



HAL
open science

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DE DEUX COPÉODES PÉLAGIQUES TEMORA STYLIFERA ET CENTROPAGES TYPICUS II.

Dynamique des pontes

Suzanne Razouls

► **To cite this version:**

Suzanne Razouls. ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DE DEUX COPÉODES PÉLAGIQUES TEMORA STYLIFERA ET CENTROPAGES TYPICUS II. Dynamique des pontes. Vie et Milieu / Life & Environment, 1982, 32, pp.11 - 20. hal-03012263

HAL Id: hal-03012263

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03012263v1>

Submitted on 18 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 DE DEUX COPÉPODES PÉLAGIQUES *TEMORA STYLIFERA* ET *CENTROPAGES TYPICUS* II. Dynamique des pontes

Suzanne RAZOULS

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

EXPÉRIENCES
RYTHMES DE PONTES
COPÉPODES PÉLAGIQUES

RÉSUMÉ. — Le rythme des pontes est étudié chez deux Copépodes pélagiques *Temora stylifera* et *Centropages typicus*. Les femelles « sauvages » sont nourries avec *Phaeodactylum tricornutum* à différentes concentrations et à trois températures. Chaque jour, le taux de survie, le nombre de femelles qui pondent et le nombre d'œufs pondus sont notés en fonction du temps passé au laboratoire, en tenant compte de la concentration alimentaire, de la température et de la saison. 65 à 100 % des femelles « sauvages » pondent le premier et le second jour après la capture. Aux faibles concentrations alimentaires il n'y a qu'une seule ponte, et le nombre d'œufs est de 52 par femelle chez *C. typicus* et de 33 chez *T. stylifera*. Aux fortes concentrations, les femelles peuvent produire une seconde ponte après 4 à 6 jours : ce qui est le temps nécessaire à la maturation de nouveaux ovocytes. Le nombre d'œufs émis lors de la première ponte peut être utilisé comme indice écologique, typique des animaux vivants dans les conditions du milieu au moment de la capture. L'influence de la température sur les taux ou les rythmes de pontes n'a pu être mis en évidence.

EXPERIMENTS
RYTHM EGG LAYING
PELAGIC COPEPODS

ABSTRACT. — The rhythm of egg laying is studied in two pelagic Copepods : *Temora stylifera* and *Centropages typicus*. The wild females are fed on *Phaeodactylum tricornutum* at various concentrations and temperatures. The rates of survival, number of females and the number of eggs laid per day, are plotted against time spent in the laboratory, taking food concentration, temperature and season into account. 65 to 100 % of "wild" females lay eggs during the first and the second day after capture. At low food concentration, there is only one clutch, and the number of eggs is 53 per female in *Centropages* and 33 per female in *Temora*. At high concentrations, the females may lay another batch after 4 to 6 days : this is the time needed to mature new ovocytes. The number of eggs in the first clutch can be used as an ecological index, typical of animals living in definite conditions. It was not possible to show any influence of temperature on the rates and rhythms of egg laying.

INTRODUCTION

Depuis Crawshay (1915), de nombreuses études ont été entreprises afin de déterminer les potentialités reproductrices des Copépodes dans le cadre général d'estimations de la production secondaire.

L'estimation journalière des pontes durant des périodes d'élevage variable, constitue l'approche la plus facile-

ment accessible de la mesure de fertilité des femelles des Copépodes pélagiques. Chez les espèces qui ont été élevées au laboratoire, *Euterpina acutifrons*, dont les femelles sont porteuses de sacs ovigères ont été particulièrement étudiées (Bernard, 1963; Nassogne, 1970; Zurlini *et al.*, 1978), de même que les femelles de *Pseudocalanus minutus* (Corkett et McLaren, 1969) et *P. elongatus* (Corkett et Zillioux, 1975; Paffenhöfer et Harris, 1976). Parmi les espèces à pontes libres, *Acartia clausi* et *A.*

tonsa, très néritiques, se sont révélées un matériel assez commode car s'adaptant bien aux conditions du laboratoire (Gaudy, 1971; Valentin, 1972; Iwasaki *et al.*, 1977 pour *A. clausi*; Heinle, 1970; Corkett et Zillioux, 1975; Parrish et Wilson, 1978 pour *A. tonsa*). La reproduction d'espèces qui sont d'importantes composantes des biomasses du mésoplancton nordique a été également étudiée: *Calanus spp.* (Marshall et Orr, 1952; Conover, 1967; Paffenhöffer, 1970), *Rhincalanus nasutus* (Mullin et Brooks, 1970). Mais dans la plupart de ces travaux les conditions nutritionnelles sont optimisées, et permettent aux femelles de maximaliser leur potentialité reproductrice. Au contraire, la périodicité des pontes, l'ampleur probable des pontes successives et les limites dans le temps de la fertilité des femelles ne sont que rarement prises en considération.

Cet aspect de la reproduction est abordé ici pour *Temora stylifera* et *Centropages typicus*: nous avons recherché quel était le rythme des pontes des femelles en relation avec la température et l'alimentation, dans une gamme de valeurs naturelles et en tenant compte des différentes saisons. Ces facteurs constituent des éléments régulateurs importants de la dynamique des populations *in situ*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les femelles de *T. stylifera* et *C. typicus* triées dans les pêches de plancton récoltées à l'aide d'un filet WP₂ (vide de maille 160 μ m) sont placées isolément dans des coupelles contenant 20 à 30 cc d'eau de mer du large, « vieille » au laboratoire mais non filtrée. Pour chaque expérience 3 lots de 10 coupelles en moyenne sont répartis dans des bacs thermostatés (à ± 1 °C près) à 20°, 15° et 12 °C, placés à l'obscurité et fermés pour éviter l'évaporation. En raison du cycle d'abondance annuelle des populations *in situ* il y a eu davantage d'expérimentations réalisées en été et en automne avec *T. stylifera* et en hiver avec *C. typicus*. Chaque lot reçoit la même nourriture: soit de l'eau de mer seule, soit l'Algue *Phaeodactylum* à des concentrations de 300 à 200 000 cellules par ml. Chaque jour les coupelles sont observées afin de compter les femelles qui ont pondu, et le nombre d'œufs émis. Les animaux vivants sont alors transférés dans des coupelles propres et replacés dans les mêmes conditions expérimentales.

