



HAL
open science

**ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DES
COPÉPODES PLANCTONIQUES TEMORA
STYLIFERA et CENTROPAGES TYPICUS I.
Influence des conditions expérimentales**

Suzanne Razouls

► **To cite this version:**

Suzanne Razouls. ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DES COPÉPODES PLANCTONIQUES TEMORA STYLIFERA et CENTROPAGES TYPICUS I. Influence des conditions expérimentales. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1981, 31, pp.195 - 204. hal-03010347

HAL Id: hal-03010347

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03010347v1>

Submitted on 17 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DES COPÉPODES PLANCTONIQUES *TEMORA STYLIFERA* et *CENTROPAGES TYPICUS*

I. Influence des conditions expérimentales

Suzanne RAZOULS

Laboratoire Arago 66650 Banyuls-sur-Mer

ESTIMATION
FERTILITÉ NATURELLE
COPÉPODES PLANCTONIQUES

ESTIMATE
NATURAL FERTILITY
PLANKTONIC COPEPODS

RÉSUMÉ. – L'influence possible de quelques facteurs expérimentaux sur la ponte de *T. stylifera* et *C. typicus* est recherchée, dans le but de déterminer si la fertilité observée en élevage est une bonne estimation de la reproduction *in situ*, ou si elle traduit seulement l'action de différents facteurs, à court terme. Les effets de la photopériode, de la température et des variations de concentration chlorophyllienne sont analysés en relation avec leur gamme *in situ*. Seuls les effets de fortes salinités pouvant résulter des conditions d'élevage sont testés. La fertilité est indépendante des différents facteurs. Cependant l'influence d'une forte salinité ou de ses variations, peut être antagoniste de celle d'une température basse, lorsque la nourriture n'est pas limitante. Seuls les très fortes concentrations de *Phaeodactylum* induisent des pontes significativement supérieures. Lorsque les concentrations de nourriture sont faibles, proches de celles observées *in situ* – les valeurs des pontes reflètent la capacité minimale de reproduction des Copépodes sauvages : 20 à 50 œufs. \varnothing^{-1} (*T. stylifera*) et 25 à 70 œufs. \varnothing^{-1} (*C. typicus*) par semaine.

ABSTRACT. – The possible influence of some experimental conditions on fertility in *T. stylifera* and *C. typicus* are discussed in order to determine whether the fertility observed in laboratory rearing conditions is a true estimation of that occurring *in situ*, or whether it is merely the result of short-term effects of the various factors. The effect of photoperiod, temperature and variations of the chlorophyll concentrations are considered in relation to their respective range of occurrence *in situ*. The effect of high salinities only has been tested in so far as they may appear in culture. No significant correlation is found between fertility and the different physical factors. However the effect of high salinity – or salinity variations – may be opposed to the effect of low temperature, when food is not a limiting factor. Very high concentrations of *Phaeodactylum* induce significantly higher numbers of eggs laid per female. When food is scarce, at concentrations close to natural ones, the fertility values reflect the minimal reproductive capacity of wild copepods : 20 to 50 eggs. \varnothing^{-1} (*T. stylifera*), 25 to 70 eggs. \varnothing^{-1} (*C. typicus*) per week.

INTRODUCTION

Afin de mieux apprécier l'intensité de la reproduction chez des populations spécifiques de Copépodes pélagiques, dans un écosystème localisé, il est souhaitable de déterminer sur des individus issus du milieu naturel, le pourcentage de femelles qui pondent au cours des expé-

riences – ou taux de fertilité, d'autre part le nombre d'œufs pondus par femelle journallement et au cours de toute la durée d'élevage.

Les valeurs observées sont sensées refléter les possibilités intrinsèques de reproduction des populations. Cependant elles sont dépendantes des caractéristiques du milieu, avant et au moment de la capture des individus.

Les études expérimentales sur la ponte des Copépodes depuis Marshall et Orr (1962) jusqu'à Iwasaki *et al.* (1977) se sont rarement attachées à décrire le mode d'action de différents paramètres physiques et biologiques de l'environnement expérimental. Elles portent essentiellement sur le facteur trophique considéré comme le plus important.

Il nous a paru nécessaire en vue d'une étude écophysiologique sur la reproduction des principaux Copépodes pélagiques du secteur nord du Golfe du Lion, de préciser quelles modifications peuvent être apportées aux indices de fertilité choisis, par des variations de paramètres physico-chimiques – lumière, salinité, température – ou biologiques – concentrations des cultures d'algues utilisées.

En d'autres termes, les observations de pontes réalisées sur des femelles « sauvages » maintenues au laboratoire sont-elles ou non le reflet des seules conditions expérimentales ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les conditions standard d'élevage ont été les suivantes : des lots de 5 à 15 femelles « sauvages » de *Temora stylifera* et *Centropages typicus* sont triés à partir de pêches de zooplancton récolté dans le secteur néritique du Golfe du Lion (Baie de Banyuls) au cours d'une année.

Les animaux sont isolés dans des coupelles remplies de 20 à 30 cc d'eau de mer vieillie, non filtrée. L'eau utilisée est prélevée dans la baie et stockée à 15°. Quotidiennement les œufs sont comptés et les femelles sont transférées dans des coupelles propres à l'aide d'une pipette à large embouchure.

Les animaux sont nourris avec une culture de *Phaeodactylum tricornutum*, à la concentration de 200 000 cellules ml^{-1} dans des expériences où les facteurs physiques sont testés à des concentrations variables de 300 à 200 000 ml^{-1} dans le cas des expériences concernant l'influence du facteur trophique. Les coupelles sont maintenues dans des bacs thermostatés couverts à 3 températures : 12° – 15° – 20° placés dans une chambre à température constante à 15°.

Les méthodes propres à chaque type d'expérimentation sont exposées dans la suite de cette note.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. Influence de l'intensité lumineuse

La lumière représente un facteur important du contrôle de la reproduction des Invertébrés, de nombreux exemples peuvent en être donnés surtout chez les

organismes benthiques (Segal, 1970). Dans ce cas, la photopériode semble avoir le rôle essentiel et quoique son mode d'action demeure énigmatique, on sait qu'elle agit au niveau de la maturation des gonades de Crustacés (Mocquart *et al.*, 1976).

