

(Communication reçue le 12 mars 1970.)

SUR LA DURÉE DE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS IMMÉDIATS DE QUELQUES ROTIFÈRES

par A. PIAVAUX (*)

Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden,
Laboratoire de Morphologie,
Systématique et Écologie animales

RÉSUMÉ

Des femelles appartenant à 4 espèces de Rotifères : *Epiphanes senta* (Ehrbg), *Brachionus leydigii* Cohn, *Euchlanis dilatata* Ehrbg. et *E. triquetra* Ehrbg. ont été observées pendant toute leur vie. On a noté le temps de développement des œufs formés par ces femelles depuis qu'ils sont visibles dans l'utérus jusqu'à leur éclosion. En dépit d'une certaine variation individuelle, on remarque que la durée de développement des œufs augmente avec l'âge de la mère, tandis que le « temps de génération » semble constant pour des femelles de même espèce élevées dans les mêmes conditions.

EDMONDSON (1960) a proposé une méthode permettant d'estimer la part prise par les populations de Rotifères dans la production secondaire des écosystèmes d'eau douce. Les formules qu'il propose font intervenir la durée du développement, c'est-à-dire le temps compris entre la ponte de l'œuf et l'éclosion de la jeune femelle amictique. Ce travail contient une série de graphiques montrant, pour quelques espèces, les rapports existant entre le temps du développement et le température.

POURRIOT et HILLBRICHT-ILKOWSKA (1969) viennent aussi de publier une série de résultats préliminaires concernant la durée de développement de l'œuf de 4 autres espèces. A ce paramètre, ces auteurs ajoutent le temps nécessaire à la ponte du premier œuf de femelles amictiques, en vue d'obtenir le « temps de géné-

(*) Stagiaire de recherche du Fonds National de la Recherche Scientifique.

ration » (selon l'expression utilisée par les auteurs). Ils mettent aussi en évidence l'influence du facteur thermique ainsi que le rôle de la quantité de nourriture sur le « temps de ponte » du premier œuf (ou temps s'écoulant entre l'éclosion d'une femelle et la ponte de son premier œuf).

Si, aux résultats obtenus par ces trois auteurs, on ajoute les quelques données éparses disponibles dans la littérature, on est obligé de reconnaître que nos connaissances sur ce sujet restent actuellement très fragmentaires.

Les travaux de JENNINGS et LYNCH (1928, 1929), KOLISKO (1938) et LANSING (1942) ont montré qu'en plus des facteurs de l'environnement, l'âge de la mère influençait également la durée de développement des œufs.

Dans le cadre de nos recherches sur l'origine et la nature chimique des enveloppes embryonnaires de Rotifères (PIAUAUX, 1970), nous avons été amené à déterminer la durée de développement des œufs immédiats de quelques espèces de Rotifères Monogonontes. Ces observations constituent une contribution au problème évoqué ci-dessus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux mis en observation proviennent de souches élevées au laboratoire dans une eau minérale naturelle très faiblement minéralisée (eau de Spa Reine), et nourries de *Chlorella pyrenoidosa*, elles-mêmes cultivées en souche pure. *Epiphanes senta* a été élevé à une température comprise entre 15 et 17° C, tandis que les souches de *Brachionus leydigii* Cohn, *Euchlanis triquetra* Ehrbg et *E. dilatata* Ehrbg ont été maintenues entre 22 et 24° C.

Nous avons suivi le développement de quelques œufs amictiques provenant de ces souches, dans les conditions suivantes. Chaque œuf a été isolé dans un milieu contenant 0.5 ml. d'eau de Spa Reine et une goutte de *Chlorella pyrenoidosa*. Chaque milieu d'incubation a ensuite été placé en chambre humide à la température du laboratoire (22 à 24° C) et à la lumière du

jour. Des observations faites de 6 en 6 heures nous ont permis de connaître approximativement le moment d'éclosion des œufs isolés, et par conséquent l'âge des femelles ainsi obtenues. Chacune de ces femelles a été observée de 6 en 6 heures pendant toute la durée de sa vie, afin de suivre le développement individuel des œufs qu'elle formait successivement. De cette manière, nous avons déterminé le temps maximum du développement de chaque œuf depuis son apparition dans l'utérus jusqu'à la ponte d'une part, et de la ponte à l'éclosion d'autre part.