La fertilité des femelles a été appréciée par deux grandeurs complémentaires représentatives de l'état physiologique de la population moyenne:

1) Le pourcentage de femelles qui pondent chaque jour (pourcentage du nombre total de femelles mises en expériences le premier jour). Cette valeur liée au taux de survie, est donc dépendante du facteur temps. Ce pourcentage représente le taux de fécondité de l'élevage dans des conditions données.

2) Le nombre d'œufs pondus par femelle.

La durée des élevages n'a pas excédé une dizaine de

jours. L'ensemble des résultats pour les 2 espèces a été représenté sur des tableaux regroupant les données expérimentales par saison et par gamme de concentration alimentaire (faible ou forte), le nombre d'œufs pondus ne devient en effet significativement différent que pour la concentration $10 \cdot 10^4$ C/ml (Razouls, 1981). Les fondements de cette présentation seront justifiés lors de l'analyse de l'influence de la température.

Les figures 1 et 2 donnent par contre une illustration détaillée des différentes expériences.

RÉSULTATS

I. Influence de la température

Dans les expériences où la nourriture est abondante, afin de ne pas être un facteur limitant, la production d'œufs apparaît indépendante de la température (Razouls, 1981).

Dans le cas d'expériences avec de faibles concentrations d'Algues (0 à $20 \cdot 10^3$ C/ml⁻¹), l'ensemble des données chez *T. stylifera* et *C. typicus*, a été soumis à une analyse de fréquence de variances pour 3 variables (test G, Sokal et Rohlf, 1969), les variables étant la saison, la température et la concentration d'algues.

Les pontes chez les 2 espèces sont apparues indépendantes de la température, quelles que soient la saison et la concentration alimentaire.

II. Influence de l'alimentation

1. Durée et abondance de la ponte de *Temora stylifera* en élevage (Fig. 1)

a) Concentrations algales faibles, inférieures ou égales à 20 000 C/ml

Pourcentage de femelles qui pondent

Dans toutes les expériences les pourcentages de femelles qui pondent sont plus élevés le premier jour: 66 à 82 % en moyenne (Tabl. I).

Les valeurs observées se répartissent entre 25 % (9/12/76) et 100 % du nombre des animaux en élevage; dans l'ensemble des élevages seuls 23 % de femelles n'ont pas pondu.

A partir du second jour, le nombre de femelles qui pondent décroît très nettement: 7 à 44 %.

Le 3^e jour on observe encore quelques pontes intéressant seulement 0,9 % des femelles. Parallèlement, les durées de survie sont plus faibles sous ces conditions: 2 à 4 jours pour les animaux en eau de mer ou nourris aux plus faibles concentrations, 5 à 7 jours lorsque les rations atteignent 20 000 C/ml.

Abondance journalière des pontes (Tabl. I)

Dans tous les cas, les œufs sont pondus en plus grand nombre dans les premières 24 heures suivant la

Temora stylifera

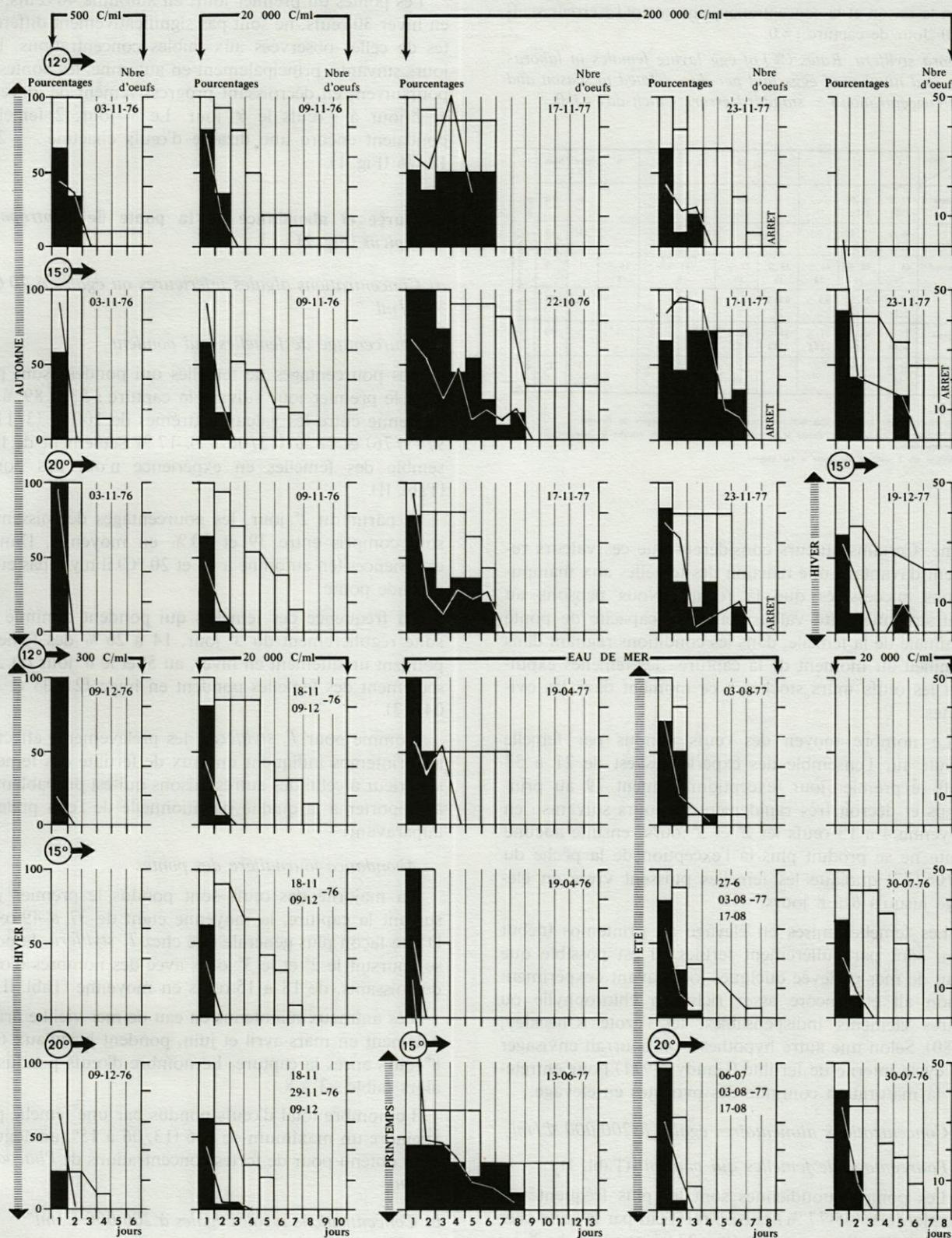


Fig. 1. — *Temora stylifera*. Dynamique de la ponte de femelles sauvages maintenues en élevage, en relation avec la saison, la température et la nourriture. Chaque diagramme représente en fonction du temps : — le pourcentage de survie (histogramme blanc); — le pourcentage de femelles qui pondent (histogramme noir); — le nombre d'œufs pondus. \varnothing^{-1} . Nombre moyen d'individus par expérience = 8 à 12.