En ce qui concerne les animaux planctoniques et plus particulièrement les Crustacés, peu d'expérimentations concernent le rôle de la lumière sur la reproduction proprement dite. Marshall et Orr (1955-1972) relie la ponte des *Calanus* aux migrations nyctémérales : ces animaux pondent près de la surface la nuit, mais le rythme des pontes nocturnes n'est pas constant (Marshall et Orr, 1952 et 1953). Chez *Calanus helgolandicus* c'est la lumière du matin après l'obscurité de la nuit qui semble stimuler la ponte (Mullin, 1968). Valentin (1972) étudiant le rythme de ponte chez *C. Typicus* à l'obscurité complète, a montré que les pontes se produisent durant les premières heures suivant la mise en élevage sans qu'un rythme particulier n'apparaisse alors que les animaux placés à la lumière pondent la nuit préférentiellement. Mullin et Brooks (1967) notent l'effet dépressif d'une forte intensité lumineuse sur les pontes de *Rhinca-lanus nasutus*. Iwasaki et coll. (1977) observent chez *Acartia* sp. des effets inverses de l'éclaircissement sur la production d'œufs selon la température. De même, la durée de vie des animaux à la lumière est soit plus courte qu'à l'obscurité (20°C), soit allongée (15°C). Tandis que Parrish et coll. (1978) sous un éclaircissement continu (600 lux), notent des pontes régulières toutes les heures, sans qu'aucun rythme apparent de fréquence ou d'abondance ne se dessine.

Ainsi, l'intensité lumineuse et la photophase peuvent avoir des effets complexes selon les espèces et les conditions physiques des élevages. Afin de vérifier l'influence de ce facteur, dont le rôle précis mériterait une étude approfondie, nous avons réalisé des expériences comparatives correspondant à différentes conditions d'élevage, en présence ou en absence d'une photophase naturelle.

Expérimentation

Les femelles sont séparées en 2 lots : l'un maintenu en chambre obscure, l'autre placé dans une salle d'élevage recevant la lumière du jour atténuée.

Dans les 2 cas, les élevages sont maintenus à 16° et nourris à des concentrations d'Algues de 150 000 cellules ml^{-1} (lots a) et 20 000 cellules ml^{-1} (lot b).

Les élevages ont été faits à la fin de l'été (*T. stylifera* et lot a de *C. typicus*) et en fin d'hiver (*C. typicus*, lot b).

Résultats (Fig. 1)

1) Pourcentages de femelles qui pondent

a) alternance jour-nuit; le pourcentage de femelles qui pondent (maximum 90 à 100%) le premier jour chez *C. typicus* (lots a et b) ou les 2 premiers jours chez *T. stylifera*, diminue rapidement les jours suivants.

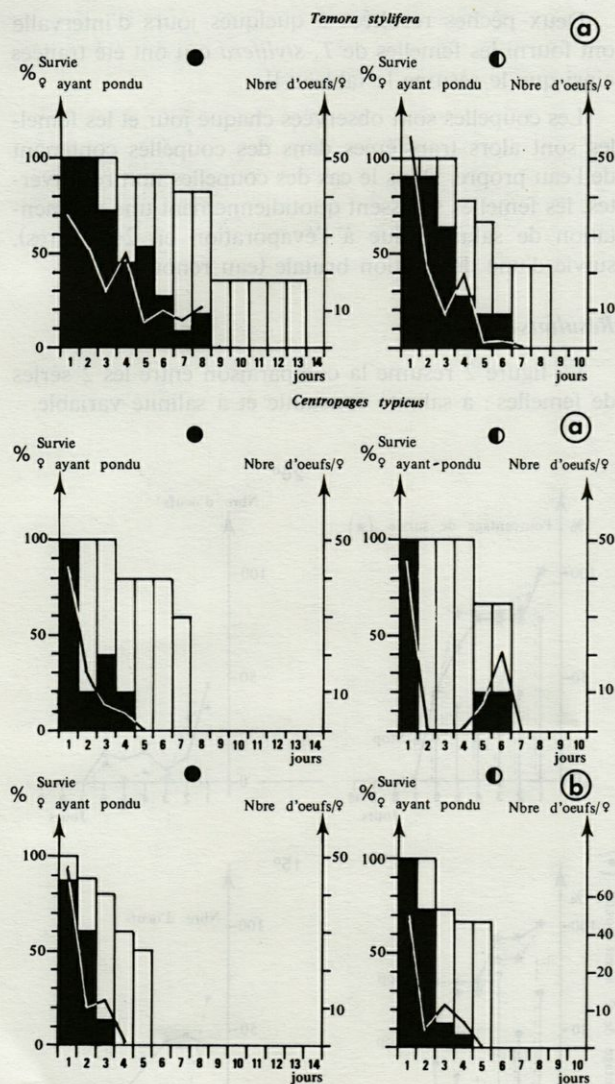


Fig. 1. - Copépodes femelles maintenues en élevage à l'obscurité (cercle noir) ou sous une alternance jour-nuit naturelle : taux de survie (histogramme blanc), pourcentage de femelles qui pondent (histogramme noir) et nombre d'œufs pondus (trait). Nourriture : *P. tricornutum* a = 200 000 C.ml⁻¹, b = 20 000 C. ml⁻¹.

*Copepods females reared in the dark (dark circle) or in day-night condition : survival rates (open diagram), percentage of eggs laying females (dark diagram), number of eggs (continuous line). Food = *P. tricornutum* a = 200 000 cells.ml⁻¹, b = 20 000 cells.ml⁻¹.*

Lorsque la nourriture est abondante 60% des femelles de *T. stylifera* pondent le 3^e jour, puis 30 à 20% jusqu'au 6^e jour. Pour *C. typicus* (lot a) alors que toutes les femelles ont pondu le premier jour, une seule a pondu une seconde fois, le 5^e et 6^e jours. Ce qui correspond d'après nos observations, au temps nécessaire à la maturation des ovocytes entre deux pontes.

Lorsque la nourriture est limitante (lot b), 70% des femelles de *Centropages* pondent le second jour, mais seulement 10% le 3^e et le 4^e jour.

b) à l'obscurité, les pourcentages diminuent plus progressivement. Lorsque la nourriture est abondante 70% des femelles de *T. stylifera* pondent le 3^e j., 50% les 4^e et 5^e j., 30% le 6^e j., enfin entre 10% et 20% jusqu'au 8^e jour. Chez *C. typicus* au contraire, 20 à 40% ne pondent que du 2^e au 4^e j.

Lorsque la nourriture est pauvre, 60% des femelles de *C. typicus* pondent le 2^e jour et 10% le 3^e et dernier jour.

2) Pourcentages de survie

a) alternance jour-nuit; lorsque la nourriture est abondante, les pourcentages de survie sont de 100% jusqu'au 3^e ou 4^e jour. Ils décroissent à 80 ou 70% les 4^e et 5^e j. 40% des *T. stylifera* se maintiennent jusqu'au 8^e j. alors que les *C. typicus* ne dépassent pas le 6^e j.

Lorsque la nourriture est insuffisante, les taux de mortalité sont de 100% dès le 5^e j.

b) obscurité; lorsque la nourriture est abondante, les taux de survie décroissent progressivement par paliers de 100% à 40% le 9^e j. pour *T. stylifera* et au 7^e j. pour *C. typicus*.

Lorsque la nourriture est insuffisante, les élevages ne dépassent par 5 jours.

