976). En effet, les valeurs mentionnées par ces auteurs ne diffèrent que légèrement. Ainsi, Gras & St-Jean (1976) ont observé des valeurs de 0,96 et 1,26 jours, Hart (1985) 0,88 et 1,17 jours, Bonou et al. (1991), 0,82 et 1,22 jours pour *Moina micrura*. Par ailleurs, bien que mineures, ces différences sont probablement significatives et pourraient être expliquées par plusieurs facteurs dont les conditions de nutrition des femelles dans la mesure où celles-ci fournissent à l'embryon une grande partie des substances nécessaires à son développement. La fécondité globale s'accroît de manière considérable avec la température et se stabilise à partir de 20°C. Quoique plus importante par rapport aux autres espèces du même genre, la production de jeunes chez *Moina macrocopa* est nettement inférieure à celle des Daphnies (Murugan & Sivarmakrishnan 1973).

Au terme de ce travail, nous pouvons conclure que la connaissance des caractéristiques démographiques de *Moina macrocopa* constitue un apport important dans l'objectif de l'étude de la compétition avec *Daphnia magna*. Les données de la littérature font état d'une durée de vie potentielle, 45 jours en moyenne à 20°C (Lynch 1980) et d'une fécondité globale, 832 jeunes/femelle, à 14-18°C. Chez *Daphnia magna* (Green 1953), elle est plus importante. Par comparaison à celui de *Daphnia magna* (De = 70 heures et Dp = 132 heures, à 22°C, avec des Chlorelles comme nourriture, Green 1956; De = 84 heures et Dp = 144 heures, à 18-20°C, Zaffagnini 1964) on peut supposer que la première espèce, *M. macrocopa* pourrait être plus compétitive. En réalité, les phénomènes de compétition sont beaucoup plus complexes et intègrent d'autres facteurs tels que l'âge des compétiteurs et le niveau des ressources disponibles (Smith & Cooper 1982, Till-

mann & Lampert 1984). Ainsi, d'après les observations de plusieurs auteurs (Gras & St-Jean 1976, D'Abramo 1980, Myrand & De La Noue 1982, Vijverberg & Richter 1982, Bonou et al. 1991, Tifnouti et al. 1993, Gordo et al. 1994), l'extension de la comparaison à d'autres espèces montre que *M. macrocopa*, sinon le genre *Moina*, se différencie de la plupart des autres Cladocères par un développement juvénile plus court, qui peut approcher la durée de développement embryonnaire et post-embryonnaire.

Remerciements

Les auteurs remercient Mme C. Rougier, MM. G. Lacroix et P. Testard pour la lecture du manuscrit, leurs critiques constructives et leur aide apportée dans sa réalisation.

Travail réalisé dans le cadre du projet CEE. Programme SEM n° 03/204/017. «Soutien à la recherche Scientifique au Maroc» Convention de financement n° 177/MAR.

Travaux cités

- Angeli N. 1979. — Relations entre le plancton et la qualité de l'eau. Thèse de Doctorat d'Etat Université de Lille : 280 p.
- Benider A. 1991. — Caractères démographiques de *Moina macrocopa* (Cladocera : Moinidae) en élevage au laboratoire. Influence des conditions trophiques, de la densité de population, du groupement et de la température. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Univ. Cadi Ayyad, Marrakech : 75 p.
- Bonou C.A. 1990. — Etude de la productivité planctonique dans des étangs d'aquaculture en milieu saumâtre tropical. Thèse de Doctorat, I.N.P. de Toulouse : 220 p.
- Bonou C.A., Pagano M. & Saint-Jean L. 1991. — Développement et croissance en poids de *Moina micrura* et de *Mesocyclops aginnus* dans un milieu saum, tre tropical : les étangs de pisciculture de Layo (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 24 : 287-303
- Botrell H.H. 1975a. — The relation between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia* : 18 : 63-84.
- Botrell, H. H. 1975 b. — Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the River Thames, Reading. *Oecologia*, 19 : 129-140.
- Brown L.A. 1929. — The natural history of Cladocera in relation to temperature. Distribution and the temperature limits for vital activities. *Am. Nat.*, 63 : 248-264.
- Chifâa A. 1987. — Phytoplankton des bassins de lagunage de Marrakech. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Univ. Cadi Ayyad, Marrakech : 173 p.
- Clement P. & Pourriot R. 1975. — Influences du groupement et de la densité de population sur le cycle de reproduction de *Notommata copeus* (Rotifère). *I. Arch. Zool. exp. gén.*, 116 : 375-422.
- Conklin D.E. & Provasoli L. 1977. — Nutritional requirements of the water flea *Moina macrocopa*. *Biol. Bull.*, 152 : 337-350.
- D'Abramo L.R. 1980. — Ingestion rate decrease as the stimulus for sexuality in populations of *Moina macrocopa*. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (3) : 422-429.
- de Bernardi R., Lacqua P. & Soldavini E. 1978. — Effects of temperature and food on developmental times and growth in *Daphnia obtusa* (Kurz) and *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller) (Crustacea, Cladocera). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 36 : 171-191.