Temora stylifera. Dynamic of the egg laying by « wild » females kept in laboratory, in relations with season, temperature and food concentration. Each diagram shows : — the percentage of survival females (white histogram), — the percentage of egg laying females (black histogram); — the number of eggs laid per female. (8 to 12 animals per experiment).

Tabl. I. — *Temora stylifera*. Pourcentage de femelles qui pondent en élevage et nombre d'œufs pondus journalièrement selon la saison et la concentration alimentaire (\pm erreur standard). Jour de capture $j = 0$.

Temora stylifera. Rates (%) of egg laying females in laboratory, and number of eggs laid per day, related to season and food concentration (\pm standard error). Catch-day = j . 0.

Saison	Jours								Nbre exp.	Nbre ♀		
	1	2	3	4	5	6	7	8				
Automne	72 % 37 [±] 5	11 % 13 [±] 2	—	—	—	—	—	—	—	6	80	faible Concentration abondante forte
Hiver	66 % 21 [±] 2	7 % 4 [±] 2	—	—	—	—	—	—	—	11	50	
Printemps ⁽¹⁾	44 % 79	44 % 24	44 % 23	33 % 18	22 % 10	—	33 % 8	11 % 5	—	1	9	
Été	82 % 51 [±] 4	25 % 8 [±] 1,5	0,9 % +	0,9 % —	—	—	—	—	—	10	111	
Automne	77 % 40 [±] 5	48 % 26 [±] 4	21 % 12 [±] 3	37 % 13 [±] 4	36 % 9 [±] 2	27 % 9 [±] 3	—	+ +	—	7	75	
Hiver	65 % 30	12 % 15	—	—	12 % 10	—	—	—	—	1	17	

(1) Ces résultats sont donnés à titre indicatif, étant donné le faible nombre de femelles.

* La plupart des élevages étant arrêtés le 6^e jour, il est impossible de calculer les pourcentages correspondants.

+ Elevages où 1 seul cas de ponte a été observé.

pêche. Certains auteurs considèrent que ces valeurs reflètent davantage une réaction des femelles aux manipulations successives que la réalité. Nous pensons au contraire que cette valeur reflète la capacité de ponte minimale de la femelle, dans les conditions régnant dans le milieu au moment de la capture : les femelles expulsant les œufs mûrs stockés à ce moment dans les oviductes.

Le nombre moyen des œufs pondus par femelle calculé sur l'ensemble des expériences est de 21 à 37 œufs le premier jour (exceptionnellement 79 au printemps et décroît très rapidement les jours suivants : en moyenne 4 à 13 œufs les 2^e et 3^e jours; ensuite aucune ponte ne se produit plus (à l'exception de la pêche du 13/06/77) quoique les femelles puissent vivre en élevage jusqu'à 6 à 8 jours.

Les femelles mises en élevage au printemps (début juin) sont particulièrement fertiles. Il est possible que l'eau de mer prélevée quelques jours avant l'expérimentation ait été encore assez riche en chlorophylle ou autres éléments indispensables, tel l'azote (Checkley, 1980). Selon une autre hypothèse, on pourrait envisager un cycle interne de fertilité (Gaudy, 1971) pour entretenir la maturation continue des ovocytes en élevage.

b) Concentrations alimentaires égales à 200 000 \mathcal{C}/ml

Pourcentage de femelles qui pondent (Tabl. I)

Les pontes quotidiennes sont les plus fréquentes le premier jour (65-77 %) puis se raréfient par la suite chez des femelles d'automne de 48 à 27 % pondent du 2^e au 6^e jour. Au-delà, 9 à 18 % des animaux pondent encore (à 15 °C, 22/10/76) (Fig. 1), ce qui ne représente cependant que 1 à 2 % de la totalité des femelles en expérience.

Abondance journalière des pontes (Tabl. I)

Les pontes du premier jour, en automne 40 œufs, ou en hiver 30 œufs, ne sont pas significativement différentes de celles observées aux faibles concentrations. Les jours suivants, principalement en automne, les pontes se poursuivent en décroissant progressivement de 26 œufs le 2^e jour à 9 œufs le 6^e jour. Le 8^e jour, 2 femelles poussaient encore une dizaine d'œufs chacune — 22/10/76 (Fig. 1).

2. Durée et abondance de la ponte de *Centropages typicus* (Fig. 2)

a) Concentrations algales inférieures ou égales à 20 000 $\mathcal{C}/\text{ml}^{-1}$

Pourcentage de femelles qui pondent

Les pourcentages de femelles qui pondent sont plus forts le premier jour suivant la capture : 53 à 89 % en moyenne entre les valeurs extrêmes de 100 % (3/11 et 9/11/76) et 28 % (13/06/77). 17 % seulement de l'ensemble des femelles en expérience n'ont pas pondu (Tabl. II).

A partir du 2^e jour, les pourcentages décroissent et sont compris entre 39 et 20 % en moyenne. Dans 3 expériences (en automne à 15 et 20 °C) il n'y a pas eu de seconde ponte.

La fréquence des femelles qui pondent diminue ensuite régulièrement du 3^e jour, 14 à 26 % des femelles pondent uniquement en hiver, au 5^e et le 6^e jour où 2 % seulement des femelles pondent en hiver (21/03 et 19/04/77).

Comme pour *T. stylifera*, les prélèvements effectués au printemps indiquent un taux de fertilité des femelles supérieur à celui des autres saisons qui est probablement à rapporter à la qualité nutritionnelle de l'eau prélevée auparavant.