3) Nombre moyen d'œufs pondus par femelle

Ces nombres sont de l'ordre de 50 à 60 œufs par femelle de *C. typicus* (lots a et b respectivement) et de 80 œufs par femelle de *T. stylifera*, indépendamment du facteur photique (Tabl. I).

Tabl. I. - Nombre moyen d'œufs pondus par femelle (± E.S.) pendant la durée de vie en élevage, sous alternance jour-nuit ou à l'obscurité. a = 150 000 cells.ml⁻¹, b = 20 000 cells.ml⁻¹ (n = nombre de femelles).

Mean number of eggs laid per female (± S.E.) during time of rearing (n = number of females) in day-light or dark conditions.

<i>Centropages typicus</i>	a	Obscurité	50 ± 11,6	n = 5
		jour/nuit	51 ± 12	n = 5
<i>Centropages typicus</i>	b	Obscurité	63 ± 8,2	n = 15
		jour/nuit	54 ± 7,6	n = 15
<i>Temora stylifera</i>	a	Obscurité	91 ± 12	n = 11
		jour/nuit	84 ± 13	n = 11

Le rythme et l'ampleur des pontes apparaissent figure 1.

Les nombres moyens d'œufs pondus, pendant leur durée de vie au laboratoire, par les femelles, ne sont pas significativement différents à l'obscurité ou sous alternance jour-nuit (test de Willcowon, Mann et Whitney au seuil de probabilité 95%).

Le facteur photique, au moins lorsqu'il s'agit de faibles intensités lumineuses (dans la gamme du spectre visible), ne semble donc pas jouer un rôle capital dans la

ponte au cours d'élevages à court terme de *T. stylifera* et *C. typicus* : même si les pontes sont plus étalées dans le temps à l'obscurité, leur abondance demeure la même.

Cependant à conditions trophiques et thermiques identiques une durée de vie plus longue des femelles est obtenue à l'obscurité complète pour *C. typicus* (7 j.) et *T. stylifera* (13 j.) au moins dans le cas où la nourriture est fournie en abondance. Ces valeurs tendent à diminuer lorsque l'apport alimentaire est réduit.

La diminution de l'activité motrice des Copépodes à l'obscurité assurant une économie des dépenses, est sans doute une cause de longévité.

II. Influence de la salinité

Le rôle de la salinité dans la physiologie des Copépodes pélagiques est généralement peu étudié, en raison probablement de la salinité du milieu marin ouvert où vivent ces animaux. Des études expérimentales ont surtout été entreprises sur les effets de la salinité au moment de l'éclosion des œufs (Mc Laren et coll., 1967; Bernard, 1970, Uye, 1980).

A Banyuls, les variations de salinité des eaux dues aux dilutions pluviales sont importantes aussi bien en surface que pour l'ensemble de la couche d'eau 0-50 m.

Dans le milieu naturel, les Copépodes planctoniques sont amenés à supporter des variations de salinité $\Delta S_{\text{‰}}$ de ± 2 à 3‰ , dans une gamme de salinité de 35‰ à plus de 38‰ . En élevage, au contraire, des sursalures risquent de se produire.

Expérimentation

Les élevages étant maintenus dans une chambre à 15° , ventilée, nous avons testé l'influence que pouvait avoir une augmentation de salinité due à une forte évaporation. Une vérification a montré en effet que l'eau des coupelles d'élevage (20 à 30 ml) dont la salinité au départ se situe entre 37 et 38‰ laissée dans les bains thermostatés sans couvercle, atteint des salinités de 39‰ à 41‰ après 24 heures.

Tabl. II. - Caractéristiques des expériences sur l'influence des variations de salinité.

Characteristics of the salinity-changes experiments.

	Première pêche (17.11.77)	Deuxième pêche (23.11.77)
Nombre d'animaux	3 lots de 14 à 15 ♀ isolées	3 lots de 7 à 9 ♀ isolées
T° expérience	20° 15° 12°	20° 15° 12°
S ‰	Coupelles sans couvercle Evaporation $\Delta S_{\text{‰}}$ moyen : + 4,5‰ + 3,5‰ + 2,5‰	Coupelles avec couvercle Pas d'évaporation $\Delta S_{\text{‰}} = 0$
Nourriture	: <i>Phaeodactylum</i> 200 000 $\mu\text{L.m}^{-1}$ - obscurité	

Deux pêches récoltées à quelques jours d'intervalle ont fourni les femelles de *T. stylifera* qui ont été traitées ainsi que le résume le tableau II.

Les coupelles sont observées chaque jour et les femelles sont alors transférées dans des coupelles contenant de l'eau propre. Dans le cas des coupelles non recouvertes, les femelles subissent quotidiennement une augmentation de salinité (due à l'évaporation en 24 heures), suivie d'une diminution brutale (eau renouvelée).

Résultats

La figure 2 résume la comparaison entre les 2 séries de femelles : à salinité constante et à salinité variable.

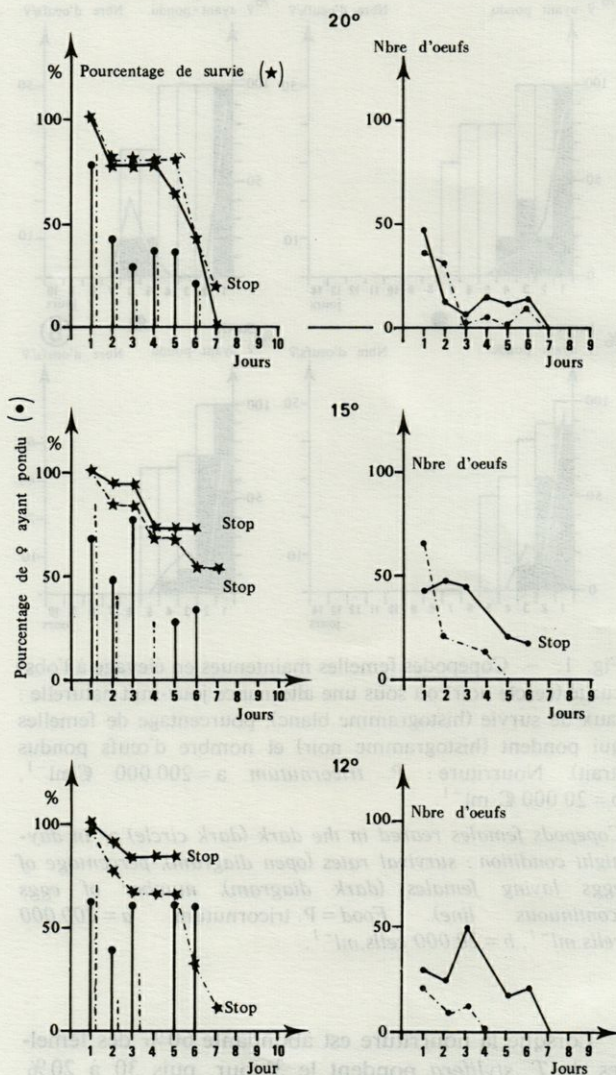


Fig. 2. - Copépodes femelles en élevage soumises à des salinités variables (---*) ou à des salinités constantes (—). Comparaison du taux de survie, du taux d'individus qui pondent et du nombre d'œufs pondus, à 3 températures.

