LES CLADOCÈRES ET LEUR REPRODUCTION

Par M. KAJ BERG

Docteur ès philosophie,
assistant au Laboratoire d'hydrobiologie de l'Université de Copenhague à Hillerød

(Suite) ⁽¹⁾

VI. — REPRODUCTION

Pour comprendre les raisons des différences réellement considérables du nombre des Cladocères aux diverses saisons, il est nécessaire d'avoir quelques notions sur le mode de génération et les facteurs qui régissent la multiplication. Afin d'en donner une idée, prenons l'exemple fourni par *Daphnia cucullata* et étudions attentivement sa reproduction.

Quand, au printemps, la glace a fondu à la surface des lacs et que l'eau a atteint progressivement la température requise, se produit l'éclosion d'œufs ayant passé l'hiver. Leur développement s'est lentement effectué au cours d'une longue période d'incubation, aussi sont-ils désignés sous le nom d'œufs de durée. Une partie de la carapace de la mère les abrite ; c'est ce qu'on nomme l'éphippie. On trouve souvent de ces pontes dans les débris que le flot rejette sur la rive. Elles supportent parfaitement les rigueurs de l'hiver, grâce à leur résistance au froid, à la sécheresse, etc.

De ces œufs de durée sortent toujours des femelles, jamais des mâles. Ces femelles croissent, puis se reproduisent sans fécondation. Les œufs qui se détachent des ovaires passent, en effet, dans la poche incubatrice et là, en quelques jours, donnent de jeunes sujets qui ne tardent pas à sortir au dehors (Fig. 1). Tout se passant sans intervention du mâle, il s'agit d'une parthénogénèse.

La démonstration est facile, il suffit de mettre en observation quelques Daphnies femelles au laboratoire, dans un petit aquarium. La surveillance exercée permet de constater que la reproduction a lieu sans aucune coopération d'un individu du sexe différent et qu'il n'y a pas, non plus, autofécondation.

FIG. 1. — *Daphnia cucullata* avec deux petits dans la poche incubatrice. Gx32. — La mère a été isolée dès sa naissance dans un petit aquarium, et n'a jamais été en présence d'un mâle. Les enfants sont donc le produit d'une parthénogénèse.

(1) Voir *Bulletin* : — Juin 1932, p. 357 ; — Juillet 1932, p. 16.

Les produits de cette première génération printanière sont encore exclusivement des femelles qui se comportent comme les précédentes. Et la reproduction par parthénogénèse se continue ainsi au cours de l'été, à plusieurs reprises, sans qu'aucun mâle puisse être aperçu.

Nous nous trouvons donc en présence d'une féminité à sa plus haute puissance, ce qui conduit rationnellement à se poser la question de l'avantage présenté, pour la prospérité de l'espèce, par cette reproduction parthénogénétique. La réponse est simple : le bénéfice est considérable, car tous les représentants de cette espèce, durant la période considérée, se consacrent uniquement à sa multiplication, ce qui évite la déperdition représentée par la production de mâles. Ceci rend la *Daphnie* capable, dans un temps

FIG. 2. — Graphique montrant la connexion entre la parthénogénèse et la gamogénèse pour *Daphnia cucullata*, au lac du château de Frederiksborg, et en même temps les variations du peuplement. — En abscisses, les mois de l'année de Juin 1925 à Novembre 1926. En ordonnées, à gauche, le nombre d'individus par litre d'eau (trait plein); à droite, les températures en degrés centigrades (trait pointillé). Les périodes de gamogénèse sont celles marquées par des hachures, étant entendu que, pendant leur durée, la reproduction parthénogénétique continue.

invraisemblablement bref, de peupler l'étang ou le lac qui l'héberge d'une multitude de femelles et, par là, d'exploiter au mieux les ressources offertes par l'habitat. A ce moment, le mâle serait une superfluité.

Dans ces conditions se produisent les maxima très marqués signalés plus haut.

