

Étude démographique d'une population de Platorchestia platensis (Crustacé, Amphipode) en Guadeloupe

Gérard CIAVATTI (1) et Max LOUIS (1)

RÉSUMÉ

Une population de Platorchestia platensis a été échantillonnée tous les quinze jours entre mars 1981 et avril 1982. Ces animaux vivent dans les laisses de plage dont l'abondance et la dispersion agissent sur la densité des cohortes. Plusieurs paramètres démographiques tels les taux de croissance, de natalité et de mortalité, ainsi que la densité de la population, ont été estimés tout au long de la période d'étude. La saison humide réunit les conditions optimales de développement de la population, propices à une natalité soutenue, provoquant une explosion démographique en novembre et décembre.

MOTS CLÉS : Talitridae — Cohorte — Densité de population — Dynamique de population — Caraïbe.

ABSTRACT

DEMOGRAPHIC STUDY OF A POPULATION OF *PLATORCHESTIA PLATENSIS* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) IN GUADELOUPE ISLAND

A population of Platorchestia platensis has been sampled every fifteen days between March 1981 and April 1982. These animals live in water-marks the abundance and dispersion of which influence the density of the cohorts. It has been possible to determine several demographic parameters such as the rates of growth, natality and mortality as well as the population density throughout the length of the study. The rainy season is an incentive to the optimum conditions of growth of the population, favourable to a high rate of natality, bringing about a demographic explosion in November and December.

KEY WORDS : Talitridae — Cohort — Population density — Population dynamics — West Indies.

1. INTRODUCTION

Thalassia testudinum et *Syringodium filiforme*, constituent la majeure partie des herbiers de Phané-

rogames marines dans la Caraïbe. Ces herbiers alimentent les plages en épaves végétales et forment des laisses de mer qui abritent une faune particulière où dominent les Talitridés. Ces animaux, du fait de

(1) Université des Antilles et de la Guyane, laboratoire de Biologie animale, 97159 Pointe-à-Pitre cedex (Guadeloupe).

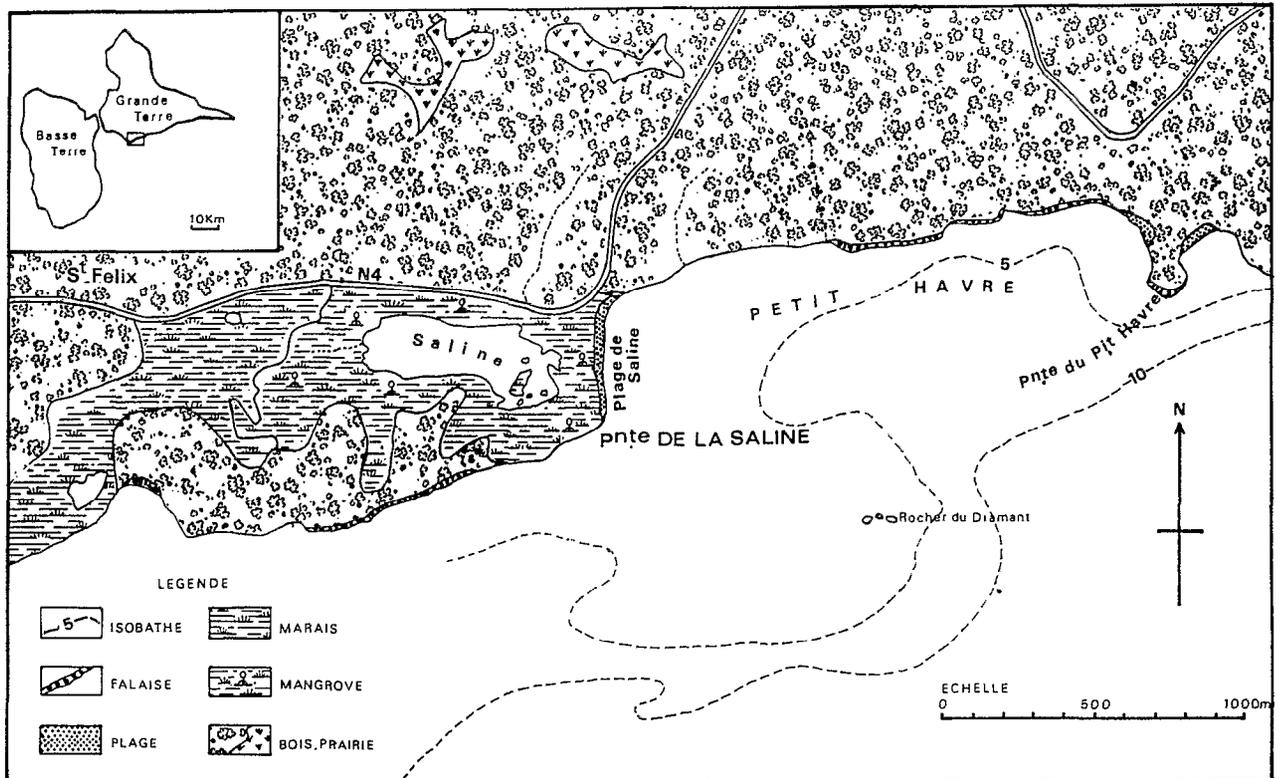


FIG. 1. — Le site d'échantillonnage : la plage de Saline.
The sampling station : the Saline beach.

leur concentration sous ces laisses et de leur facilité d'échantillonnage, constituent un matériel de choix pour des études de dynamique de population. CIAVATTI (1989a) a identifié cinq espèces de Talitridés en Guadeloupe : *Floresorchestia guadalupensis* Ciavatti, 1989; *Platorchestia platensis* (Kroyer, 1845); *Talorchestia sulenoni* (Stebbing, 1899); *Tethorchestia antillensis* Bousfield, 1984; *Tethorchestia karukerae* Ciavatti, 1989.