Copepods females reared under salinity changes (---) or under constant salinity. Survival rates, percentages of eggs laying females and number of eggs are compared at 3 temperatures.

1) Pourcentages de femelles qui pondent

Le pourcentage de femelles qui pondent le premier jour après la capture dans les 2 séries, est du même ordre de grandeur : de 78 % à 83 % à 20°; de 67 % à 86 % à 15° et de 61 % à 66 % à 12°. Les pontes se poursuivent ensuite jusqu'au 6^e j. aux 3 températures aux fortes salinités et seulement jusqu'au 4^e j. à 15° et au 3^e j. à 12° lorsque la salinité demeure constante. Les femelles semblent stimulées par les salinités élevées ou par les fluctuations de salinités sauf à 20° où ces variations semblent moins favorables. Le nombre de jours de ponte des femelles est plus important pour une salinité variable quelle que soit la température. En d'autres termes la variation de salinité entretiendrait le stimulus physiologique conduisant à la ponte.

2) Pourcentages de survie

A 20° les taux de mortalité sont identiques dans les 2 séries : de 100 % à 40 % le 6^e j., semblant indiquer que le facteur halin n'est pas plus important que le facteur thermique. A 15°, les pourcentages de survie décroissent paradoxalement plus vite dans la série à salinité constante. A 12°, le même phénomène s'amorce au moment où l'élevage a été interrompu. Les variations de salinité semblent ainsi compenser une action défavorable de la température.

3) Nombre d'œufs pondus

Le nombre d'œufs pondus par jour de ponte apparaît plus important pour la série à salinité élevée et variable, quelle que soit la température. Le nombre total moyen d'œufs pondus par femelle pendant le temps d'élevage (7 jours) est résumé tabl. III.

Tabl. III. - Nombre moyen d'œufs pondus par femelle pendant la durée totale d'élevage (\pm E.S.) dans des conditions de salinité variable ou constante.

Mean number of eggs laid per female (\pm S.E.) during time of rearing under salinity-changes or constant salinity.

Série à salinité constante			Série à salinité variable		
20°	54 \pm 17,5	(n = 6)	20°	65 \pm 12	(n = 14)
15°	80 \pm 19,6	(n = 7)	15°	91 \pm 19,4	(n = 14)
12°	23 \pm 9,3	(n = 9)	12°	99 \pm 14,7	(n = 15)

A 20° et à 15° la comparaison de l'abondance moyenne des pontes journalières des femelles n'est pas significativement différente (test Wilcoxon-Mann et Whitney au seuil de probabilité de 95 %). La comparaison avec le nombre moyen d'œufs pondus à 12° indique par contre une influence positive que l'on peut attribuer aux fortes salinités ou à ses variations. Toutefois, il s'agit d'animaux mis dans des conditions thermiques ne correspondant pas à leur optimum saisonnier (entre 18 et 15°). Au total, tout se passe donc comme si une modification journalière de la salinité dans le sens d'une sursalure était soit indifférente pour la ponte, soit stimulante lorsque la température, inférieure à celle où vit normalement l'animal devient limitante.

III. Influence de la température

Le cycle des variations de température est un des facteurs les plus évidents que l'on puisse corréliser avec les cycles saisonniers des pontes observées *in situ*. Chez les Copépodes, le nombre d'œufs récoltés directement dans des prélèvements a été corrélé à la température *in situ* (Valentin, 1972). Le volume d'une ponte peut dépendre indirectement de la température où vit l'espèce : ainsi Mc Laren (1965) montre chez *Pseudocalanus minutus* que le volume des œufs contenus dans les sacs ovigères, est relié à la longueur du céphalothorax des femelles, cette dimension étant elle-même dépendante de la température.

Expérimentation

Afin de vérifier une influence éventuelle de la température sur la reproduction, nous avons utilisé les valeurs des pontes obtenues d'une part avec les femelles de *T. stylifera* maintenues à salinité constante et sous forte concentration alimentaire (Fig. 2, Tabl. III), d'autre part avec l'ensemble des élevages (Tabl. V).

Tabl. IV. - Concentrations expérimentales de *Phaeodactylum* utilisées. (1) La chlorophylle des cultures d'Algue a été dosée par spectrofluorimètre (Neveux, com. pers.). (2) Équivalents carbone d'après Fiala-Médoni (1978).

Concentrations of *Phaeodactylum* used in experiments.

Nombre de cellules par ml	Equivalent chlorophylle $\mu\text{g.l}^{-1}$ (1)	Equivalent carbone mg.l^{-1} (2)
300	0,14	0,0018
600	0,27	0,0035
20 x 10 ³	5,70	0,118
160 x 10 ³	50,80	0,90
200 x 10 ³	66,70	1,18

Résultats (Fig. 2)

1) Pourcentages de femelles qui pondent

Ces pourcentages sont toujours maximaux, le premier jour de 86 % à 66 %, aux 3 températures. Ils décroissent rapidement de 43 % (15°) à 11 % (12°) le 2^e j.

Les pontes se poursuivent à 20° jusqu'au 6^e j. (16 % des femelles). A 15° et à 12° les dernières pontes se produisent le 4^e et le 3^e j. et n'intéressent que 1 ou 2 femelles.

2) Pourcentages de survie

Les pourcentages de survie des femelles sont identiques aux 3 températures, les 2 premiers jours (100 % et 80 % en moyenne). A 20° le taux de survie demeure constant jusqu'au 5^e j. puis décroît. A 15° la moitié des individus sont vivants le 7^e j. et seulement 11 % à 12°.

Mais les élevages ayant été interrompus au bout d'une semaine, il est impossible de préciser l'influence de la température sur la longévité. L'expérimentation sur d'autres espèces montre des résultats variables. Bernard

(1963) note l'absence d'action de la température sur la longévité d'*Euterpina acutifrons* entre 16 et 23°. De même Corkett et Urry (1968) montrent que *Pseudocalanus elongatus* survit mieux à 10° qu'à des températures supérieures. *Eurytemora affinis* et *E. herdmani* peuvent survivre en élevage de 105 jours (2°) à 9 jours (23°) (Katona, 1970). De plus l'auteur insiste sur l'action en synergie de la température et de la salinité.

3) Nombre d'œufs pondus

Les nombres moyens d'œufs pondus par femelle pendant les 7 jours d'élevage sont de : 54 à 20°, 80 à 15° et 23 à 12°. La comparaison des nombres totaux des œufs pondus par toutes les femelles en expérience (test de W.M.W.) indique que seule la série à 12° est significativement différente (probabilité 95%) des deux autres.