Mais, à l'automne, il devient manifeste qu'après tout le mâle n'est pas complètement inutile. A un certain moment, on en voit apparaître, qui sont, eux aussi, les produits de la parthénogénèse.

A la même époque, quelques femelles commencent à pondre des œufs spéciaux, mieux pourvus de matières nutritives, qui sont les œufs de durée. Comme les autres, ils passent des ovaires dans la poche incubatrice, mais doivent être fécondés par les mâles, ce sans quoi ils ne se développent pas. Nous nous trouvons donc en présence d'une gamogénèse, alors que d'autres femelles restent fidèles à la parthénogénèse. Quand les œufs de durée ont été fécondés, ils sont expulsés, enclos dans l'éphippie ; bien protégés par elle, ils peuvent rester tout l'hiver à l'état de vie latente pour ne

se développer qu'au printemps suivant. Grâce à ces pontes spéciales, se trouve assuré le maintien de l'espèce, qui peut se raréfier considérablement, voire disparaître, durant la mauvaise saison.

L'année suivante, le cycle recommence.

On peut se faire une idée des conditions dans lesquelles *D. cucullata* se reproduit et accroit ses effectifs en se reportant au graphique dressé pour le lac du château de Frederiksborg et concernant les deux années 1925 et 1926 (fig. 2). Il montre qu'en conséquence de l'activité parthénogénétique le maximum est atteint en Août-Septembre. Presque au moment de la culmination, apparaissent les premiers individus mâles et les premières femelles à éhippies, et, tandis que la reproduction gamogénétique va prenant de plus en plus d'importance, celle du peuplement diminue graduellement.

Comme le montre la courbe, *D. cucullata* n'a qu'une seule période sexuelle (reproduction gamogénétique) au cours de l'année : elle est dite, en conséquence : « monocyclique ». La règle, pour la plupart des espèces de cette catégorie, est l'apparition des mâles à l'automne.

Mais d'autres Cladocères ne présentent pas une longue succession de générations parthénogénétiques. Dès le début de l'été survient une période sexuelle. Ceci s'observe, par exemple, dans les étangs qui se dessèchent totalement ou partiellement au moment de la canicule. Les éhippies assurent alors la conservation de l'espèce durant le temps où l'eau fait défaut ou s'échauffe trop. A l'automne, quand des pluies abondantes remplissent à nouveau l'étang, ces éhippies peuvent éclore et donner une seconde série de générations parthénogénétiques, aboutissant aussi à une période sexuelle. Dans ce cas, on a des espèces « dicycliques », c'est-à-dire pour lesquelles la gamogénèse s'observe deux fois en cours d'année.

S'il advient qu'elle se répète davantage, on a des formes « polycycliques ».

Enfin, chez certains types de Cladocères qui trouvent en permanence des conditions d'existence favorables, — par exemple dans de grands lacs, — les mâles et les éhippies sont inconnus ; la reproduction a lieu exclusivement par parthénogénèse ; ces formes sont qualifiées d' « acycliques ». Il est à noter que leur multiplication, durant l'hiver, est très réduite.

Parmi ces dernières variétés, il en est qui appartiennent à l'espèce de *D. cucullata* et d'autres à celle de *D. longispina*.

La forme dicyclique la mieux caractérisée est *D. magna*, bien que, parfois, elle n'ait qu'une période de gamogénèse et soit donc, occasionnellement, monocyclique. Il n'est guère probable, que nous soyons ici en présence de races biologiques à tendances héréditaires différentes, à savoir vouées les unes au monocyclisme, les autres au dicyclisme, car il a été établi que, dans une même localité, *D. magna* pouvait d'une année à