- Dinges W.R. 1973. — Ecology of *Daphnia* in stabilization ponds. Texas Dep. Health Resources, Div. Wastewater Technol. Surveillance, IX : 155 p.
- Duncan A. 1989. — Food limitation and body size in the life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiologia*, 186/187 : 11-28.
- 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. *Minerva*, Alger : 248 p.
- Gilbert J.J. 1963. — Mictic female production in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *J. Exp. Zool.*, 153 (2) : 113-124.
- Gordo T. & Canavate J.P. 1989. — The development and reproduction of *Moina salina* (Crustacea : Cladocera). European Aquaculture Society. EAS Special Publication n° 10.
- Gordo T., Lubian L.M. & Canavate J.P. 1994. — Influence of temperature on growth, reproduction and longevity of *Moina salina* Day, 1888 (Cladocera, Moinidae). *J. Plankton Res.* 16 (11) : 1513-1523.
- Goulden C.E. 1968. — The systematics and evolution of the Moinidae. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, 58 (6) : 101 p.
- Gras R. & Saint-Jean L. 1976. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 233-254.
- Gras R. & Saint-Jean L. 1978a. — Taux de natalité et relation entre les paramètres d'accroissement et d'abondance dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogénèse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12 (1) : 19-63.
- Gras R. & Saint-Jean L. 1978b. — Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12 (2) : 119-136.
- Green J. 1953. — Size and reproduction in *Daphnia magna* (Crustacea : Cladocera). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 124 : 535-545.
- Green J. 1956. — Growth, size and reproduction in *Daphnia* (Crustacea : Cladocera). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 126 : 173-204.
- Hall D.J. 1964. — An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, 45 (1) : 94-112.
- Hanazato T. & Yasuno M. 1984. — Growth, reproduction and assimilation of *Moina macrocopa* fed on *Microcystis* and/or *Chlorella*. *Jap. J. Ecol.*, 34 (2) : 195-202.
- Hanazato T. & Yasuno M. 1985. — Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera. *Jap. J. Limnol.*, 46 (3) : 185-191.
- Hart R.C. 1985. — Embryonic development times of entomostracan zooplankton from lake Le Roux (Orange River, South Africa) and their possible relationships to seasonal succession. *Hydrobiologia*, 127 : 17-26.
- Herzig A. 1984. — Temperature and life cycle strategies of *Diaphanosoma brachyurum* : an experimental study on development, growth, and survival. *Arch. Hydrobiol.*, 101 (1/2) : 143-178.
- Jana B.B. & Pal G.P. 1985a. — The life history parameters of *Moina micrura* (Kurz) grown in different culturing media. *Water Res.*, 19 (7) : 863-867.
- Jana B.B. & Pal G.P. 1985b. — Effects of inoculum density on growth, reproductive potential and population size in *Moina micrura* (Kurz). *Limnologica*, 16 (2) : 315-324.
- Krebs C.J. 1978. — Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York : 687 p.
- Lazim M.N. & Faisal M.Z. 1989. — Laboratory studies on the longevity, instar duration, growth, and reproduction in *Moina rectirostris* (Leydig) (Cladocera : Moinidae). *J. Biol. Sci. Res.*, 20 (3) : 419-428.
- Loedolff C.J. 1965. — The function of Cladocera in oxydation ponds. Proc. 2d Int. Wat. Poll. Res. Conf., Tokyo : 307-325.
- Lynch M. 1980. — The evolution of Cladoceran life histories. *The Quarterly Review of Biology*, 55 : 23-42.
- Lynch M. 1989. — The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*. *Ecology*, 700 : 1246-256.
- Magadza C.H.D. 1977. — Determination of development period at various temperatures in a tropical Cladoceran, *Moina dubia* de Guerne and Richard. *Trans. Rhod. Scient. Ass.*, 58 (4) : 24-27.
- Mangalo H.H. & Akbar M.M. 1986. — Size and reproduction in natural population of *Moina affinis* (Cladocera - Crustacea) in Diyala River at Baghdad, Iraq. *J. Biol. Sci. Res.*, 17 (3) : 85-97.
- Manning J.T. & Jenkins J. 1980. — The «Balance» argument and evolution of sex. *J. theor. Biol.*, 86 : 593-601.
- Montu M. 1973a. — Crecimiento y desarrollo en algunas especies de cladocero dulceacuicolas. II. *Moina micrura* (Kurz, 1874). *Physis (B)*, 32 : 93-104.
- Montu M. 1973b. — Crecimiento y desarrollo en algunas especies de cladocero dulceacuicolas. II. *Moina reticulata* (Daday, 1905). *Physis (B)*, 32 : 207-214.
- Munro I.G. & White R.W.G. 1975. — Comparaison of the influence of temperature on the egg development and growth of *Daphnia longispina* O.G. Müller (Crustacea : Cladocera) from two habitats in Southern England. *Oecologia*, 20 : 157-165.
- Murugan N. & Sivaramakrishnan K.G. 1973. — The biology of *Simoccephalus acutirostratus* King (Cladocera : Daphnidae)-laboratory studies of life span, instar duration, egg production, growth and stages in embryonic development. *Freshwat. Biol.*, 3 : 77-83.
- Murugan N. 1975. — Egg production, development and growth in *Moina micrura* Kurz (1874) (Cladocera : Moinidae). *Freshwat. Biol.*, 5 : 245-250.
- Myrand B. & de la Noue J. 1982. — Croissance individuelle et dynamique de population de *Daphnia magna* en culture dans les eaux usées traitées. *Hydrobiologia*, 97 : 167-177.
- Pizay-Parenty M.D. 1985. — Bassins de lagunage d'Aniche-Auberchicourt (Nord) : cinétiques saisonnières et spatiales du zooplankton et des descripteurs de la qualité de l'eau. Thèse de Doctorat 3^{ème} Cycle, Université des Sciences et Techniques de Lille : 195 p.
- Pourriot R. & Clement P. 1981. — Action de facteurs externes sur la reproduction et le cycle reproducteur des rotifères. *Acta Oecologica Oecol., Gener.*, 2 (2) : 135-151.
- Pourriot R. & Deluzarches M. 1971. — Recherches sur la biologie des Rotifères. II. Influence de la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire. *Annls Limnol.*, 7 (1) : 25-52.
- Pourriot R. & Rougier C. 1976. — Influence de l'âge des parents sur la production de femelles mictiques chez *Brachionus calyciflorus* (Pallas) et *Brachionus rubens* Ehr. (Rotifères). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 283, Série D : 1497-1500.
- Pourriot R. & Rougier C. 1977. — Effets de la densité de population et du groupement sur la reproduction de *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotifère). *Annls Limnol.*, 13 (2) : 101-113.
- Ricklefs R.E. 1973. — Ecology. *Chiron Press*, Portland, 861 p.
- Shehab A.F. & Khalaf A.N. 1980. — The effect of temperature on the growth, and reproduction of *Moina micrura* Kurz (Crustacea : Cladocera). *Bull. Biol. Res. Cent.*, 12/2 : 49-73.