Les jeunes ont été écartés du milieu d'observation dès leur éclosion, afin d'éviter toute confusion.

Étant donné le long intervalle entre chaque observation, il convenait de pondérer les résultats obtenus. En effet, un œuf devenu visible dans l'utérus entre 2 observations pouvait y être apparu depuis 1 à 5 heures. Nous aurions pu utiliser la moyenne entre la durée maximale et la durée minimale de chaque stade, selon la méthode préconisée par EDMONDSON (1960). Mais dans ce cas, nous aurions dû tolérer une marge d'erreur de ± 6 heures, ce qui est excessif. Nous avons préféré estimer la durée la plus probable en nous basant sur l'aspect morphologique des œufs à chaque observation. Au cours du développement dans l'utérus, les œufs immédiats, d'abord transparents, s'assombrissent lentement, devenant grisâtres, puis plus rapidement dans les dernières heures, pour prendre une teinte brune. Enfin, juste avant la ponte, le matériel vitellin des œufs d'*Euchlanis* se contracte légèrement, délimitant un mince liséré transparent sur le pourtour intérieur de l'enveloppe. Entre la ponte et l'éclosion, le matériel vitellin s'éclaircit au fur et à mesure que l'embryon s'organise; dans les derniers stades du développement, on peut voir le mastax fonctionner avant même l'éclosion. Dès lors, si entre 2 observations, un œuf apparaissait dans l'utérus, était pondu ou avait éclos, son aspect, comparé à celui qu'il présentait lors de l'observation précédente, nous permettait de préciser la durée du développement mieux que par le calcul d'une moyenne.

RÉSULTATS

1. *Durée de développement dans l'utérus.*

Le tableau I indique la durée de maturation des œufs successifs dans l'utérus. On peut constater la forte variabilité individuelle manifestée par des femelles de même espèce placées dans les mêmes conditions de température, milieu et nourriture : chez *Epiphanes senta*, cette différence se manifeste lors de la maturation du 5^e et du 6^e œuf, et par l'arrêt précoce de la ponte chez la femelle n° 2 ; chez *Brachionus leydigii*, les différences sont sensibles plus tôt (dès le 3^e œuf) et s'accroissent (5^e et 7^e œufs par exemple) ; si les résultats concernant *Euchlanis dilatata* sont relativement constants, par contre, les différences sont sensibles chez *Euchlanis triquetra*, et ce dès le premier œuf.

D'autre part, il faut noter que plusieurs femelles ont rapidement cessé de pondre, tout en continuant à vivre. C'est le cas des femelles n° 2 d'*Epiphanes senta*, 1, 2 et 4 de *Brachionus leydigii*, et 2, 3, 4 d'*Euchlanis triquetra*. Ces dernières présentaient à ce moment les mêmes symptômes de sénilité que ceux décrits chez *Proales sordida* par JENNINGS et LYNCH (1929) : individus minces et transparents, portant un dépôt foncé dans les glandes gastriques. Les mêmes auteurs avaient aussi remarqué l'arrêt de la ponte chez certains individus de *Proales*. Ils attribuent ce phénomène aux conditions du milieu. Il est probable que, dans l'environnement confiné où nous avons placé ces femelles, la quantité de nourriture disponible a joué un important rôle limitant. En effet, les élevages de *Brachionus leydigii* et *Euchlanis triquetra* sont très florissants à la même température et avec la même nourriture. Par contre, il est probable que le choc thermique imposé aux femelles d'*Epiphanes senta* a également influencé ce phénomène (v. à ce sujet POURRIOT et HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1969).

LANSING (1942) signale d'autre part qu'*Euchlanis triquetra* élevée à 30° C pond dès le premier jour de son éclosion, et ne vit pas plus de 4 jours. Nos femelles 1 et 3 de cette espèce ont vécu 5 jours, les femelles 2 et 4 ont vécu 3 jours 1/2, à 22° C.

Toutes, sauf la femelle n° 4, ont pondu dès la fin du premier jour. Nos observations concordent donc avec celles de LANSING.