l'autre, se comporter différemment. Entre les deux périodes sexuelles habituelles, celle du printemps et celle de l'automne, il y a un intervalle d'environ trois mois pendant lequel la multiplication est exclusivement parthénogénétique. Mais ces périodes peuvent cependant se raccorder, la première se prolongeant au point de prendre terme seulement en Août, soit fort peu de temps avant le début de la seconde. Cependant, quand ceci s'observe, il n'y a pas abondance pendant l'été, soit de mâles, soit de femelles à éhippies. Mais, en d'autres occasions, la gamogénèse peut être fort active. Il est fréquent que les femelles parthogénétiques se raréfient ou même fassent complètement défaut, tandis qu'on trouve porteuses d'éhippies 20 à 25 % des femelles adultes. Les mâles sont aussi, occasionnellement, fort nombreux, jusqu'à représenter 10 à 20 % de la population totale ; parfois même le tiers ou plus.

Il ne sera pas inutile de fournir quelques indications relatives aux périodes sexuelles de *D. pulex*, espèce si commune et répandue.

1° Le « monocyclisme » s'observe dans les étangs qui, remplis en Avril, s'assèchent en été et où la Daphnie ne reparait pas après le retour de l'eau à l'automne ; il ne peut y avoir qu'une unique période sexuelle, au printemps.

Il y a aussi monocyclisme quand, durant toute la belle saison, se succèdent des générations parthénogénétiques, la gamogénèse n'intervenant qu'à l'automne.

2° Le « dicyclisme » est chose possible dans les étangs intermittents se repeuplant, après les pluies de Septembre, grâce aux éhippies printanières dont la période de vie latente se trouve alors abrégée. Quand, dans ces conditions, *D. pulex* pullule à l'automne, il y a vers sa fin une seconde période sexuelle, très active.

On a, également, des cas de dicyclisme dans les étangs permanents où la Daphnie se maintient durant l'été. Mais il est à noter que, sur le même emplacement, cette espèce peut se présenter, une année comme monocyclique, l'année suivante comme dicyclique.

3° Il semble qu'occasionnellement, le « polycyclisme » puisse se rencontrer : toutefois, il n'existe pas, pour *D. pulex*, des constatations précises et convaincantes. La grande plasticité de l'espèce rend seulement la chose vraisemblable.

Fig 3. — Ehippie d'*Alo-nopsis ambigua* constituée par toute la carapace maternelle dont seule la partie abritant la poche incubatrice est chitinisée. — Grossissement $\times 23$.

Les œufs de durée fécondés, pondus au cours des périodes sexuelles par les Cladocères sont, comme il a été dit, généralement logés dans l'éhippie. Il y a cependant des exceptions. Quelques espèces rejettent ces œufs sans enveloppe protectrice.

Les éhippies présentent des formes très différentes et contiennent un ou plusieurs œufs. Dans le cas le plus simple, elles sont formées par la cuticule que la mère rejette tout entière (fig. 3). Mais cette mue se distingue des autres par la couleur foncée de la dépouille, fortement impré-

gnée de chitine, dans la région correspondant à la poche incubatrice. Ceci se voit, en particulier, chez bon nombre de Chydorides, dont la plupart n'ont qu'un seul œuf fécondé logé dans l'éphippie. Cependant on en compte une dizaine pour les grandes femelles d'*Eurycercus lamellatus*.

On en trouve toujours deux chez la *Daphnia* dont l'éphippie n'est pas constituée par l'ensemble de la carapace, mais par une partie seulement, celle, particulièrement résistante, qui entoure la poche incubatrice (fig. 4). Ses excrois-

FIG. 4. — Ephippie de *Daphnia* contenant deux œufs de durée. — Grossissement $\times 19$.

sances ciliées ou épineuses ont un rôle biologique important : elles s'accrochent au plumage des oiseaux aquatiques migrateurs qui transportent ainsi les œufs de durée d'une localité à l'autre ; les excroissances en question facilitent donc la dissémination de l'espèce.

VII. — PASSAGE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE A LA GAMOGÉNÈSE. SON EXPLICATION PAR L'HYPOTHÈSE DE DÉPRESSION.