- Smith D.W. & Cooper S.D. 1982. — Competition among Cladocera. *Ecology*, 63(4) : 1004-1015.
- Snell T.W. & King C.E. 1977. — Lifespan and fecundity patterns in Rotifers : the cost of reproduction. *Evolution*, 31 : 882-890.
- Taylor B. E. 1985. — Effects of food limitation on growth and reproduction of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 21 : 285-296.
- Threlkeld S.T. 1987. — *Daphnia* life history strategies and resource allocation patterns. In «*Daphnia*». R.H. Peters and R. de Bernardi (Eds.). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 45 : 353-366.
- Tifnouti A. & Pourriot R. 1989. — Dynamique d'une population de *Moina micrura* (Crustacea, Cladocera) dans un bassin de lagunage à Marrakech (Maroc). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (3) : 239-250.
- Tifnouti A. 1987. — Zooplancton des bassins de lagunage de Marrakech. Structure du peuplement et dynamique des principales populations. Thèse de Doctorat 3^{ème} Cycle, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 198 p.
- Tillmann U. & Lampert W. 1984. — Competitive ability of differently sized *Daphnia* species : an experimental test. *J. Freshwat. Ecol.*, 2 (4) : 311-323.
- Van Dehn M. 1955. — Die Geschlechtsbestimmung der Daphnidien. Die Bedeutung der Fettstoffe, untersucht an *Moina rectirostris*. L. *Zool. Jahrb.*, 65 : 334-356.
- Vijverberg J. & Richter A. F. 1982. — Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* leydig and *Daphnia cucullata* in Tjeukemeer. The Neetherlands. Thèse, Rijkuniversiteit te Leiden : 95-146.
- Vijverberg J. 1976. — The effect of food quantity and quality on growth, birth-rate and longevity of *Daphnia hyalina* Leydig. *Hydrobiologia*, 51 : 99-108.
- Vijverberg J. 1980. — Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshwater Biol.*, 10 (4) : 317-340.
- Weglenska T. 1971. — The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planktonic Crustacean filtrators. *Ekol. Pols.*, 19 (30) : 427-471.
- Zaffagnini F., 1964. — Osservazioni comparative sull'accrescimento e la riproduzione in tre specie di Cladoceri. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 17 : 103-114.