2. *Durée de développement entre la ponte et l'éclosion.*

Le tableau II indique la durée du développement des œufs, de la ponte à l'éclosion. Les différences individuelles sont ici beaucoup plus marquées. Ainsi, chez *Epiphanes senta*, les œufs n° 3 et 4 pondus par la femelle n° 2 se sont développés trois fois plus vite que les mêmes œufs pondus par la femelle n° 1, alors qu'ils ont passé le même temps dans l'utérus. Chez *Brachionus leydigii*, nous avons observé des différences du simple au double pour le 1^{er} œuf, du simple au quadruple pour le 4^e. Les œufs des 2 espèces d'*Euchlanis* présentent également de nettes différences.

3. *Durée de développement total.*

En dépit de cette variabilité, les observations suggèrent que la durée du *développement total* (de l'apparition dans l'utérus à l'éclosion) des œufs successifs suit une évolution assez parallèle chez les différentes femelles de ces 4 espèces. La figure 1 donne l'exemple d'une des femelles d'*Euchlanis dilatata*. Chaque point du graphique représente un œuf, l'abscisse de chacun correspond à l'âge de la mère au moment où celui-ci apparaît dans l'utérus.

Le premier œuf se développe beaucoup plus lentement que les suivants immédiats. Cette lenteur est surtout due à la longueur du développement dans l'utérus, puisque cet œuf éclot, comme les 4 suivants, en 12 heures.

Si les œufs suivants (du 2^e au 11^e) restent moins longtemps dans l'utérus, par contre, à partir du 5^e, le temps d'éclosion augmente de plus en plus. Il semblerait que la femelle, capable de former rapidement les œufs dans l'utérus, leur fournit des réserves de moins en moins favorables pour la suite du développement.

Le temps de formation dans l'utérus des derniers œufs (à partir du 12^e dans notre exemple) varie par paliers : tantôt 6, tantôt 12 heures. La courbe du développement total prend alors