Abondance journalière des pontes

La majorité des œufs sont pondus le premier jour suivant la capture, la moyenne étant de 37 à 49 œufs. D'une façon plus générale que chez *T. stylifera*, la ponte se poursuit le 2^e et le 3^e jours avec des nombres d'œufs décroissants, de 18 à 15 œufs en moyenne (Tabl. II).

Les animaux maintenus en eau de mer vieillie principalement en mars-avril et juin, pondent jusqu'aux 6^e et 8^e jours après la capture. Le nombre d'œufs pondus est alors faible : 3 à 8.

Le nombre total d'œufs pondus par une femelle peut atteindre un maximum de 106 (13/06 à 15°) analogue à celui obtenu pour de fortes concentrations de *Phaeodactylum*.

b) Concentrations algales égales à 200 000 $\mathcal{C}/\text{ml}^{-1}$

Pourcentage de femelles qui pondent (Tabl. II)

Les pourcentages les plus élevés sont observés le premier jour, 50 % en hiver et 91 % en automne. Ces valeurs sont analogues à celles observées lors d'expé-

Centropages typicus

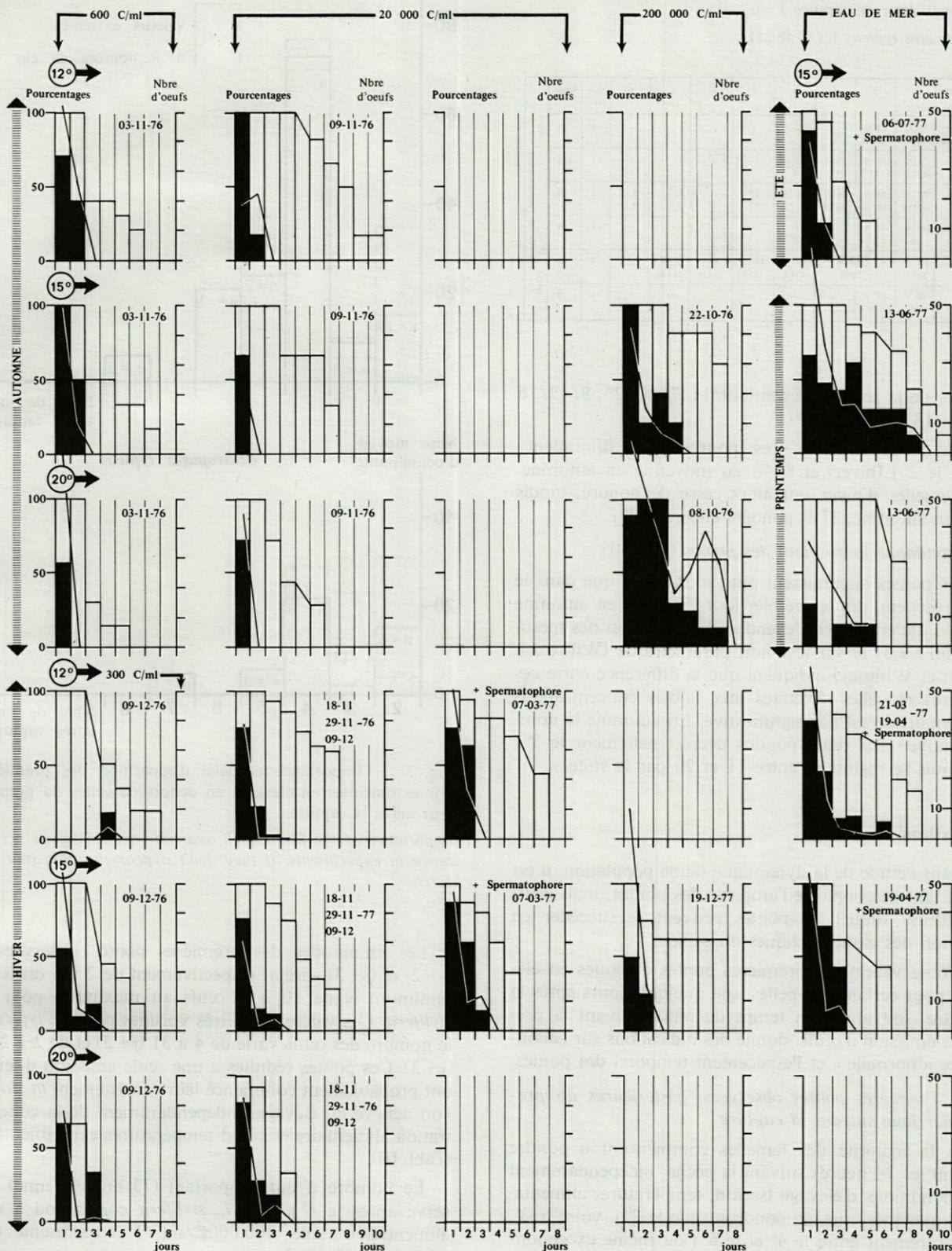


Fig. 2. — *Centropages typicus*. Dynamique de la ponte de femelles sauvages, maintenues en élevage, en relation avec la saison, la température, la nourriture. Chaque diagramme représente en fonction du temps : — le pourcentage de survie (histogramme blanc); — le pourcentage de femelles qui pondent (histogramme noir); — le nombre d'œufs pondus. \varnothing^{-1} . Nombre moyen d'individus par expérience = 8 à 10.

Centropages typicus. Cf. Fig. 1.

Tabl. II. - *Centropages typicus*. Pourcentage de femelles qui pondent en élevage et nombre d'œufs pondus journellement selon la saison et la concentration alimentaire (\pm erreur standard). Jour de capture J = 0.

Centropages typicus (cf. Tabl. I).