La présente étude de dynamique des populations a été réalisée entre mars 1981 et avril 1982 sur une population de *Platorchestia platensis* (synonyme *Orchestia platensis*) installée sur la plage de Saline en Guadeloupe (fig. 1). Cette espèce a une très large répartition géographique; elle a été identifiée depuis le littoral méditerranéen jusqu'aux côtes japonaises. CIAVATTI (1989b) a mis en évidence chez cette espèce, durant un cycle saisonnier en Guadeloupe, une activité reproductrice continue avec un ralentissement important en janvier et en février. Ce cycle de reproduction comprend 9 cohortes à durée de vie courte (4 mois environ).

2. MATÉRIEL, MÉTHODES ET CONDITIONS DE MILIEU

2.1. Séparation des sous-populations et isolement des cohortes

Dans une population, à une date donnée, il est possible d'isoler des sous-populations. Chaque sous-population est caractérisée par sa moyenne d'âge, l'écart-type de cette moyenne et son effectif dans la population totale. Parmi les diverses méthodes mathématiques permettant de séparer des sous-populations, nous avons utilisé celle de HARDING (1949) et celle de BHATTACHARYA (1967). À partir des considérations biologiques (activité reproductrice, croissance), nous avons regroupé ces sous-populations successives en cohortes (CIAVATTI, 1989b). Connaissant la densité de la population totale et l'effectif relatif de la cohorte à une date donnée, il est possible de calculer la densité de cette cohorte.

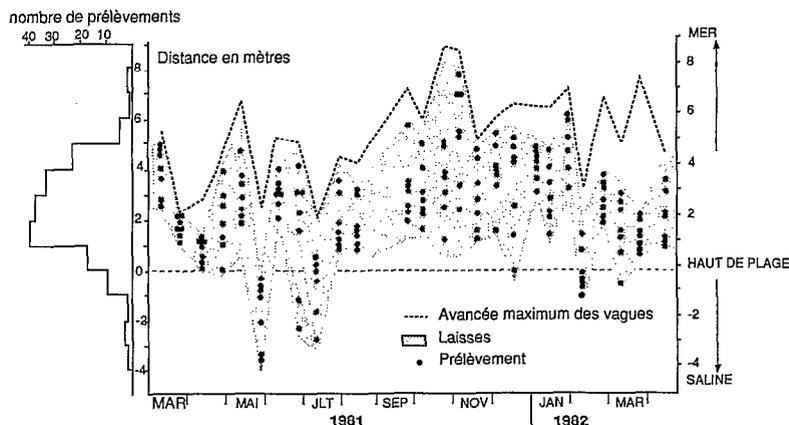


FIG. 2. — Situation des prélèvements par rapport au point d'avancée maximale des vagues et au haut de plage, de mars 1981 à avril 1982.

Location of samplings with regard to the maximum advance point of waves and the high part of the beach, from March 1981 to April 1982.

2.2. Densité

Diverses stratégies d'échantillonnage ont été utilisées pour étudier la densité et la biomasse des Talitridés. MORINO (1978) utilise un échantillonneur de 0,023 m² de section et effectue 4 prélèvements, LOUIS (1980) réalise 2 prélèvements avec un échantillonneur de 0,08 m², tandis que VENABLES (1981) fait varier le nombre de prélèvements entre 8 et 3, en fonction de l'hétérogénéité apparente de la distribution de la population, l'échantillonneur a une section de 0,0165 m². La surface échantillonnée est donc variable selon les études : MORINO (1978) : 0,09 m²; LOUIS (1980) : 0,16 m²; VENABLES (1981) : 0,05 à 0,13 m². Nous avons choisi d'échantillonner sur une surface classique de 0,1 m², à l'aide d'un carottier. Cette surface est obtenue grâce à 7 prélèvements répartis de manière à tenir compte des microhabitats existant au sein des laisses. Le volume de laisse prélevé est en moyenne de 20 000 cm³. L'échantillonnage a été réalisé toutes les deux semaines à la plage de Saline, dans la partie centrale de la plage; les carottages étant répartis comme suit : 2 dans la bordure des laisses du côté mer, 2 dans la bordure des laisses du côté terre et 3 dans la zone centrale des laisses. Pour chaque prélèvement, on a noté sa distance par rapport au point d'avancée maximale des vagues d'une part, et par rapport au haut de plage d'autre part (fig. 2). D'après les observations de LOUIS (1977) sur des cohortes estivales de *Platorchestia platensis* des étangs languedociens, la fréquence des prélèvements devrait permettre d'obtenir 8 à 9 mesures de densité et de biomasse par cohorte. Cette fréquence entre dans la fourchette 8 à 10 conseillée

par LAPCHIN et NEVEU (1980) pour les études de production. Une fois récoltés, les Talitridés sont isolés des laisses de mer par une méthode basée sur le comportement des individus (fuite hors des laisses arrosées d'eau formolée à 0,4 %). Cette méthode mise au point par l'un d'entre nous (CIAVATTI, 1983), permet d'extraire 97 % des animaux contenus dans les laisses.

Les densités très variables d'une cohorte à l'autre, rendent difficiles les comparaisons. Il est préférable de raisonner en termes de densité relative (nombre d'individus/m²) et de durée de vie relative. Ces valeurs sont calculées de la manière suivante :

$$DR_i = 100 D_i/D_{max} \quad \text{et} \quad TR_i = 100T_i/T$$

- avec DR_i : densité relative de la cohorte au i^e prélèvement.
- D_i : densité de la cohorte au i^e prélèvement.
- D_{max} : densité maximale de la cohorte.
- TR_i : temps relatif écoulé depuis le début du recrutement de la cohorte jusqu'au i^e prélèvement.
- T_i : temps, en jours, écoulé depuis le début du recrutement de la cohorte jusqu'au i^e prélèvement.
- T : durée de vie de la cohorte en jours.

2.3. Mesure de la quantité de laisses

2.3.1. VOLUME DE LAISSES

Onze piquets repères espacés de 30 m ont été enfoncés dans les laisses le long du rivage. Au niveau de chaque piquet, on mesure la largeur des laisses

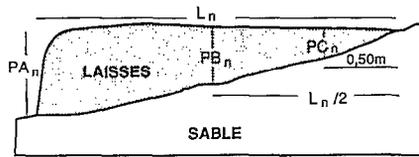


FIG. 3. — Mesures utilisées sur la plage pour les calculs de volume et de surface des laisses.