A une saison donnée, une température expérimentale inférieure à celle de l'eau où vivent les femelles, peut être défavorable et provoquer une diminution significative de l'abondance des pontes; tout se passe comme si une température trop basse pour la température de la saison amenait les femelles à « retenir » leurs œufs, sous des conditions nutritionnelles favorables.

Dagg (1978) a montré chez *C. typicus* que le nombre d'œufs pondus croissait avec la température différemment selon la saison. Au contraire, chez *T. stylifera*, un optimum de ponte a été observé à 17°, indépendamment de la saison (Abou-Debs, 1979). Pour cette espèce, Bernard (1970) note que les limites inférieures et supérieures de ponte dans la baie d'Alger se situaient à 8° et 28°, mais ne fournit aucune indication concernant l'abondance des pontes. Cet auteur observe les limites supérieures de température de ponte (29° pour des populations d'été et 26° pour celles d'hiver) et en tire conclusion qu'il existerait chez cette espèce une race physiologique d'été et une race d'hiver, rejoignant en cela Gaudy (1971).

Acartia clausi vit plus longtemps à 15° qu'à 20° mais pond davantage à 20° qu'à 15° (Iwasaki et coll., 1977). D'après Corkett et McLaren (1969) la température, alliée à la quantité de nourriture serait le facteur limitant de la reproduction de *Pseudocalanus* : la température déterminant le temps d'éclosion des œufs d'un sac ovigère, et un nouveau sac ne pouvant se former qu'ensuite. Mais le nombre d'œufs n'apparaît pas corrélé obligatoirement à la seule température : Corkett et Zillioux (1975) men-

Tabl. V. - Nombre d'œufs pondus par des femelles nourries sous différentes concentrations d'Algue, au cours des différentes saisons; chaque valeur représente la moyenne des pontes d'une dizaine de femelles.

Number of eggs laid per females reared with various algal concentrations during different seasons; each value is the mean of eggs laid by about 10 females of *T. stylifera* and *C. typicus*.

Teneur en chlorophylle µg.l ⁻¹	<i>Temora</i>			<i>Centropages</i>			Saisons
	12°	15°	20°	12°	15°	20°	
0,09	32 ± 12	26 ± 11	—	69 ± 9 61 ± 8	62 ± 7	—	Hiver
	(122 ± 29)			—	107 ± 2	40 ± 6	Printemps
	38 ± 5	29 ± 8	30 ± 3	37 ± 3			Été
0,14	—	19 ± 4	51 ± 7	—			—
	34 ± 5	49 ± 10	16 ± 4	—			—
0,14	10	—	32	—	40 ± 11	26 ± 16	Hiver
0,27	27 ± 5	46 ± 9	49 ± 5	55 ± 11	55 ± 7	72 ± 24	Automne
5,7	—	24 ± 4	42 ± 5	—	—	—	Été
	35 ± 5	43 ± 6	27 ± 4	24 ± 10	26 ± 1	45 ± 6	Automne
	24 ± 7	20 ± 7	15 ± 4	33 ± 1	47	52 ± 1	Hiver
	17 ± 5	18 ± 4	29 ± 6	37 ± 6	35 ± 3	39 ± 4	—
	—	—	—	36 ± 8	38 ± 16	47 ± 16	—
50,8	—	—	—	51 ± 6	63 ± 8	—	—
	—	—	—	—	50 ± 12	—	Automne
66,7	99 ± 15	91 ± 12	65 ± 12	—	—	—	Automne
	—	91 ± 19	52 ± 17	—			—
	—	80 ± 20	—	—			—
—	—	31 ± 5	—			—	Hiver

tionnent également cette absence de corrélation chez *A. tonsa* et *T. longicornis*.

Dans l'ensemble de nos élevages (Tabl. V) la recherche d'une relation entre la température et la ponte (toutes nourritures confondues), fait apparaître l'indépendance de la température vis-à-vis du nombre d'œufs pondus pour *T. stylifera* et *C. typicus* (test non paramétrique de coefficient de corrélation de Kendall au seuil, P = 95 % de probabilité). Il semble bien que la température devienne un facteur limitant uniquement lorsque la nourriture est abondante, ce que Uye (1981) a montré également chez *Acartia*.

IV. Influence de la concentration en chlorophylle

Parmi les différents facteurs agissant sur la reproduction des Copépodes, la teneur en chlorophylle reflétant la richesse des eaux en particules algales, semble jouer un rôle important dans le déclenchement et l'ampleur de la ponte.

De nombreux travaux expérimentaux témoignent de l'importance du facteur nutritionnel (Marshall et Orr, 1952; Corkett et McLaren 1969; Harris et Paffenhofer, 1976; Zurlini *et al.*, 1978). Vives (1970) et Valentin (1972) ont établi des correspondances positives entre quantité de phytoplancton *in situ* et quantité de nauplii ou d'œufs récoltés dans les pêches du zooplancton. Ces résultats sont comparables à ceux donnés par Weglenska (1971) pour divers Crustacés filtreurs d'eau douce. Tandis que Dagg (1978) comparant la fertilité des femelles de *C. typicus* en élevage sur *Gonyaulax* et *in situ*, montre que la reproduction est limitée *in situ* par la pauvreté en phytoplancton.

Expérimentation

L'influence de la concentration en chlorophylle a été testée dans la gamme des teneurs en chlorophylle de l'eau de mer à Banyuls. Celles-ci s'échelonnent de 0,20 µg l⁻¹ à 3,47 µg l⁻¹ en moyenne mensuelle au cours d'une année

L'expérimentation écophysiological de l'influence de ce facteur sur les pontes a été faite à l'aide d'une souche d'Algues : *Phaeodactylum tricornutum* (Tabl. IV). Une étude antérieure (Person - Le Ruyet, 1972) montre que cette Algue est bien consommée par *T. stylifera* et *C. typicus*.

Les concentrations de 200 000 cellules ml⁻¹ de *Phaeodactylum* (soit 66,7 µg de chlorophylle. l⁻¹) apparaissent donc tout à fait en dehors des normes naturelles. Par contre, les concentrations de 20 000 cellules. ml⁻¹ rejoignent certaines fortes valeurs de chlorophylle observées fin juillet. Les faibles concentrations de 600 à 300 cellules. ml⁻¹ correspondent aux valeurs de la biomasse les plus faibles observées. A titre de comparaison, des femelles ont été maintenues à jeun, en eau de mer vieillie non filtrée (teneur en chlorophylle environ 0,09 µg l⁻¹).

Résultats

Le tableau V résume les observations réalisées au cours d'une année pour *Temora stylifera* et *Centropages typicus*. Les valeurs expérimentales sont portées Fig. 3.