Jours Saison	Concentration alimentaire								Nbre exp.	Nbre ♀	
	1	2	3	4	5	6	7	8			
Automne	77 % 44 \pm 7	20 % 10 \pm 4	-	-	-	-	-	-	-	6	39
Hiver	74 % 43 \pm 2	37 % 5 \pm 1	14 % 5 \pm 1	3 % +	2 % -	-	-	-	-	17	145
Printemps	53 % 49 \pm 10	31 % 18 \pm 13	26 % 16 \pm 0	42 % 12 \pm 3	31 % 8 \pm 1	10 % 5	5 % 4	-	-	2	19
Eté	89 % 37	39 % 6	-	-	-	-	-	-	-	1	18
Automne	91 % 56 \pm 9	82 % 28 \pm 5	27 % 11 \pm 5	18 % 12 \pm 9	9 % 19 \pm 14	9 % 14 \pm 10	-	-	-	2	22
Hiver	50 % 75	25 % 15	-	-	-	-	-	-	-	1	8

riences de la série précédente (9/11/76 à 12°; 9/12/76 à 15°; 18/11/76 à 20°).

Les jours suivants, ces pourcentages diminuent : 25 % le 2^e j (hiver) et 82 % en moyenne en automne. Les femelles d'hiver ont alors cessé de pondre, tandis que, en automne, 27 % pondent encore le 3^e j.

Abondance journalière des pontes (Tabl. II)

Les pontes apparaissent plus abondantes que dans le cas précédent, dès le premier jour (56 œufs en automne et 75 œufs en hiver). Cependant la dispersion des mesures (sm \pm 9,5) et un test non paramétrique (Willcoxon Mann et Whitney) indiquent que la différence entre ces mesures et celles obtenues aux faibles concentrations alimentaires n'est pas significative. En automne le nombre moyen des œufs pondus décroît nettement le 2^e j (28) puis se maintient entre 11 et 20 par la suite.

3. Rythme de ponte

Dans l'étude de la dynamique d'une population, il est important de connaître l'ampleur des pontes, mais aussi le rythme auquel les pontes peuvent se succéder en fonction des caractéristiques du milieu.

L'observation des premières pontes obtenues en élevage pour certaines femelles, soit quelques jours après la capture, soit après un temps de repos suivant la première émission d'œufs, donne des indications sur l'abondance « normale » et l'espacement temporel des pontes.

Premières pontes observées, postérieures au premier jour suivant la capture

Si la majorité des femelles commencent à pondre durant les 24 heures suivant la pêche, indépendamment des conditions d'élevage (saison, température, alimentation) quelques-unes ne pondront que le 2^e j, voire le 3^e, plus rarement entre le 4^e et le 6^e j ou même exceptionnellement le 8^e. Le nombre d'œufs dans ce cas est inférieur en général à celui des pontes observées le premier jour (Fig. 3).

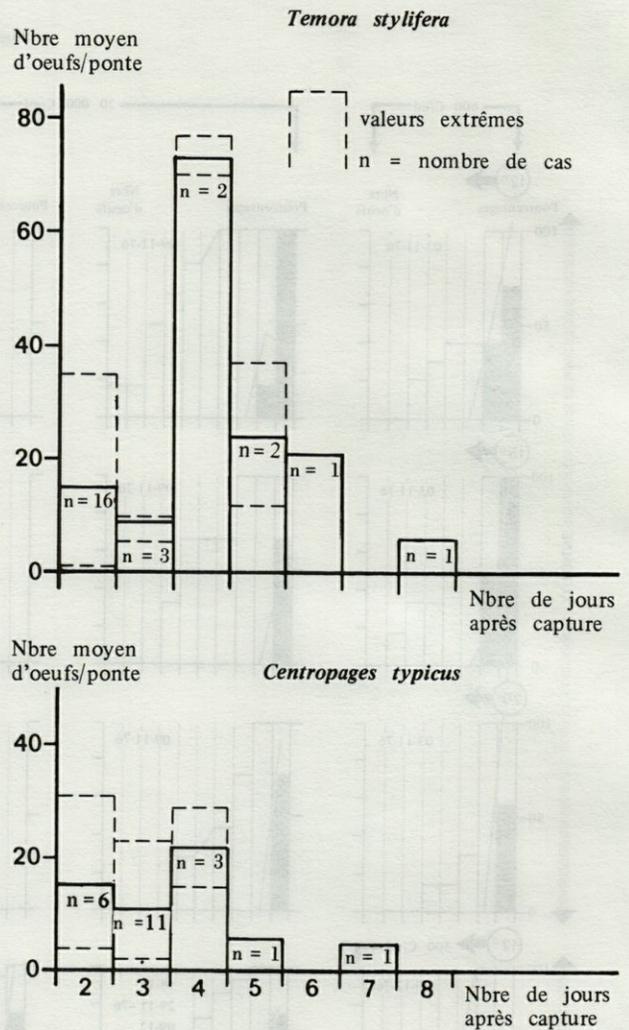


Fig. 3. - Importance et délai d'apparition des premières pontes obtenues en élevage, en dehors de celles du premier jour après la capture.

Importance of the first clutch and time needed for its occurrence in experiments, if they don't appear the day after the catch.

Les amplitudes des premières pontes observées à (j + 2) et (j + 3) varient respectivement de 2 à 6 œufs au minimum et de 10 à 32 œufs au maximum pour *T. stylifera*. Ces valeurs sont très voisines pour *C. typicus* : le nombre des œufs varie de 4 à 31 (j + 2) et de 2 à 23 à (j + 3). Ces pontes réduites à une seule émission d'œufs, ont probablement commencé leur mûrissement *in situ* et l'on a achevé en élevage, indépendamment de la concentration alimentaire et aux 3 températures expérimentales (Tabl. III).

Le nombre d'œufs important (73 en moyenne) observé après le 4^e j chez *T. stylifera* correspond à une alimentation riche (200 000 C/ml⁻¹) et représente une ponte répartie en 3 j.

Le 5^e et le 6^e j, une première ponte d'une ampleur moyenne de 24 et 21 œufs a été observée. Ces pontes

Tabl. III. — Production d'œufs moyenne lors des premières pontes observées en élevage (encadrée des valeurs extrêmes) plus de 24 heures après le prélèvement.

Mean egg number in the first clutch observed in culture when it occurs more than a day after the catch (the extreme values are also shown).