Measures used on the beach to calculate the volume and the surface of water-marks.

(L_n) et leur épaisseur à 0,01 m près, en trois points (fig. 3) : à leur bord côté mer (PA_n), à 0,5 m de leur bord côté terre (PC_n) et à leur centre (PB_n). Le volume V_n (en m^3) entre deux piquets voisins n et $n+1$ est estimé par :

$$V_n = 30(S_n + S_{n+1})/2$$

$$S_n = (PA_n + PB_n)L_n/4 + (PB_n + PC_n)(L_n/2 - 0,5)/2 + 0,5 PC_n/2$$

Le volume total des laisses VT est alors :

$$VT = \sum_{n=1}^{n=10} V_n$$

2.3.2. BIOMASSE DES LAISSES

Après isolement des talitres prélevés au carottier, les laisses qui les accompagnaient sont rincées sur un tamis à maille de 0,2 mm pour séparer le sable. Les éléments rocheux grossiers sont isolés des végétaux par flottation. Les végétaux sont ensuite séchés à l'étuve à 110 °C jusqu'à masse constante et pesés à 0,1g près. On obtient ainsi la biomasse B_i de laisses sur 0,1 m^2 . On peut ensuite estimer la biomasse B_p des laisses sur la plage à partir de B_i et de la surface S de ces laisses.

On a :

$$S = \sum_{n=1}^{n=10} 30 (L_n + 1)/2 \quad B_p = B_i \cdot S$$

où L_n et L_{n+1} sont les largeurs des laisses aux piquets n et $n+1$.

2.4. Durée du développement embryonnaire

Chez les Amphipodes, le développement embryonnaire se réalise dans le marsupium. La durée de ce développement peut donc être mesurée directement par observation des femelles gestantes. Une première méthode consiste à mesurer individuellement, en élevage, sur chaque femelle, le temps qui s'écoule entre le moment où les œufs sont pondus et le moment où les jeunes éclosent. Cette méthode est la plus précise

mais elle limite le nombre de données car il est nécessaire d'observer la ponte de chaque femelle. Nous avons choisi d'utiliser une autre méthode mise au point par EDMONDSON (1960, 1965) chez les Rotifères et utilisée par BURGISS (1970) chez les Copépodes et par HART (1980) chez les Décapodes. Cette méthode est fondée sur l'hypothèse suivante : dans une population de femelles gestantes tous les stades du développement embryonnaire sont également représentés. Si l'on isole un échantillon de cette population, le nombre de portées arrivant à terme par unité de temps est constant et il est égal à l'inverse de la durée du développement embryonnaire. Au temps t , le nombre N_t de femelles gestantes sera :

$$N_t = N_0 - (N_0 t/T)$$

où N_0 est le nombre de femelles gestantes au temps t_0 et T la durée du développement embryonnaire. On voit qu'il s'agit là de l'équation d'une droite et que lorsque $N_t = 0$ alors $t = T$

Les femelles gestantes prélevées sur le terrain sont élevées par groupe de cinq dans des boîtes de Pétri. Chaque boîte contient une feuille de papier filtre humidifiée avec de l'eau de mer et des morceaux de *Thalassia testudinum* et de *Syringodium filiforme*. Nous avons travaillé sur des effectifs de plus de cinquante femelles, toutes gestantes au temps t_0 . A intervalle régulier, les femelles sont examinées et le nombre de gestantes est noté. L'intersection avec l'axe des temps, de la droite de régression du nombre de gestantes en fonction du temps donne la durée T du développement embryonnaire à la température de l'expérience.

2.5. Paramètres démographiques

2.5.1. TAUX DE CROISSANCE INSTANTANÉE

Si nous admettons qu'entre les temps t_1 et t_2 la population a une croissance exponentielle, nous avons :

$$r = (\text{Log } N_2 - \text{Log } N_1)/(t_2 - t_1)$$

avec :

N_1 : nombre total d'individus par unité de milieu au temps t_1 ,

N_2 : nombre total d'individus par unité de milieu au temps t_2 ,

r : taux de croissance instantanée entre t_1 et t_2 .

2.5.2. TAUX DE NAISSANCE INSTANTANÉE

Le développement embryonnaire se réalisant dans le marsupium, il est possible de déterminer le taux de naissance instantanée à partir du nombre d'œufs porté par les femelles et de la durée du développement embryonnaire.

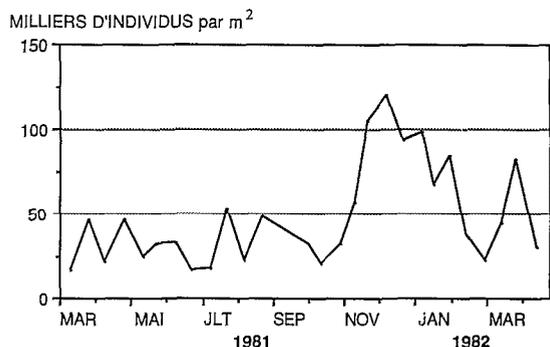


FIG. 4. — Évolution démographique de la population globale de *Platorchestia platensis* de la plage de Saline de mars 1981 à avril 1982.

Demographic fluctuation of population of *Platorchestia platensis* on the beach from March 1981 to April 1982.

Nous utiliserons l'équation proposée par WULFF (1980) :

$$b = \text{Log}((C_t/N_t) + 1)/D_t$$

avec b : taux de naissance instantanée au temps t ,

C_t : nombre d'oeufs ou d'embryons par unité de milieu au temps t ,

N_t : nombre total d'individus par unité de milieu au temps t ,

D_t : durée de développement embryonnaire à la température au temps t ,

La variation de D en fonction de la température est donnée par :

$$D = S/(T - K).$$

S et K sont des constantes déterminées à partir des données expérimentales sur les durées du développement embryonnaire à 20°, 25° et 30 °C. T est la température.