1) Durées de survie

Dans les élevages, les durées de survie ont été de 2 à 5 jours minimales à 20° et de 7 à 11 j. maximales à 12°. Ces durées moyennes sont résumées Tabl. VI. La dynamique des pontes au cours des différentes expériences sera exposée plus précisément par ailleurs (S. Razouls, en préparation).

Tabl. VI. - Durée moyenne de survie *T. stylifera* et *C. typicus* en élevage. P = concentration de *Phaeodactylum* (µg chlorophylle.l⁻¹).

Mean survival time of *T. stylifera* and *C. typicus* in laboratory. P. = *Phaeodactylum* concentrations.

		P < 5,7	Eau de mer	P > 5,7
<i>T. stylifera</i>	20°	2 - 3 j	3 - 4 j	3 - 8 j
	15°	4 j	4 - 7 j	5 - 14 j
	12°	7 j	4 - 8 j	8 - 11 j
<i>C. typicus</i>	20°	3 - 5 j	9 j	4 - 6 j
	15°	5 - 7 j	5 - 10 j	5 - 10 j
	12°	6 - 8 j	9 j +	8 - 11 j

2) Nombre d'œufs pondus

Les pontes des individus non nourris, conservés en eau de mer vieillie sont du même ordre de grandeur que celles des individus placés dans de faibles concentrations de nourriture. Ces valeurs se situent en moyenne entre 16 et 51 œufs pour *T. stylifera* et 37 à 66 œufs pour *C. typicus* (bande hachurée Fig. 3).

Ces résultats sont en accord avec ceux de Marshall et Orr (1952, 1953) qui ont montré que les femelles de *Calanus finmarchicus* au laboratoire ou *in situ* nourries avec de faibles concentrations pondent un nombre d'œufs du même ordre de grandeur que des femelles à jeun. Chez *C. hyperboreus*, également, Conover (1967) mentionne que la reproduction une fois engagée est indépendante de la présence ou non de nourriture, seul l'initiation de la maturation des gonades nécessiterait une alimentation riche. Ce qui implique un processus de constitution de réserves analogue à celui de *Pseudocalanus*, capable de stocker des lipides et la diminution de la quantité de nourriture entraîne une réduction du sac à huile mais non de la reproduction (Corkett et Mc Laren, 1969).

On a recherché si une relation liait les valeurs : nombre d'œufs pondus et concentration alimentaire

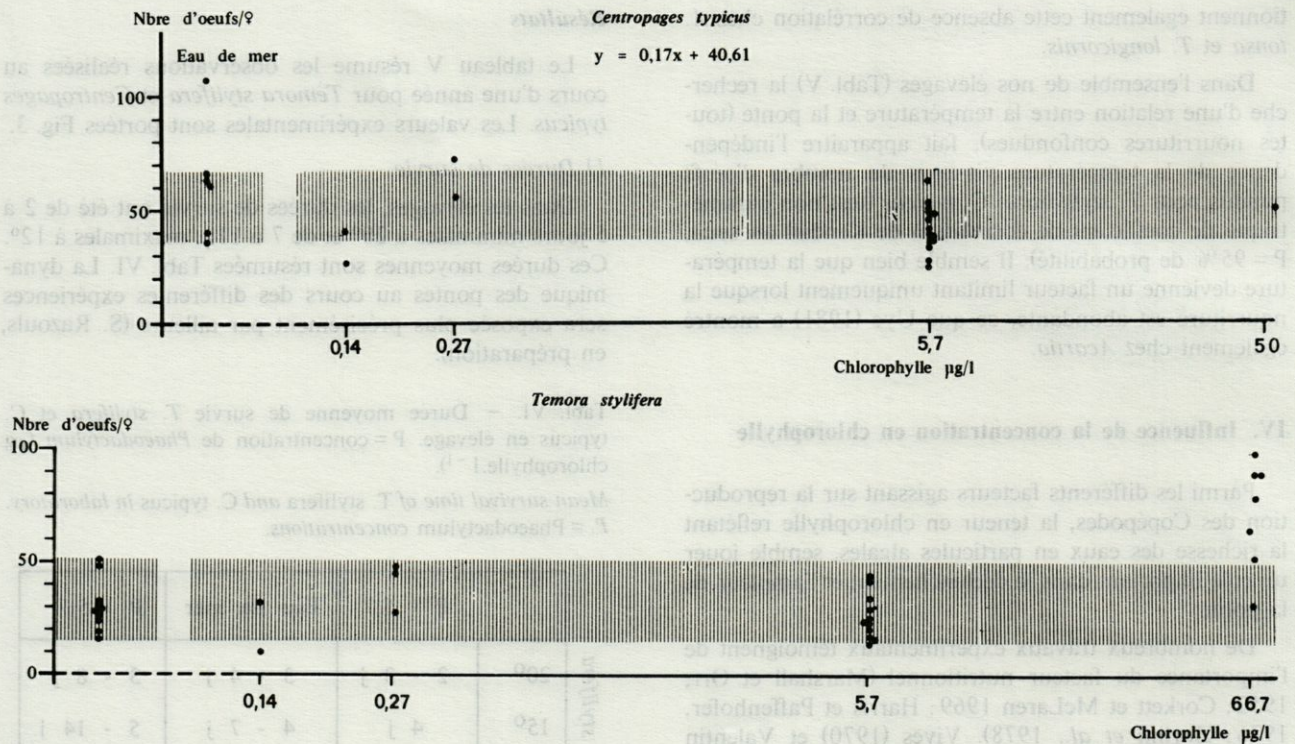


Fig. 3. — Relation entre le nombre moyen d'œufs pondus par les femelles de *C. typicus* et *T. stylifera*, en élevage nourries à différentes concentrations de chlorophylle *a* (*P. tricornutum*). Abscisse en échelle logarithmique. Chaque point représente une moyenne de 10 observations individuelles de ponte. La bande grisée matérialise la gamme du nombre d'œufs pondus en eau de mer seule.

Relationship between the mean numbers of eggs laid per females of *C. typicus* and *T. stylifera*, reared with various concentrations of chlorophyll *a* (*P. tricornutum*). X-axis is in logarithmic scale. Each point is the mean of eggs laid by about 10 females. The hachured band represent the range of number of eggs laid by females in sea water.

dans la gamme 0,1 à 66,7 μg chlorophylle. l^{-1} — on a vérifié l'indépendance avec la température.

Pour *T. stylifera* un calcul de corrélation (test de Kendall) met en évidence qu'il existe une relation significative ($P = 95\%$) entre le nombre d'œufs pondus et la concentration en chlorophylle. Toutefois si l'on supprime les fortes concentrations (5,7 $\mu\text{g}l^{-1}$) la relation n'est plus significative.

Pour *C. typicus* le même calcul de corrélation montre également l'absence de relation significative entre la fécondité et les faibles concentrations. Comparaison avec les concentrations de chlorophylle *in situ*.

La quantité d'œufs pondus par les femelles le 1^{er} jour après la capture a été mise en parallèle avec la teneur en chlorophylle de l'eau à la même date.