Nombre de jours depuis la pêche	2	3	4	5	6	7	8
<i>Temora stylifera</i>							
Faible concentration en algues	n=12 (2-25) 12	n=1 10	—	—	—	—	n=1 5
T° expérimentale	12-15°	15°					15°
Forte concentration en algues	n=4 (4-32) 18	n=2 (6-10) 8	n=2 (70-77) 34 + 25 + 13				
			n=2 (12-37) 24	n=1 21			
T° expérimentale	15-20°	12-15°	12-20°				
<i>Centropages typicus</i>							
Faible concentration en algues	n=4 (4-31) 18	n=9 (2-23) 8	n=3 (15-29) 22	n=1 6			n=1 5
T° expérimentale	12°	12-20°	12-20°	20°			20°
Forte concentration en algues	n=2 (6-11) 8	n=2 15	—	—	—	—	—
T° expérimentale	15-20°	12°					

n = nombre de cas positifs observés

abondantes ne se produisent que dans de bonnes conditions nutritionnelles. On peut donc conclure que l'intervalle de temps séparant 2 pontes nouvelles se situe entre 2 et 6 j (valeur moyenne 4), en admettant l'hypothèse que les femelles peuvent avoir pondu au mieux (à j-1).

Chez *C. typicus* pour lesquels les concentrations alimentaires utilisées ont été inférieures à 200 000C/ml⁻¹ dans la majorité des expériences, des pontes ont été observées du 4^e au 5^e j, correspondant probablement à l'achèvement du mûrissement d'un nombre restreint d'ovocytes.

Intervalle de temps entre deux pontes successives

Dans les élevages où les pontes se produisent dès le premier jour indépendamment des conditions expérimentales, les œufs mûrs sont émis en 2 lots à 24 h d'intervalle chez 6 % des femelles de *T. stylifera* et 8 % de femelles de *C. typicus*.

Pour un intervalle d'un jour, de 3 à 20 œufs sont pondus par *T. stylifera* et de 3 à 33 œufs par *C. typicus* (Tabl. IV et V). Une ponte plus abondante (103 œufs) a été obtenue uniquement avec des concentrations algales fortes chez *T. stylifera* (0,6 % des femelles).

L'ensemble des expériences d'élevage montre que : 1) les intervalles de temps observés entre 2 pontes successives sont de 1 à 4 j; 2) l'importance quantitative des pontes secondaires est indépendante du temps écoulé depuis la ponte précédente et du nombre d'œufs pondus antérieurement (Fig. 4).

Tabl. IV. — *Temora stylifera*. Intervalle de temps entre pontes successives et nombre d'œufs émis. P.C/ = *Phaeodactylum tricornutum*, concentration en cellules. ml⁻¹ dans les élevages () nombre de femelles.

Intervals between successive clutches and number of produced eggs.

Ecart avec ponte précédente	Nombre d'œufs pondus		Conditions expérimentales	
	premières pontes	pontes secondaires		
1 jour	(1)	184	9	eau de mer 15°
	(1)	24	4	P. 20 000 C 20°
	(1)	8	5	» 15°
	(2)	36	103 (en 2/3 j)	P. 200 000 C 12°
	(2)	50	20	» »
	(2)	104	14	P. 200 000 C 15°
	(3)	73	7	» »
	(3)	47	4	» »
	(2)	111	10	» »
	(1)	125	12	» 20°
2 jours	(1)	23	3	» »
	(1)	83	3	» »
	(1)	51	8	Phyto naturel 20°
3 jours	(1)	66	7	P. 200 000 C 15°
	(2)	29	9	P. 200 000 C 20°
4 jours	(2)	36	13	» 15°
	(1)	38	10	P. 200 000 C 20°

Les intervalles de 2 à 4 j entre les pontes ne se produisent que pour les fortes concentrations de *Phaeodactylum* et chez un nombre restreint de femelles (5 % de *T. stylifera* et 20 % de *C. typicus*).

On peut imputer les intervalles de 1 à 8 j (exceptionnellement observé une seule fois chez *T. stylifera* et *C. typicus*, Tabl. V), séparant 2 pontes, 8 j étant le maximum dans nos élevages, au temps requis par le processus de maturation des ovocytes.

Tabl. V. — *Centropages typicus*. Intervalle de temps entre pontes successives et nombre d'œufs émis. P. C/ = *Phaeodactylum tricornutum*, concentration en cellules.ml⁻¹ dans les élevages. () nombre de femelles.

Intervals between successive clutches and number of produced eggs.

Ecart avec ponte précédente	Nombre d'œufs pondus		Conditions expérimentales		
	premières pontes	pontes secondaires			
1 jour	(5)	61	3	eau de mer 13°	
	(1)	48	14	» 15°	
	(3)	82	33 (en 1 ou 2 j)	» »	
	(1)	82	5	P. 300 C 15°	
	(3)	47	14	P. 20 000 C 15°	
	(2)	49	10	» 20°	
	(2)	27	15	P. 200 000 C 13°	
	(2)	81	8	» 15°	
	2 jours	(1)	119	12	P. 200 000 C 15°
		(1)	74 + 18	15 (en 2 j)	Phyto naturel 15°
(1)		102	45	» 20°	
(1)		122	21	» »	
3 jours	(1)	67	27 (en 2 j)	P. 200 000 C 16°	
4 jours	(1)	9	9	eau de mer 15°	

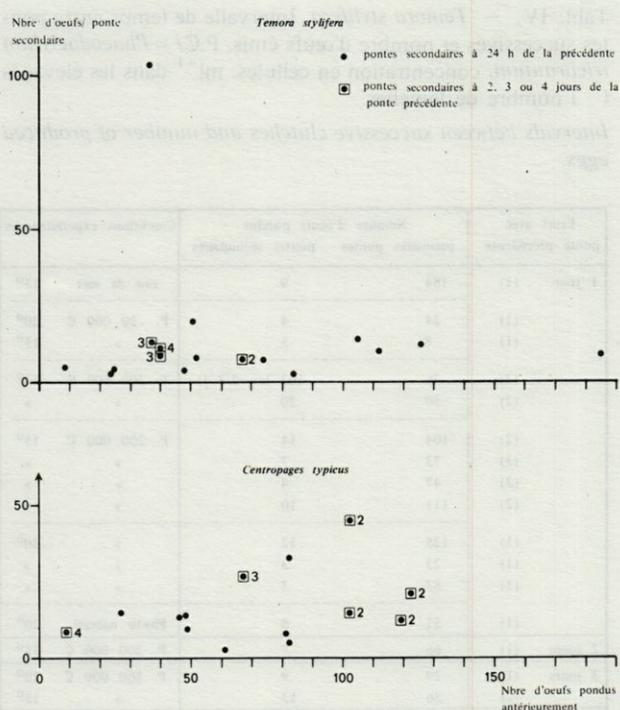


Fig. 4. — Importance des pontes secondaires en relation avec le nombre d'œufs pondus antérieurement. Chaque point représente 1 à 3 femelles. Au total : *T. stylifera* = 27 femelles, *C. typicus* = 25 femelles.