2.5.3. TAUX DE MORTALITÉ INSTANTANÉE

Le taux de mortalité instantanée d est donné par la formule $d = b - r$ où b est le taux de naissance instantanée et r le taux de croissance.

2.6. Conditions de milieu

Sur la plage de Saline, les facteurs du milieu varient saisonnièrement :

— de janvier à mars, la salinité du sédiment et de la nappe est élevée, la température de la mer (25 °C), de l'air (24,5 °C) et des laisses (24 °C) passe par un minimum tout comme la pluviosité (50 mm). Le vent et la houle passent par un maximum. La quantité de laisses sur la plage est stable et minimale, et la plage

dégraisse. Cette période correspond à la saison sèche des météorologues ;

— d'avril à juillet, la quantité de laisses de mer est instable et varie fortement autour des valeurs moyennes. La plage engraisse, c'est l'intersaison ;

— d'août à décembre, la salinité de la nappe et du sédiment est faible. La température de la mer (32 °C), de l'air (30 °C) et des laisses (32 °C) passe par un maximum de même que la pluviosité (190 mm). Le vent et la houle passent par un minimum. La quantité de laisses de mer est stable et maximale. Cette période correspond à la saison humide des météorologues.

3. RÉSULTATS

3.1. Évolution démographique

3.1.1. LA POPULATION GLOBALE (fig. 4)

L'observation des variations de la densité des individus par mètre carré au cours de l'étude révèle deux périodes : de mars à octobre 1981, la population oscille entre 15 000 et 50 000 individus par mètre carré, puis de novembre 1981 à janvier 1982, elle se maintient au-dessus de 50 000 individus par mètre carré après une croissance exponentielle en octobre et novembre. Les densités ne sont pas semblables d'une année à l'autre : le pic de densité de fin mars 1981 est bien plus discret que celui de 1982. L'évolution de la densité au cours de l'étude peut être rattachée à celle des paramètres du milieu. Les plus fortes densités se situent pendant la saison humide. Lors de la saison sèche, les densités chutent progressivement ; l'activité reproductrice est alors minimale (CIAVATTI, 1989b) ; puis pendant l'intersaison, les densités sont basses. Dans la bibliographie, on constate que les Talitridés représentent souvent de très fortes densités parmi les Amphipodes (tabl. I) : les références bibliographiques faisant état de densités comprises entre 1 000 à 40 000 individus par mètre carré sont nombreuses. Les laisses en offrant une nourriture abondante, permettent des densités très élevées. Cependant les densités relevées en Guadeloupe, de novembre à janvier (entre 60 000 et 120 000) sont exceptionnelles. *P. platensis* atteint au Japon (MORINO, 1978) et en Nouvelle-Angleterre, aux États-Unis d'Amérique (BEHBEHANI et CROKER, 1982) de très fortes densités bien plus élevées que celles de *Talorchestia margaritae* (VENABLES, 1981), espèce tropicale. Le climat tropical humide de la Guadeloupe favorise donc de fortes densités qui culminent de novembre à décembre lorsque la pluviosité et la température sont fortes et le milieu stable.

TABLEAU I

Les plus fortes densités observées (nombre d'individus.m⁻²) chez quelques amphipodes
The highest densities observed for some Amphipods (number of individuals.m⁻²)

Espèce	Famille	Lieu de l'étude	Densité (x1000)	Référence
<i>Gammarus oceanicus</i>	Gammaridés	Newfoundland	1 à 10	Steele (1976)
<i>G. pseudolimnaeus</i>	Gammaridés	Wisconsin	13	Miller (1982)
<i>Pontogammarus niloticus</i>	Gammaridés	Mer Caspienne	4,8	Kasimov (1976)
<i>Corophium insidiosum</i>	Corophiidés	Allemagne	0,6 à 67,9	Anger (1979)
<i>Rudilembooides nagiei</i>	Aoridés	Floride	0,2 à 1,2	Stoner (1980)
<i>Talorchestia quoyana</i>	Talitridés	Nouvelle-Zélande	0,3	Fincham (1977)
<i>T. margaritae</i>	Talitridés	Vénézuéla	5,6 à 39	Venables (1981)
<i>Orchestioides tuberculata</i>	Talitridés	Chili	1	Duarte (1974)
<i>Orchestia dehayesei</i> et <i>O. montagui</i>	Talitridés	Algérie	6,1 à 46,2	Louis (1980)
<i>Platorchestia platensis</i>	Talitridés	Nouvelle-Angleterre	28 à 84,8	Behbehani et Croker (1982)
<i>P. platensis</i>	Talitridés	Japon	3,7 à 62,1	Morino (1978)
<i>P. platensis</i>	Talitridés	Guadeloupe	15 à 120	présente étude
<i>Talitrus vulgaris</i> et <i>T. angulosus</i>	Talitridés	Tasmanie	1,3 à 2,5	Friend et Richardson (1977)
<i>T. dorrieni</i>	Talitridés	Angleterre	0,2 à 2,3	Richardson (1980)
<i>Pontoporeia femorata</i>	Haustoridés	Nouvelle-Ecosse	0,6	Wildish et Peer (1981)

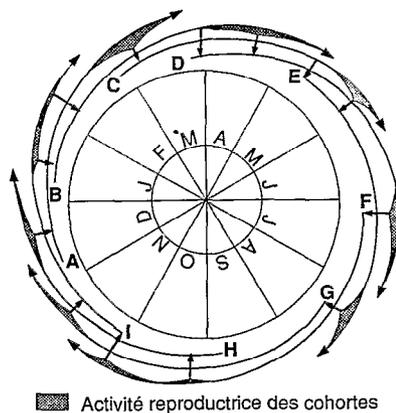


FIG. 5. — Cycle reproducteur et succession chronologique des cohortes de *P. platensis* en Guadeloupe (CIAVATTI, 1989b).
Reproductive cycle and chronological sequence of P. platensis cohorts in Guadeloupe Island (CIAVATTI, 1989b).