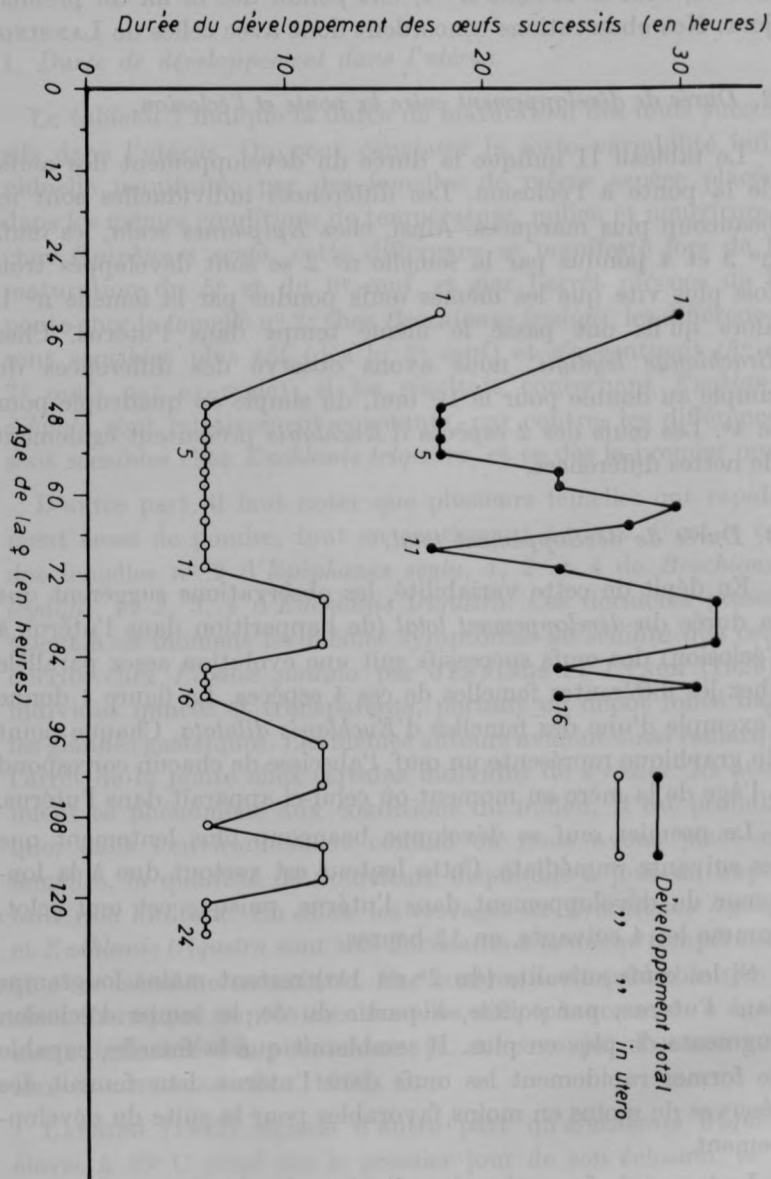


Fig. 1. — Durée de développement des œufs immédiats d'*Euchlanis dilatata* (femelle n° 3), en fonction de l'âge de la mère.

TABLEAU I

Durée de maturation des œufs successifs dans l'utérus (en heures)
(Conditions d'élevage : voir texte)

ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Epiphanes senta</i>																								
♀ 1	18	12	12	12	12	18	18	12	24															
♀ 2	18	12	12	12	6	24																		
<i>Brachionus leydigii</i>																								
♀ 1	18	12	18	12	18	12	24																	
♀ 2	18	12	12	6	6	6																		
♀ 3	18	12	12	8	6	6	12	12	6	6	6													
♀ 4	18	12	12	12																				
<i>Euchlanis dilatata</i>																								
♀ 1	24	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	12	12	12	12	6	6	6	6	12				
♀ 2	18	18	6	6	6	6	6	6	6	6	6	12	12	12	11	6	6	6	6					
♀ 3	18	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	12	12	6	6	6	12	12	6	12	12	6	6	6
<i>Euchlanis triquetra</i>																								
♀ 1	6	6	8	5	5	5	4	5	6	8	6	8	6											
♀ 2	10	6	8	6																				
♀ 3	8	8	6	6	6	8																		
♀ 4	10	9	6	4	8	8																		

TABLEAU II

Durée du développement des œufs entre la ponte et l'éclosion (en heures) (Conditions d'élevage : voir texte).

ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Epihanes senta</i>																	
♀ 1	—	—	18	18	12	12	12	6	18								
♀ 2	18	12	6	6	12	18											
<i>Brachionus leydigii</i>																	
♀ 1	18	12	12	12	18	30	12										
♀ 2	24	12	6	6	6	12											
♀ 3	18	18	12	12	18	18	18	18	6	6							
♀ 4	12	24	24	18													
<i>Euchlanis dilatata</i>																	
♀ 1	12	12	12	13	13	18	24	24	30	30	24	18	24	> 30	> 24		
♀ 2	12	6	6	6	6	6	12	18	24	24	24	18	18	12	> 24		
♀ 3	12	12	12	12	12	18	18	24	22	12	18	20	20	18	24	18	> 24
<i>Euchlanis triquetra</i>																	
♀ 1	—	18	10	24	18	21	24	24	24	30	18	18	20				
♀ 2	20	18	18	*													
♀ 3	24	18	12	12	18	*											
♀ 4	18	24	23	26	18	*											

Légende : — valeur non observée

* œufs non éclos

une allure en dent de scie difficile à interpréter, mais le temps d'éclosion continue à s'allonger, comme il ressort du tableau II.

Cette allure générale confirme d'autres observations de JENNINGS et LYNCH (1929) : comme ces auteurs le notent pour *Proales sordida*, les femelles des différentes espèces que nous avons observées pondent à un rythme élevé dans les premiers temps de la fécondité (2^e au 4^e jour), puis la production d'œufs subit une chute brutale : le nombre d'œufs diminue, et le temps de leur développement augmente. Ainsi, l'âge de la mère influence la vitesse du développement des œufs.

4. « Temps de génération ».

On pourrait penser que, chez des animaux à vie courte, la variabilité individuelle qui se manifeste ainsi joue un rôle important dans la vitesse de reproduction de populations entières. Mais il ne faut pas perdre de vue que, dans ce cas, ces variations sont compensées par la présence d'un grand nombre d'individus immatures et fertiles par rapport aux individus séniles. Ceux-ci pondent moins, et plus lentement, ce qui signifie que le taux de reproduction dépend surtout de la présence de jeunes femelles matures. Or, chez ces dernières, les variations individuelles semblent moins importantes, comme le suggère l'étude du « temps de génération ».