On vient de voir, qu'entre le cycle reproductif de la *Daphnie* et les conditions de milieu, il y avait une exacte correspondance ; mieux, une adaptation du premier aux secondes. Quand les circonstances sont propices, la prolifération est rapide, s'effectuant par la voie parthénogénétique ; deviennent-elles défavorables (froidure, sécheresse, etc.), il y a reproduction sexuée ou gamogénétique, aboutissant à la ponte d'œufs durables et à la disparition temporaire de l'espèce.

Comment expliquer ce phénomène ? Où est la relation de cause à effet ? Sont-ce des facteurs externes qui, agissant directement sur les *Daphnies* en gestation, déterminent le sexe de leur progéniture, font que les œufs sortant de l'ovaire se développent immédiatement, sans intervention du mâle ou, au contraire, ont besoin d'être fécondés et sont, alors, durables ?

Ceux qui se sont jusqu'ici intéressés à ce problème, — notamment A. WEISMANN, — étaient-ils dans la bonne voie en supposant que le cycle de la *Daphnie* est soumis à des lois rigoureuses, qu'il comporte un nombre défini de générations parthénogénétiques auxquelles en succède une, gamogénétique, produisant les œufs durables fécondés ? Se trouve-t-on en présence d'une succession réglée comme la marche d'une horloge qui, une fois remontée, meut ses aiguilles avec une invariable régularité ?

Plusieurs séries de recherches ont été entreprises pour élucider cette question ; nous résumerons, dans ce qui suit, les résultats d'observations faites dans la nature et d'expériences de laboratoire qui semblent apporter une réponse à certaines au moins des interrogations posées.

I. — On est parvenu, par diverses méthodes, à contraindre les femelles d'espèces de Cladocères en élevage à donner naissance à des mâles et à pondre ensuite des œufs durables alors que, normalement, dans les lacs,

la reproduction est exclusivement parthénogénétique. Un des procédés usités, — celui dit de surpopulation, — consiste à rassembler dans un petit volume d'eau une grande quantité de sujets. Un changement se manifeste alors ; une partie des femelles adopte la gamogénèse. On se rapproche beaucoup ainsi des conditions naturelles où on voit la reproduction sexuée commencer quand le nombre d'individus par litre a acquis une réelle importance.

A titre d'exemple d'une de ces expériences de surpopulation, relatons les constatations ci-après. Vers le milieu de l'été, des représentants de *Daphnia cucullata* furent pêchés dans un lac. Tous étaient des femelles parthénogénétiques et tous les jeunes animaux de l'espèce qui naissaient à cette époque dans le lac étaient, comme on devait s'y attendre, des femelles. Les sujets capturés, transportés au laboratoire, furent entassés dans de très petits aquariums, ce qui engendra, pour eux, un certain état de dépression. Comme conséquence, les petites Daphnies qui naquirent ainsi à l'étroit ne furent pas uniquement des femelles ; on obtint une quantité importante de mâles. Le cycle biologique se trouva donc altéré, les mâles étant apparus avant le temps où on les aurait observés dans les conditions naturelles. A cette même époque un certain nombre de femelles présenta des éphippies renfermant des œufs durables (fig. 5).

FIG. 5. — Femelle de *Daphnia cucullata* avec une éphippie foncée contenant deux œufs durables. — Cet individu appartient à une génération estivale à reproduction parthénogénétique. On a réussi, artificiellement, à provoquer la formation d'éphippies renfermant des œufs féconds. — (Les antennes naturelles ont été sectionnées) — Grossissement : environ $\times 32$.

Une autre expérience conduisit à des résultats similaires, mais fut, ce semble, encore plus démonstrative. Elle porta sur des femelles nées, au printemps, d'œufs éphippiaux ; elles auraient dû, normalement, être la souche d'une longue série de générations parthénogénétiques ; ce nonobstant, en culture surpeuplée, elles se trouvèrent contraintes de donner, tout à la fois, des mâles et des femelles à éphippies.