3.1.2. LES COHORTES

Les différents pics de densité de la population globale correspondent aux périodes de recrutement des cohortes. Une cohorte naît pendant la période d'acti-

tivité reproductrice d'une autre cohorte : c'est sa période de recrutement. À cette période, succède une période de croissance puis une période d'activité reproductrice au cours de laquelle la cohorte donne naissance à une nouvelle cohorte (fig. 5) : il s'agit de générations successives. Du fait de la succession rapide des cohortes, la cohorte A, par exemple, ne donne pas la cohorte B, mais la cohorte C. Les neuf cohortes du cycle saisonnier, déterminées par CIAVATTI (1989b), sont classées de A à I (fig. 5). Des cohortes identifiées en mars et avril 1981 ont été retrouvées également à la même époque en 1982. Les effectifs relatifs des cohortes au sein de la population globale (CIAVATTI, 1989b) et la densité de la population globale permettent de calculer la densité de chaque cohorte au cours de son existence et d'en étudier l'évolution démographique. Les cohortes atteignent une densité maximale soit dès le début de leur recrutement, soit dans les quinze jours qui suivent (fig. 6). La cohorte H fait exception avec une densité maximale lorsque son recrutement est terminé. La densité maximale varie d'une cohorte à l'autre. Les cohortes I, A, B et D 1982 atteignent des densités maximales supérieures ou égales à 50 000 individus par mètre carré; ces cohortes vivent lorsque les densités de la population sont maximales. Les cohortes D 1981, E et C 1982 ont des densités

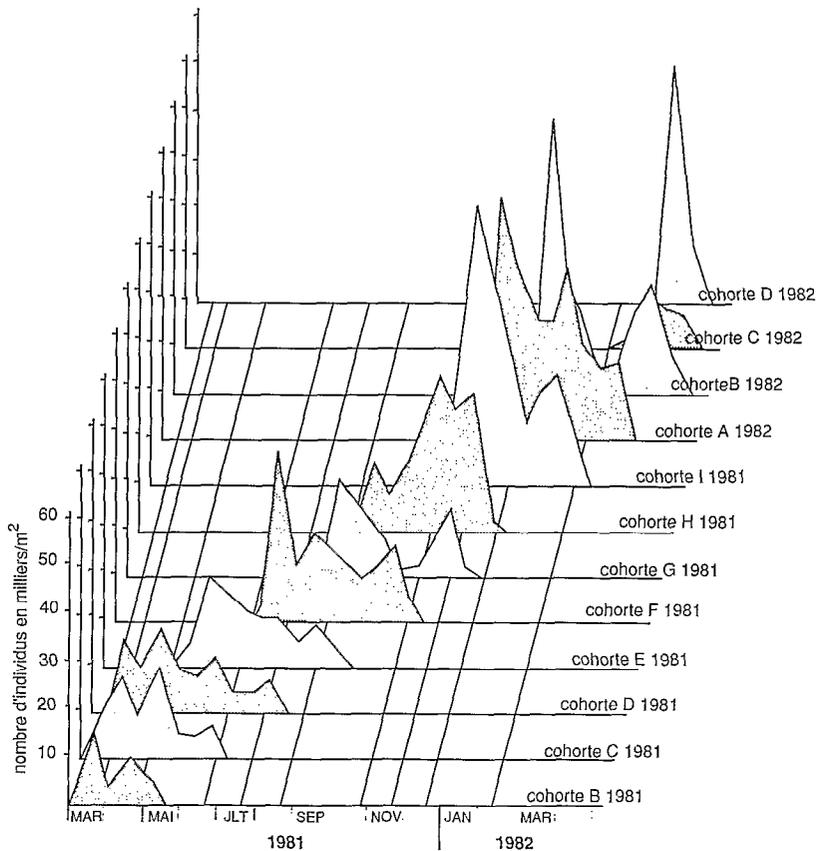


Fig. 6. — Évolution démographique des cohortes de la population de *Platorchestia platensis* de la plage de Saline.
Demographic fluctuation of P. platensis cohorts on Saline beach.

maximales plus modestes puisque inférieures à 20000 individus par mètre carré. Les cohortes D 1981 et D 1982 ont des densités maximales très différentes. Cependant les taux de natalité (fig. 7) de mars 1981 et de mars 1982 sont semblables lorsque ces cohortes sont recrutées. En 1981, les jeunes individus de la cohorte D ont dû subir une plus forte mortalité qu'en 1982; en effet, en mars et en avril 1981, la quantité de laisses diminue (fig. 8), le vent et la houle sont forts; en mars 1982 au contraire, la quantité de laisses augmente lentement, le vent et la houle diminuent d'intensité.

Après un maximum, la densité de la cohorte diminue jusqu'à sa disparition : le recrutement a cessé ou devient insuffisant pour compenser la mortalité. Les cohortes F, G, I et B 1982 présentent chacune un deuxième pic de densité vers la fin de leur existence : les individus de la cohorte sont alors adultes. Un pic de densité n'est pas une valeur isolée : il est précédé

par un ou plusieurs prélèvements au cours desquels la densité de la cohorte augmente. Nous pouvons donc, dans ce cas, écarter l'explication d'une surévaluation de la densité.

À partir de l'observation des densités relatives et des durées de vie relatives, nous avons regroupé les cohortes D, E, A d'une part (fig. 9A) et les cohortes F, G, I et B 1982 d'autre part (fig. 9B), car elles semblaient avoir une évolution démographique différente. Les modèles de régression ont été ensuite calculés en excluant pour chaque cohorte, les points des prélèvements antérieurs à la date du maximum de densité.

En ce qui concerne les cohortes D, E et A, on obtient :

$$\begin{aligned}
 DR &= -0,77 TR + 92,9 & (1) & \quad r_1 = -0,83 \\
 \text{Log DR} &= -0,014 TR + 4,6 & (2) & \quad r_2 = -0,82
 \end{aligned}$$

DR densité relative; TR temps relatif.