POURRIOT et HILLBRICHT-ILKOWSKA (1969) définissent celui-ci comme : « le laps de temps s'écoulant de la ponte d'un œuf à la ponte du 1^{er} œuf de la femelle qui en est issue ou, ce qui revient au même, la période de temps séparant l'éclosion d'une jeune femelle de l'éclosion de son 1^{er} œuf ».

Les données que nous avons obtenues nous permettent de calculer le temps de génération en tenant compte des moments de l'éclosion. Les résultats sont indiqués dans le tableau suivant :

TABLEAU III

Temps de génération (d'après les données des tableaux I et II)
calculé pour 5 espèces de Rotifères

ESPÈCES		DURÉE
<i>Epiphanes senta</i>	♀ 1	—
	♀ 2	60 h.
<i>Brachionus leydigii</i>	♀ 1	60 h.
	♀ 2	60 h.
	♀ 3	60 h.
	♀ 4	54 h.
<i>Euchlanis dilatata</i>	♀ 1	60 h.
	♀ 2	63 h.
	♀ 3	63 h.
<i>Euchlanis triquetra</i>	♀ 1	—
	♀ 2	42 h.
	♀ 3	50 h.
	♀ 4	66 h.
<i>Brachionus calyciflorus</i>	♀ 1	38 h.
	♀ 2	38 h.
	♀ 3	42 h.

Les temps de génération sont pratiquement constants chez *Euchlanis dilatata*. Ils diffèrent également peu chez *Brachionus leydigii* : dans cette espèce, l'œuf apparu le plus vite dans l'utérus (femelle n° 2), est aussi celui qui s'est développé le plus lentement. Par contre, il en va tout autrement chez *Euchlanis triquetra*, mais ici, la courte durée de vie des individus dans les conditions où nous les avons observés semble indiquer que le processus de sénilité s'engage plus vite.

Nous avons pu aussi observer le temps de génération de 3 femelles de *Brachionus calyciflorus* PALLAS. Là encore, les résultats sont relativement constants, et proches de la valeur de 40 heures observée par POURRIOT et HILLBRICHT-ILKOWSKA pour une souche thermophile.

Ces résultats confirment donc bien que les variations individuelles notées plus haut sont dues à l'âge avancé de la mère, et ont de ce fait une importance moindre dans le cas de populations naturelles.

SUMMARY

Females belonging to 4 species of Rotifers : *Epiphanes senta* (Ehrbg), *Brachionus leydigii* Cohn, *Euchlanis dilatata* Ehrbg. and *E. triquetra* Ehrbg. were observed during their whole life. The successive eggs formed by those females were followed up since they were visible in the uterus to their hatching, and the duration of their development was noted. In spite of certain individual variations, we have observed that the duration of development increases with the age of the females. The « time of generation », (i.e. : the period separating the hatching of a young female and the hatching of her first egg), seems to be constant for females of the same species reared in the same conditions.

BIBLIOGRAPHIE

- EDMONDSON, W. T. (1960). — Reproduction rates of Rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 12, 21-77.
- JENNINGS, H. S. et LYNCH, R. S. (1928). — Age, mortality, fertility and individual diversities in the Rotifer *Proales sordida* Gosse. I. Effect of age of the parent on characteristics of the offspring. *Journ. Exp. Zool.*, 50, 345-407.
- JENNINGS, H. S. et LYNCH, R. S. (1929). — Age, mortality, fertility and individual diversities in the Rotifer *Proales sordida* Gosse. II. Life history in relations to mortality and fecundity. *Journ. Exp. Zool.*, 51, 339-381.
- KOLISKO, A. (1938). — Beiträge zur Erforschung der Lebensgeschichte der Rädertiere auf Grund von Individualzuchten. *Arch. für Hydrobiol.*, 33, 165-207.
- LANSING, A. I. (1942). Some effects of hydrogen ion concentration, total salt concentration, calcium and citrate on longevity and fecundity of the Rotifer. *Journ. Exp. Zool.*, 91, 195-211.
- POURRIOT, R. et HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (1969). Recherches sur la biologie de quelques Rotifères planctoniques. I. Résultats préliminaires. *Bull. Soc. Zool. France*, 94, 111-118.