Dans des conditions identiques et avec le même succès ont été effectuées des recherches portant sur d'autres générations de *D. cucullata* qui, dans la nature, ont une reproduction exclusivement parthénogénétique. Femelles ayant passé l'hiver et filles de ces dernières, lignées d'œufs durables comme générations d'été ou d'hiver se sont également vues imposer le recours à la gamogénèse. Par conséquent, l'hypothèse d'A. WEISMANN a cessé d'être acceptable, pour qui les individus mâles survenaient, dans le cycle reproducteur des Cladocères, à intervalles définis par la succession d'un nombre fixe de générations.

II. — Les expériences précédentes, poursuivies au laboratoire, ainsi que d'autres analogues, ont prouvé que, si certaines Daphnides se trouvent en état de dépression comme placées dans des conditions d'existence défavo-

rables, la reproduction gamogénétique peut être par là déclenchée. Mais il n'est pas fatal que ce phénomène soit uniquement dû à une dépression : il se pourrait donc qu'il fût sous la dépendance de causes internes pour les animaux non exposés à pâtir et que ce fût, en particulier, de la sorte que dussent se passer les choses dans la nature.

Admettant l'exactitude de cette dernière supposition, il n'y aurait pas à rechercher les symptômes de dépression éventuels des Cladocères au cours des périodes sexuelles. Mais, par contre, si, une péjoration des conditions

Fig. 6. — Courbe montrant les variations du nombre moyen des œufs parthénogénétiques au cours d'une année, pour les femelles de *Daphnia magna*. Ce nombre est porté en ordonnées, les mois figurent en abscisses. La mention "Ephipp ♀♀" correspond aux périodes sexuelles. Il est patent que ces périodes coïncident avec celles où l'importance des pontes parthénogénétiques est considérablement réduite.

d'existence contribue à provoquer la gamogénèse, on enregistrera une correspondance entre cette dernière et certains signes de débilité. La question qui se pose est donc de savoir si, oui ou non, dans une population de Daphnies, durant la transition entre la parthénogénèse et la reproduction gamogénétique, les signes en question se laissent déceler.

En réponse, fournissons quelques exemples, établissant la possibilité d'une dépression à l'époque considérée.

C'est un fait bien connu de quiconque a élevé des Daphnies que ces animaux, les conditions étant propices, se multiplient abondamment par parthénogénèse ; au contraire, si les circonstances deviennent défavorables (pénurie de nourriture, basse température, souillure de l'eau, etc.), les portées sont moins abondantes. Ainsi O. KUTTNER (1909)

rapporte que, pour *Daphnia pulex*, les femelles bien nourries ont de 20 à 30 œufs et celles rationnées 2 à 4 seulement. Des observations faites dans la nature ont donné lieu à des constatations identiques ; elles établissent que l'importance des pontes est en relation avec les conditions d'existence. L'influence de ces dernières trouve ainsi son expression visible dans le nombre des œufs parthénogénétiques.

En conséquence, la moyenne des œufs a été successivement calculée pour plusieurs populations de Daphnies à diverses saisons, tant à celles où la reproduction était exclusivement parthénogénétique qu'aux moments où s'observait la gamogénèse. Une représentation graphique des résultats les montre concordants. Une des courbes dressées (fig. 6) montre que le nombre de ces œufs est très variable. Il est très élevé, dépassant 50, pour les premières générations printanières, en Avril. Mais, au début de Mai, un fléchissement considérable s'accuse et les pontes des femelles parthénogénétiques en viennent à ne plus guère compter que 8 œufs ; à ce moment commencent à apparaître les sujets porteurs d'éphippies. En Juin et Juillet, la production d'œufs est très faible : 3 ou 4 en moyenne et durant cette période on récolte des mères avec œufs durables. Puis, à partir de la mi-Août, la courbe se relève, la ponte moyenne est d'environ 7 œufs et, de nouveau, la reproduction est uniquement parthénogénétique. Les choses continuent à aller de la même sorte jusqu'à la mi-Septembre où la moyenne des œufs atteint 12 pour diminuer ensuite jusqu'en Octobre-Novembre ; les femelles parthénogénétiques disparaissent alors, tandis qu'on trouve en relative abondance celles chargées d'éphippies.