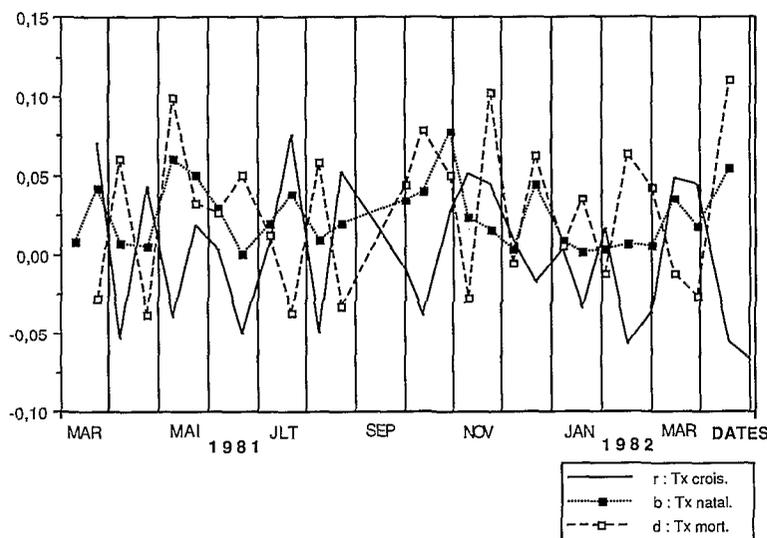


FIG. 7. -- Évolution des taux de natalité (b), de mortalité (d) et de croissance (r) de la population globale de *Platorchestia platensis* de la plage de Saline, de mars 1981 à avril 1982.
Fluctuation of birth rate (b), death rate (d) and growth rate (r) of P. platensis population on the beach from March 1981 to April 1982.

Les modèles des équations (1) et (2) (fig. 9A) donnent des coefficients de corrélation très proches. Ils indiquent que le nombre relatif de morts par unité de temps est constant.

En ce qui concerne les cohortes F, G, I et B 1982, nous avons scindé les données en deux ensembles :

ensemble 1 pour TR = 0 à TR = 50 %

$$DR = -1,72 TR + 97,68 \quad (3) \quad r_3 = -0,84$$

$$\text{Log DR} = -0,046 TR + 4,87 \quad (4) \quad r_4 = -0,86$$

La comparaison de la pente de l'équation (3) (fig. 9B) avec celle de l'équation (1) (fig. 9A) montre

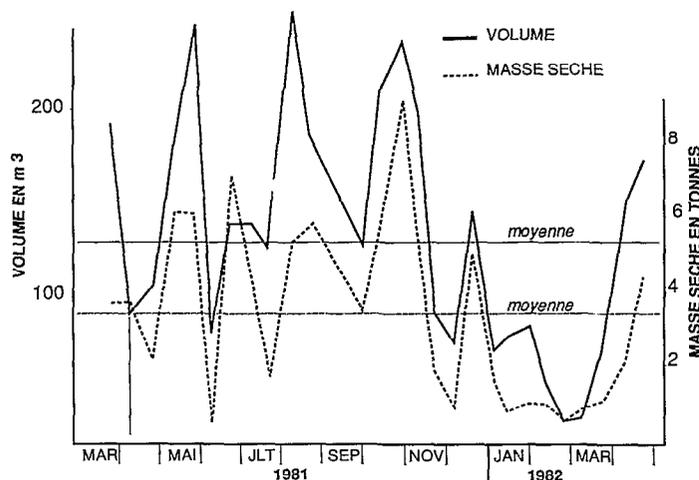


FIG. 8. — Estimation des quantités de laisses de mer échouées sur la plage de Saline. Volume des laisses et masse de matière sèche.
Estimation of quantities of water-marks on the Saline beach. Volume and dry matter weight.

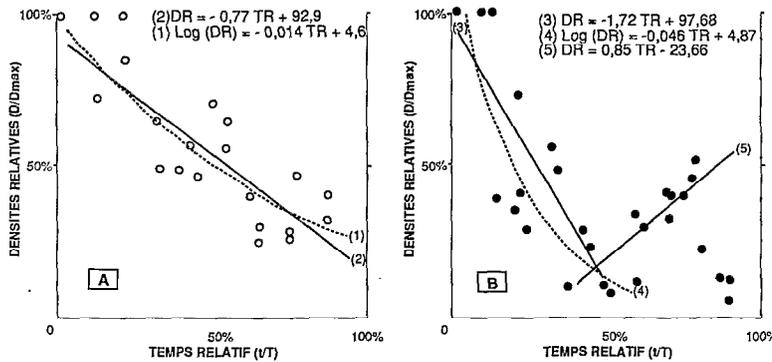


FIG. 9. — Évolution de la densité relative (DR) des cohortes, en fonction du temps relatif (TR). (A) : Cohortes D, E et A ; (B) : cohortes F, G, I et B 1982.

Fluctuation of relate density (DR) of cohorts, in term of relate time (TR). (A) : D, E and A cohorts ; (B) : F, G, I and B 1982 cohorts.

qu'elles sont différentes ($t = 3,32$ pour 35 degrés de liberté). On aboutit au même résultat en comparant les pentes des équations (2) (fig. 9A) et (4) (fig. 9B) ($t = 4,53$ pour 35 degrés de liberté). Quel que soit le modèle que l'on retient pour décrire la densité en fonction du temps, la densité décroît plus rapidement dans l'ensemble 1 que dans l'ensemble des données des cohortes D, E et A.

ensemble 2 pour $\text{TR} = 40$ à $\text{TR} = 80$ %
 $\text{DR} = 0,85 \text{ TR} - 23,66$ (5)

La densité relative des cohortes F, G, I et B 1982 augmente régulièrement de $\text{TR} = 40$ à $\text{TR} = 80$ %.