Le nombre d'œufs pondus dans les 24 heures après la capture est considéré comme celui qui aurait été libéré dans la nature dans le même temps et comme le reflet de l'influence des conditions trophiques du milieu sur la maturation des ovocytes. Ce nombre détermine la *capacité minimale* de reproduction d'une population de Copépodes pour les conditions du moment. Aucun rapport significatif n'a pu être mis en évidence entre ces deux grandeurs (Fig. 4), ou entre le nombre d'œufs et les teneurs en chlorophylle décalées d'une semaine.

50 à 90% de la totalité des œufs produits pendant le temps d'élevage étant pondus le premier jour suivant la capture, une meilleure corrélation ne pourrait être obtenue en utilisant l'ensemble des pontes par femelle dans le calcul. On peut donc supposer que les substances dissoutes dans l'eau de mer, telles vitamines ou oligo-éléments contribuent à la physiologie de la reproduction. Quelques expériences comparatives sur *Acartia clausi* femelles (Valentin, 1972) « élevées » en eau de mer pure ou additionnée de vitamine B_{12} ou de filtrat d'Algues sont cependant demeurées négatives. De même, l'hypothèse mécaniste du déclenchement de la ponte, provoquée par l'ingestion de sphères de latex, testée sur *A. tonsa* (Parrish et Wilson, 1978) n'a pu être vérifiée. L'étude de la qualité de la nourriture paraît actuellement plus prometteuse.

Checkley (1980) suggère que la quantité d'azote présente dans le milieu limiterait la production d'œufs chez *Paracalanus parvus*.

La limitation de la ponte de *T. stylifera* nourries avec *Phaeodactylum* pourrait bien être due effectivement au faible apport azoté de cette Algue d'une part, et d'autre part à sa mauvaise utilisation pour les pontes, comparée à celle de *Cricosphaera* (Abou-Debs, 1979).

Le déterminisme de la ponte pourrait être également

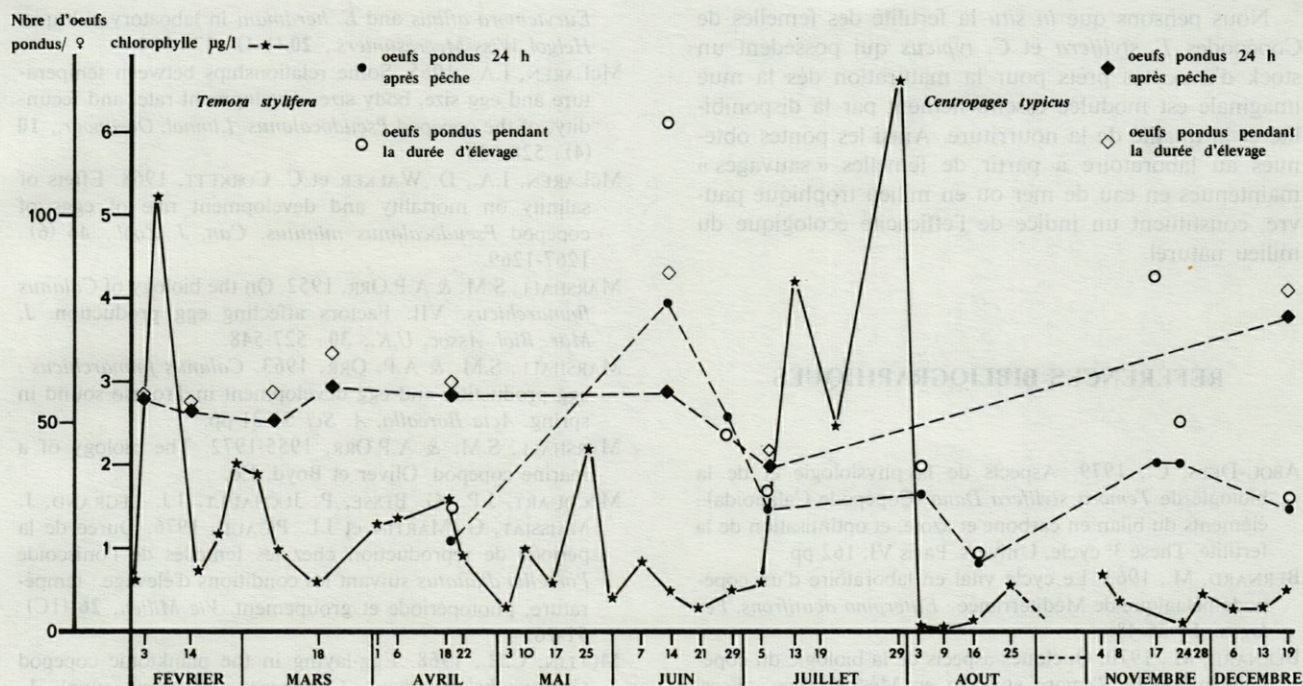


Fig. 4. — Évolution saisonnière de la teneur en chlorophylle de l'eau de mer *in situ*, et du nombre d'œufs pondus par les femelles prélevées aux mêmes dates.

Seasonal evolution of the chlorophyll content in the sea and of the number of eggs laid by females which were caught at the same time.

sous un contrôle enzymologique : en effet d'après Sainain (com. pers.) la formation des sacs ovigères chez *Euchaeta*, serait sous le contrôle de l'aspartate transcarbamylase. La présence de cet enzyme étant elle-même liée aux conditions tropiques.

Seul le rôle de la matière particulaire vivante a été envisagé en détail. Mais la part du tripton doit être prise en considération car cette fraction de la matière en suspension entre pour une bonne proportion dans la ration alimentaire des Copépodes (Poulet, 1976).

CONCLUSION

Pendant les durées d'élevage d'une semaine environ, de femelles « sauvages » de *T. stylifera* et *C. typicus*, certains paramètres de l'environnement expérimental paraissent sans effet sur la ponte, du moins lorsque la nourriture est suffisamment abondante. C'est le cas en particulier de l'alternance jour-nuit selon un cycle d'intensité et de durées naturelles opposées à l'obscurité complète.

Les variations de salinité par contre sont susceptibles de provoquer une augmentation significative du nombre d'œufs pondus, dans le cas où la température est le facteur limitant; par exemple lorsque la température devient inférieure à un optimum thermique saisonnier. L'influence de fortes salinités apparaît alors comme compensatrice et stimule la ponte.

Les variations de température, dans la gamme de celles où vivent les animaux, sont indifférentes pour les pontes, indépendamment des saisons et des conditions trophiques. Ce sont ces dernières qui jouent le rôle prépondérant au niveau de la maturation des ovocytes. Le nombre des œufs pondus n'est pas déterminé par le volume disponible, fonction de la longueur du céphalothorax (obser. pers.) mais par la possibilité d'évolution des ovocytes sur place (Razouls, 1974), selon les processus de grossissement des ovocytes, selon un axe latéro-ventral et dorso-ventral, et de vitellogenèse secondaire. Ceci implique un apport d'énergie et de matière intégrée lors des synthèses qui ne peut être fourni que par les très fortes concentrations de *Phaeodactylum*.