La conclusion est qu'*immédiatement avant le début des périodes sexuelles, se manifeste une diminution considérable du nombre moyen des œufs pondus par les femelles non fécondées*. Elle ne résulte pas d'une réduction de la taille moyenne de ces femelles mêmes. La raréfaction des œufs ne se laisse donc interpréter que comme *manifestation d'un état de dépression de l'ensemble des Daphnies peuplant le milieu considéré durant la période où s'effectue le passage de la parthénogénèse à la gamogénèse*.

La réalité de cette débilitation chez les Cladocères a été établie d'autre manière. Le nombre des globules de graisse de l'ovaire et des tissus environnants, chez *D. cucullata* et *D. longispina*, varie au cours de l'année. On peut admettre qu'il y a relation entre ces globules et les ressources alimentaires à la disposition du peuplement, à la condition, bien entendu, d'examiner un nombre suffisant d'individus. Semblables investigations ont été entreprises à divers moments du cycle évolutif, pour les deux espèces sus-désignées. De nombreux animaux vivants, récemment capturés, ont été soigneusement dessinés ; sur ces figures se distinguent les globules de graisse, grâce à quoi on arrive à se faire une idée très exacte de la condition physique de la population à laquelle appartiennent les échantillons. En procédant de cette manière à différentes époques, on est à même de faire des comparaisons.

Comme il a été indiqué, ces recherches ont porté sur *D. cucullata* et *D. longispina*. La première est monocyclique avec période sexuelle automnale. Quand survient cette dernière et jusqu'à son terme, la production de globules de graisse, chez les femelles parthénogénétiques, est *inférieure* à ce qu'elle est pendant le temps où la reproduction parthénogénétique bat son plein. Pour la seconde espèce les mâles apparaissent au début de l'été. A ce moment, les femelles parthénogénétiques ont une production de globules de graisse *moindre* qu'auparavant, tandis que la multiplication avait exclusivement lieu par parthénogénèse. Par conséquent, *pour l'une et l'autre des deux Daphnies étudiées, il y a présomption que la période sexuelle est concomitante d'une phase de dépression.*

Rapprochant les résultats de ces deux séries d'observations, on aboutit à ces conclusions :

I. — L'affaiblissement que provoquent, chez des Daphnies femelles en élevage, des conditions externes défavorables, *met en train* la gamogénèse.

II. — Dans la nature, cette gamogénèse *s'accompagne* d'un état de dépression du peuplement, se manifestant par une réduction du nombre des œufs parthénogénétiques et de l'élaboration de globules de graisse.

Il se dégage de là que dans la nature le passage de la parthénogénèse à la gamogénèse est la conséquence de circonstances extérieures défavorables qui, débilitant les femelles, les amènent à changer leur mode de reproduction (BERG, 1931).

(A suivre).

LA CULTURE RATIONNELLE DES ÉTANGS ⁽¹⁾

Par le Comte GEORGES LECOINTRE

Secrétaire-Trésorier de la *Chambre syndicale des Etangs de Touraine et d'Anjou.*

Un étang est comparable à un pâturage fermé, dont on cherche à augmenter le rendement en améliorant la qualité et la quantité de l'herbe, et en perfectionnant la race de bétail.

I. — L'étang est un pâturage dont la production est proportionnelle, d'une part à la richesse du milieu, d'autre part, à la quantité d'énergie solaire utilisée par l'assimilation chlorophyllienne des plantes sous-aquatiques.

D'où nécessité, pour accroître le rendement, de faire disparaître la végé-

(1) Conférence prononcée à Laval, le 24 mai 1932.