Les cohortes D, E et A d'une part et les cohortes F, G, I et B 1982 d'autre part ont donc des évolutions démographiques différentes. Les cohortes D, E et A restent dans les laisses ; le nombre de morts, par unité de temps, est constant ou légèrement plus élevé au début de la vie de la cohorte ; la densité connaît une décroissance linéaire. L'évolution démographique des cohortes F, G, I et B 1982 s'explique si l'on admet qu'elles effectuent des mouvements de population qui les amènent à quitter les laisses pour y revenir ensuite. De $\text{TR} = 0$ à $\text{TR} = 45$ %, les *Platorchestia* quittent les laisses, ce qui fait décroître plus rapidement la densité. Si l'on suppose que l'ensemble des individus émigrés et des individus non émigrés a une évolution démographique globale comparable à celle des cohortes D, E et A, on peut estimer à tout instant TR le taux E_m d'individus d'une cohorte se trouvant hors des laisses :

$$E_m = (-0,77 \text{ TR} + 92,9) - (-1,72 \text{ TR} + 97,68)$$

soit $E_m = 0,95 \text{ TR} - 4,78$

À $\text{TR} = 40$ %, ce serait environ 38 % des individus d'une cohorte qui se trouveraient hors des

laisses. Ce mouvement d'émigration est effectué par des individus juvéniles et immatures. De $\text{TR} = 45$ à $\text{TR} = 80$, les *Platorchestia* reviennent dans les laisses, ce sont alors de jeunes adultes qui font augmenter régulièrement la densité de la cohorte. BOUSFIELD (1958) a montré que les plus petits individus de *Talorchestia longicornis* se trouvent au bas de la plage dans les laisses avec les plus gros individus et les femelles gravides. Les individus de taille moyenne et les immatures se trouvent dans la partie haute de la plage. Cette observation est compatible avec une immigration des adultes dans les laisses pour se reproduire. Nous avons pu noter la présence de talitres dans le sable et dans la strate herbacée entre le haut de plage et le plan d'eau de Saline. Pour étayer notre interprétation de l'évolution démographique des cohortes F, G, I et B, il faudrait comparer l'âge des populations des laisses et des populations du sable entre le haut de plage et le plan d'eau. Il serait également nécessaire de mettre en évidence la direction des migrations et l'âge des individus qui y participent. De septembre 1981 à avril 1982, la frange littorale est occupée par le limicole *Actilis macularia*. Les amphipodes de grande taille sont les plus exposés à la prédation des limicoles (BOWERS, 1964 ; JARAMILLO *et al.*, 1980 ; MYERS *et al.*, 1980), et ils viendraient chercher refuge dans les laisses pendant cette période.

La cohorte H présente une évolution de ses effectifs très différente de celle des autres cohortes. Le maximum de densité s'observe lorsque le recrutement est terminé. Pendant la période de recrutement de cette cohorte, la quantité de laisses augmente fortement. Les jeunes individus de la cohorte H se dispersent alors dans les laisses et bien qu'ils soient nombreux sur la plage, leur densité est faible. À la fin novembre, la quantité de laisses diminue et les individus adultes ou intermédiaires se concentrent.

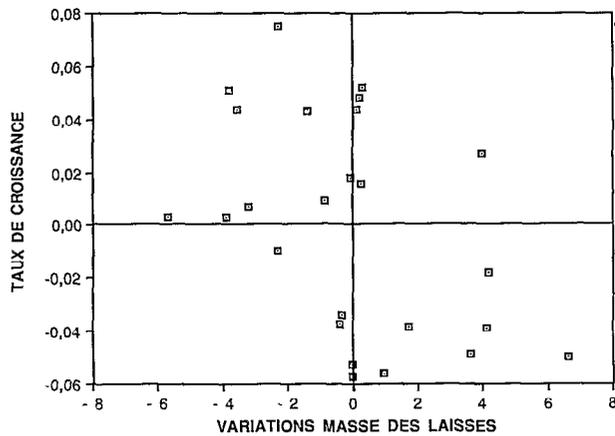


FIG. 10. — Taux de croissance de la population globale de *Platorchestia platensis* en fonction des variations de la masse sèche des laises sur la plage.

Growth rate of population of P. platensis in terms of fluctuations of dry matter of water-marks on the beach.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

De mars à décembre le taux de natalité (fig. 7) présente de nombreux pics. Il passe par un maximum d'octobre à novembre. Puis il s'effondre en janvier-février. Cette évolution est comparable à celle décrite (CIAVATTI, 1989b) pour le taux d'activité reproductrice (rapport des femelles reproductrices sur l'ensemble des femelles), ce qui montre la faible influence de la fécondité individuelle des femelles sur le taux de natalité. Cette fécondité individuelle varie d'ailleurs très peu au cours de l'année. En Méditerranée, LOUIS (1977) a montré que l'activité reproductrice s'arrête en janvier. La période de repos sexuel s'effectue donc au même moment dans les populations de Guadeloupe et de Méditerranée. Chaque pic du taux de natalité correspond à l'arrivée en phase adulte reproductrice d'une cohorte. Finalement, la succession des cohortes au cours du cycle de reproduction permet d'expliquer les variations du taux de natalité.

Le taux de croissance (fig. 7) de la population varie fortement d'une date de prélèvement à une autre. Les taux de croissance positifs suivent les pics du taux de natalité. Cependant à certaines dates, le taux de croissance est supérieur au taux de natalité. Il s'agit là de valeurs surestimées. La figure 10 représente le taux de croissance r en fonction de la variation de la masse sèche totale des laises sur la plage entre les deux dates qui ont servi au calcul du taux de croissance. Les valeurs négatives des variations de

la surface indiquent que la surface des laises a diminué entre deux prélèvements. La figure 10 montre qu'aux valeurs négatives de variations de la surface correspondent de fortes valeurs de r et aux valeurs positives, des valeurs plus faibles. La variation de la surface des laises (reflet de l'instabilité du milieu) introduit un biais dans la mesure de r . Une augmentation de la surface des laises provoque une dispersion des talitres qui conduit à une sous-estimation de r , et une diminution de la surface entraîne une concentration des talitres qui conduit à une surestimation de r . Les valeurs de r que nous avons calculées donnent donc une image approximative des potentialités démographiques d'une population occupant un milieu instable. L'équation utilisée pour le calcul du taux de croissance est en effet affectée par de forts biais lorsque l'on commet des erreurs de mesure lors du comptage des individus.