Importance of the second clutches related to the number of eggs previously laid. Each point on the graph represents 1 to 3 females. As a whole : 27 ♀ of *T. stylifera* and 25 ♀ of *C. typicus*.

Lorsqu'un jour seulement sépare les pontes, il est permis de penser que ces processus, initiés *in situ*, intéressant les cellules de rang 3, précédemment décrites (Razouls, 1975), s'achèvent en élevage, indépendamment des conditions expérimentales. En effet, des pontes espacées d'un jour ont été observées aussi bien pour les faibles que pour les fortes concentrations alimentaires.

Les intervalles plus longs, de 3 à 8 jours, correspondraient au contraire à la vitellogenèse des ovocytes de rang 2 (diamètre de 40 à 63 μ m). Ces processus nécessitant un apport nutritif plus important, se produisent uniquement lorsque la nourriture est suffisamment abondante — ici pour des concentrations de *Phaeodactylum* de 200 000 C/ml^{-1} —.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les faits exposés ici, n'ont pas pour but de définir les conditions de l'optimisation des pontes expérimentales, avec un objectif de productivité accrue, mais celui d'une meilleure compréhension de la dynamique d'une popu-

lation, en tenant compte des faibles concentrations de chlorophylle de la région de Banyuls (S. Razouls, 1981).

Peu de données comparatives existent, concernant la proportion de femelles mûres dans le zooplancton. Conover (1967) mentionne que dans les populations de *Calanus hyperboreus*, 50 à 60 % des femelles sont fécondes et Marshall et Orr (1953) donnent 10 à 80 % de femelles mûres dans les pêches. Ce qui correspond aux observations des femelles sauvages de *T. stylifera* et *C. typicus* qui sont fécondes toute l'année dans des proportions moyennes de 80 à 100 %.

Les durées de survie particulièrement brèves de *Temora* femelles, maintenues dans des milieux sans algues à 20° (expériences du 6/07, 3/08 et 17/08/1977) ou contenant de très faibles quantités d'Algues, 300 à 500 C/ml^{-1} (expériences du 3/11 et du 9/12) sont dues, à l'évidence, à la sous-nutrition : les dépenses accrues du métabolisme en raison de la hausse de température n'étant plus compensées.

La durée de vie des animaux est plus longue à 15° et 12° : 4 à 8 j même aux faibles concentrations de *Phaeodactylum* ou en eau de mer, et 5 à 14 j aux fortes concentrations d'Algues. La durée de vie totale d'une femelle peut être estimée à 15 jours en moyenne ; ce fait est confirmé par l'observation de femelles d'élevage au laboratoire (S. Nival, comm. pers.) et se rapproche des conclusions tirées de l'écologie, en particulier de l'observation de la disparition de classes de taille d'adultes (Razouls et Guinness, 1973) dans des prélèvements de plancton espacés d'une semaine environ, en admettant l'hypothèse d'une population locale stable.

De plus la distribution bi- ou tri-modale des fréquences de taille des individus adultes d'une même génération peut s'expliquer par l'éclosion de pontes successives issues de la même génération-mère à 4 j en moyenne d'intervalle. En raison du changement des qualités hydrobiologiques du milieu (températures, abondance des particules phytoplanctoniques ou sestoniques) entre 2 pontes, le développement des jeunes pourrait être différent. Dans ce cas, l'éclosion de chaque ponte correspondrait à l'apparition d'une « cohorte » selon la terminologie de Binet (1977).

D'après les expériences réalisées, les pontes apparaissent soit continues dans le temps, c'est-à-dire journalières, soit répétitives, à intervalle de quelques jours. Les femelles qui pondent sont présentes toute l'année dans le plancton et il paraît difficile dans ces conditions de caractériser l'origine des générations de *T. stylifera* et de *C. typicus*, telles qu'elles ont été définies (Razouls, 1974), par des périodes de pontes plus intenses, compte tenu des faibles teneurs en chlorophylle des eaux néritiques du Golfe du Lion (0,20 à 3,5 $\mu\text{g l}^{-1}$).

L'observation des gonades femelles en histologie macroscopique montre cependant les capacités de pontes existantes de ces femelles (Razouls, 1974). Mais le degré de réalisation de leurs potentialités semble essentiellement dépendre des conditions nutritionnelles, les femelles disposant d'un grand nombre d'ovocytes déjà formés mais dont la maturité n'est pas achevée.

Connaissant les caractéristiques de la ponte, observées *in vitro* chez *T. stylifera* et *C. typicus* (abondance journalière, durée inter-pontes, limites temporelles) on peut supposer que dans un environnement oligo-trophique les femelles ne pondront qu'une fois, le nombre d'œufs émis correspondant à la capacité minimale de ponte observée. Celle-ci correspond en moyenne aux 30 à 50 ovocytes isochrones des travées ventrales des oviductes de *T. stylifera* et *C. typicus*.

Si les conditions sont plus favorables, des pontes secondaires seront mûries en quelques jours, correspondant à la maturation d'une seconde série d'ovocytes de même importance (Razouls C., 1974).

La connaissance des besoins en éléments nutritifs dans la ration – autre que chlorophylle ou carbone – en particulier la teneur en azote qui semble favoriser la production d'œufs et l'assimilation du carbone (Checkley, 1980; Abou-Debs, 1979) s'avère indispensable pour arriver à des conclusions définitives en ce qui concerne la maturation des ovocytes.

A propos des pontes de printemps (juin) que nous avons observées, plus abondantes que celles des autres saisons, l'hypothèse d'un cycle interne de la fertilité (Gaudy, 1971) ne paraît pas satisfaisante. En effet, les expériences où des femelles sont nourries avec de fortes concentrations algales en automne montrent que la production d'œufs augmente avec l'abondance de la nourriture pour atteindre des valeurs analogues à celles des pontes de printemps.