Les femelles maintenues en élevage avec de faibles apports de nourriture pondent un nombre d'œufs indépendant de la concentration en nourriture, et qui représente la capacité de reproduction la plus probable de la population.

De nombreux travaux expérimentaux parmi ceux que nous avons cités, démontrent que la ponte optimale n'est assurée qu'avec de fortes concentrations d'Algues, supérieures aux valeurs moyennes naturelles.

Cependant, Cahoon (1981) montre que les variations des pontes d'*Acartia tonsa* étaient indépendantes du volume d'Algues ou de leur contenu en C et N. Ceci incline à penser qu'un régime alimentaire comportant plusieurs variétés de nourritures est nécessaire pour fournir des oligo-éléments indispensables.

Nous pensons que *in situ* la fertilité des femelles de Copépodes *T. stylifera* et *C. typicus* qui possèdent un stock d'ovocytes prêts pour la maturation dès la mue imaginale est modulée essentiellement par la disponibilité et la qualité de la nourriture. Ainsi les pontes obtenues au laboratoire à partir de femelles « sauvages » maintenues en eau de mer ou en milieu trophique pauvre, constituent un indice de l'efficacité écologique du milieu naturel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABOU-DEBS, C., 1979. Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* Dana (Copépode Calanoïda) : éléments du bilan en carbone et azote, et optimisation de la fertilité. Thèse 3^e cycle, Univers. Paris VI, 162 pp.
- BERNARD, M., 1963. Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée : *Euterpina acutifrons*. *Pelagos*, **1** : 35-48.
- BERNARD, M., 1970. Quelques aspects de la biologie du copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, **11** : 1-196.
- BERNARD, M., M. BRACI, Y. LALAMI et M. MOUEZA, 1967. Tolérance des œufs de copépodes pélagiques aux variations de salinité. *Pelagos*, **7** : 85-93.
- CHECKLEY, D.M., 1980. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply : laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (3) : 430-446.
- CONOVER, R.J., 1965. Notes on the molting cycle, development of sexual characters and sex ratio in *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana, (Leiden)* **8** : 308-320.
- CONOVER, R.J., 1967. Reproductive cycle, early development and fecundity in laboratory populations of the copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana, (Leiden)* **13** : 61-72.
- CORKETT, C.Y. & I.A. Mc LAREN, 1969. Egg production and oil storage by the copepod *Pseudocalanus* in the Laboratory. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 90-105.
- CORKETT, C.Y. & E.J. ZILLIOUX, 1975. Studies on the effect of temperature on the egg laying of three species of calanoids copepods on the laboratory. *Bull. plankton Soc. Jpn*, **21** (2) : 13-21.
- DAGG, M., 1978. Estimated, *in situ*, rates of egg production for the copepod *Centropages typicus* (Krøyer) in the new York Bight. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, **34** (3) : 183-196.
- FIALA-MEDIONI, A., 1978. Nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies) : données éthologiques, écophysiologicals et écologiques. Thèse doct. Es-Sciences, Univers. Paris VI.
- GAUDY, R., 1971. Étude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*C. typicus*, *A. clausi* et *T. stylifera*). *Mar. Biol.*, **9** (1) : 65-70.
- HARRIS, R.P. & G.A. PAFFENHOFER, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **56** : 675-690.
- IWASAKI, H. KATOH & T. FUJYAMA, 1977. Cultivation of marine copepod, *Acartia clausi*. Factors affecting the generation time and egg production. *Bull. Plankton Soc. Jpn*, **24** (1) : 55-61.
- KATONA, K., 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgol Wiss Meeresunters.*, **20** (1-4) : 373-384.
- McLAREN, I.A., 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate, and fecundity, of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (4) : 528-538.
- McLAREN, I.A., D. WALKER et C. CORKETT, 1968. Effets of salinity on mortality and development rate of eggs of copepod *Pseudocalanus minutus*. *Can. J. Zool.*, **46** (6) : 1267-1269.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **30** : 527-548.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1963. *Calanus finmarchicus* : egg production and egg development in Tromsø sound in spring. *Acta Borealla, A. Sci* **5** : 21 pp.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1955-1972. The biology of a marine copepod. Oliver et Boyd, Ed.
- MOCQUART, J.P., G. BESSE, P. JUCHAULT, J.J. LEGRAND, J. MAISSIAT, G. MARTIN et J.L. PICAUD, 1976. Durée de la période de reproduction chez les femelles de l'oniscoïde *Porcellio dilatatus* suivant les conditions d'élevage : température, photopériode et groupement. *Vie Milieu*, **26** (1C) : 51-76.
- MULLIN, C.H., 1968. Egg-laying in the planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Crustaceana, (Leiden)*, suppl. **1** : 29-34.
- MULLIN, M.M. & E.R. BROOKS, 1970. Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. In : Steele (ed) Marine food chains. Univ. Calif. Press, Berkeley.
- PARRISH, K.K. & D.F. WILSON, 1978. Fecundity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda : calanoïda) in standardized culture. *Mar. Biol.*, **46** : 65-81.
- PERSON-LE RUYET, J., 1972. Étude expérimentale de la nutrition végétale des copépodes planctoniques. Thèse 3^e cycle. Univers. Paris VI.
- POULET, S.A., 1976. Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles. *Mar. Biol.*, **34** : 117-125.
- RAZOULS, S., 1974. Maturité sexuelle et fécondité chez les femelles de *T. stylifera* copépode pélagique. *Archs. zool. exp. Gén.*, **115** : 387-399.
- SEGAL, E., 1970. Light-Invertebrates. In Marine Ecology, O. Kinne, Ed.
- UYE, S.I., 1980. Développement of neritic copepods : *Acartia clausi* and *A. steueri*. I - Some environmental factors affecting egg development and the nature of resting eggs. *Bull. Plankton Soc. Jpn*, **3** (1) : 1-9.
- UYE, S.I., 1981. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* and *A. steueri* : a simple empirical model of daily egg production. *J. mar. Biol. Ecol.*, **50** : 255-271.
- VALENTIN, J., 1972. La ponte et les œufs chez les copépodes du Golfe de Marseille : cycle annuel et étude expérimentale. *Tethys*, **4** (2) : 349-390.
- VIVES, F., 1970. Rapport entre l'alimentation et la ponte des copépodes néritiques. XXII Congrès CIESM, Rome.
- WEGLENSKA, T., 1971. The Influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators. *Ekol. Pol.*, **19** (30) : 427-473.
- ZURLINI, G., I. FERRARI & A. NASSOGNE, 1978. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **4** : 59-64.