De la même manière, Dagg (1978) a mis en évidence l'ajustement de l'abondance des pontes de *C. typicus* d'été et d'automne à une concentration de *Gonyaulax tamarensis* intermédiaire en qualité ou en quantité entre les conditions nutritionnelles *in situ* des deux saisons. Les femelles d'été, moins nourries en élevage qu'*in situ*, diminuent leur production d'œufs jusqu'à une valeur palier tandis que celles d'automne mieux nourries, l'augmentent jusqu'à cette même valeur.

Le rythme des pontes, de même que le nombre d'œufs pondus, apparaît essentiellement sous la dépendance du facteur trophique, alors que l'on a montré l'indépendance de la température d'élevage (test G). Dagg (1977) a montré que des périodes de jeûne de courtes durées (6 h) entraîneraient chez *C. typicus* et *Acartia tonsa* une baisse sensible de la production d'œufs. *In situ*, les Copépodes accomplissant des migrations nyctémérales des eaux profondes « pauvres » vers les eaux superficielles « riches » sont donc soumis à une alternance de jeûne et de réplétion et pondent un nombre d'œufs inférieur au maximum possible.

Bernard (1963) indique que 2 à 8 j séparent la formation de 2 sacs ovigères d'*Euterpina acutifrons*, Corkett et McLaren (1978) montrent que ce temps varie de 1 à 5 j environ selon la concentration alimentaire fournie aux femelles de *Pseudocalanus*. Tandis que 2 semaines peuvent séparer des séries de pontes quotidiennes chez *C. finmarchicus* (Marshall et Orr, 1952) et 4 jours chez *C. hyperboreus*. Abou-Debs (1979) obtient des pontes quo-

tidienues décroissantes pendant 8 j, chez *T. stylifera* nourris de *Criscosphaera*. De 65 à 100 % des œufs étant pondus le premier jour, il est possible d'utiliser la valeur numérique des pontes obtenues pendant les 24 premières heures pour déterminer la capacité minimale de reproduction d'une population de Copépodes, dans les conditions du moment. La production d'œufs peut servir d'indice écophysio-logique caractéristique des espèces vivant dans des conditions hydrobiologiques définies au moment du prélèvement. Cet indice permet de quantifier le degré d'adaptation des espèces au spectre de particules observé *in situ* ou à tout autre caractéristique nutritionnelle du milieu au moment de la capture.

Le rôle de la nourriture au cours de la vie du dernier stade copépodite (pour les espèces multi-cycliques) ou de la femelle immature (pour les espèces à un seul cycle annuel) est aussi important à considérer. Ainsi chez *Calanus hyperboreus* de grande taille, à fortes réserves lipidiques, Conover (1967) observe des pontes chez des femelles à jeun, à condition qu'elles aient reçu des rations abondantes avant leur maturité.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOU-DEBS, C., 1979. Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* Dana (Copepode Calanoida) : éléments du bilan en carbone et azote et optimisation de la fertilité. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, 161 p.
- BERNARD, M., 1963. Le cycle vital en laboratoire d'un Copépode pélagique de Méditerranée : *Euterpina acutifrons*. *Pelagos Bull. Inst. oceanogr.*, **1** : 35-48.
- BINET, D., 1977. Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques Copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **15** (2) : 111-138.
- 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., 1967. Reproductive cycle, early development and fecundity in laboratory populations of the Copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, **13** (1) : 61-72.
- CORKETT, C.Y. & I.A. McLAREN, 1959. Egg production and oil storage by the Copepod *Pseudocalanus* in the laboratory. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 90-105.
- CORKETT, C.Y. & I.A. McLAREN, 1978. The biology of *Pseudocalanus*. In : *Adv. mar. Biol.*, 15, Russel & Yonge, Ed.
- CORKETT, C.Y. & E.J. ZILLIOUX, 1975. Studies on the effect of temperature on the egg laying of three species of calanoids copepods in the laboratory. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **21** (2) : 13-21.
- CRAWSHAY, L.R., 1915. Notes on experiments in the deeping of plankton animals under artificial conditions. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **10** : 555-576.
- DAGG, M., 1977. Some effects of patchy food environments on copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **22** (1) : 99-107.
- 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.
- GAUDY, R., 1971. Étude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*). *Mar. Biol.*, **9** (1) : 65-70.

- HEINLE, D.R., 1970. Populations dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **20** : 360-372.
- IWASAKI, H., KATOH & T. FUJIYAMA, 1977. Cultivation of marine copepod, *Acartia clausi*. Factors affecting the generation time and egg production. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **24** (1) : 55-61.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **30** : 527-548.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1953. *Calanus finmarchicus* : egg production and egg development in Tromø sound in spring. *Acta boreal.*, **5** : 1-21.
- 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.
- NASSOGNE, A., 1970. Influence of food organisms on the development and culture pelagic copepods. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **20** : 333-345.
- PAFFENHÖFER, G.A., 1970. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **20** : 346-359.
- PAFFENHÖFER, G.A., & R.P. HARRIS, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **56** : 127-344.
- PARRISH, K.K. & D.F. WILSON, 1978. Fecundity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda : calanoida) in standardized culture. *Mar. Biol.*, **46** : 65-81.
- RAZOULS, C. & GUINNESS, 1973. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. II. Variations dimensionnelles et mesures de la croissance. *Cah. Biol. mar.*, **14** : 413-427.
- RAZOULS, C., 1974. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls. III. Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. Biol. Mar.*, **15** : 51-88.
- RAZOULS, S., 1974. Maturité sexuelle et fécondité chez les femelles de *Temora stylifera*, Copépode pélagique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **115** : 387-399.
- RAZOULS, S., 1975. Fécondité, maturité sexuelle et différenciation de l'appareil génital femelle de deux Copépodes planctoniques : *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **39**, suppl. : 297-306.
- RAZOULS, S. Etude expérimentale de la ponte de deux Copépodes pélagiques, *Temora stylifera* et *Centropages typicus*. I. Influence des conditions expérimentales sur les pontes. *Vie Milieu* (sous presse).
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1969. *Biometry*. Ed. Freeman and Co., San Francisco.
- VALENTIN, J., 1972. La ponte et les œufs chez les Copépodes du Golfe de Marseille : cycle annuel et étude expérimentale. *Téthys*, **4** (2) : 349-390.
- ZURLINI G., I. FERRARI & A. NASSOGNE, 1978. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **46** : 59-64.