L'interprétation du taux de mortalité se complique par l'existence de valeurs négatives dues à un taux de croissance supérieur au taux de natalité. Nous en avons vu une des causes possibles plus haut. Nous constatons d'ailleurs (fig. 11) que les valeurs négatives du taux de mortalité correspondent à des variations négatives ou très faiblement positives de la masse sèche totale des laises sur la plage. La réciproque n'est pas vraie. Les variations négatives du tonnage des laises peuvent correspondre à des valeurs positives de la mortalité; les valeurs surestimées du taux de croissance pouvant être compensées par le taux de natalité. Malgré ces difficultés, il est cependant possible de constater que les maxima du taux de mortalité suivent les maxima du taux de

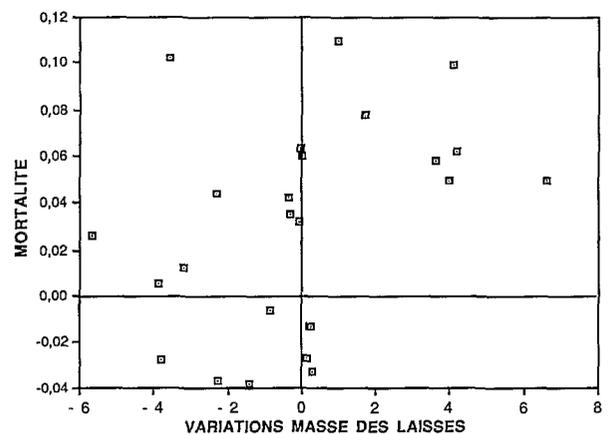


FIG. 11. — Mortalité de la population de *Platorchestia platensis* en fonction des variations de la masse sèche des laises sur la plage.

Mortality of the population of P. platensis in terms of fluctuation of dry matter of water-marks on the beach.

natalité. Ceci indique une forte mortalité des jeunes classes d'âge. Tous les pics de mortalité ne sont pas liés à une augmentation du taux de natalité. Ainsi en février (fig. 7) la mortalité se maintient supérieure à 0,03 tandis que le taux de natalité est très faible. Le mois de février se caractérise par une houle et un vent forts. La quantité de laisses échouées sur la plage est faible. Les talitres sont alors peu protégés des assauts de la mer et la mortalité est élevée. La densité s'effondre passant de 83 820 individus par mètre carré fin janvier à 22 540 individus par mètre carré fin février. À cause de l'instabilité du milieu et des mouvements de population, le taux de mortalité intègre la mortalité proprement dite, mais aussi les immigrations, les émigrations, les concentrations et les dispersions des individus. Il ne se prête donc pas à une analyse fine et précise des résultats. Il ne permet qu'une estimation grossière et générale de l'évolution de la population globale de *Platorchestia platensis*.

En définitive, la démographie annuelle de la population de *Platorchestia platensis* de la plage de Saline montre deux phases :

— une phase de faible densité (15 000 à 50 000 individus/m²) de février à septembre. La densité varie au gré des recrutements. La répartition des laisses est très instable durant cette période (fig. 2) ;

— une phase de forte densité (50 000 à 120 000 individus/m²) d'octobre à janvier, pendant la saison humide. Cette explosion démographique est permise par un taux de natalité élevé en octobre et une chute de la mortalité le mois d'après. Durant cette phase, la répartition des laisses reste stable (fig. 2).

La démographie des cohortes est influencée par des mouvements de populations (immigrations d'adultes) et par des phénomènes de concentrations ou de dispersions en relation avec la variation de la quantité de laisses sur la plage.

Les taux de croissance et de mortalité varient fortement d'une date de prélèvement à l'autre. Ceci est dû à l'instabilité du milieu et aux mouvements de population. Cependant la mortalité est toujours élevée après les recrutements, ce qui montre une forte mortalité des jeunes classes d'âge. Les variations rapides du taux de natalité s'expliquent par la succession des cohortes : le taux de natalité augmente lorsqu'une cohorte arrive en phase adulte. Le faible taux de natalité de janvier-février est la conséquence indirecte des fortes densités des mois de novembre et décembre. En effet, CIAVATTI (1989b) a montré que le taux de femelles non reproductrices (rapport du nombre de femelles ne participant pas à la reproduction sur le nombre total de femelles) est corrélé de manière significative à la densité des talitres au temps $t - 60$ jours. De mars à septembre, le taux de natalité est élevé mais les conditions de milieu sont défavorables et instables et empêchent toute augmentation de la densité. Pendant la saison humide, d'octobre à décembre, les conditions de milieu s'améliorent (grande quantité de laisses, vitesse du vent et hauteur de la houle faibles, températures maximales) et en conséquence la mortalité diminue. Le taux de natalité reste cependant élevé et la densité augmente fortement. La population sature un milieu de moins en moins favorable. Le taux de femelles non reproductrices augmente en janvier et février, conséquence des fortes densités des mois précédents, et le taux de natalité chute tandis que les densités s'effondrent. La saison humide réunit les conditions optimales de développement de la population, propices à une natalité soutenue provoquant une explosion démographique en novembre et décembre.

Manuscrit accepté par le Comité de la rédaction le 15 novembre 1991

RÉFÉRENCES

- ANGER (K.), 1979. — Untersuchungen zum Lebenszyklus der Amphipoden *Bathyporeia sarsis*, *Microdeutopus gryllotalpa* und *Corophium insidiosum* in der Kieler Bucht. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum der Universität Kiel*, 1(3), 1-6.
- BEHBEHANI (M. I.) et CROKER (R. A.), 1982. — Ecology of Beach Wrack in Northern New England. Reference to *Orchestia platensis*. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 15 : 611-620.
- BHATTACHARYA (C. G.), 1967. — A simple method of resolution of distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23(1) : 115-135.
- BOUSFIELD (E. L.), 1958. — Distributional ecology of the terrestrial Talitridae (Crustacea : Amphipoda) of Canada. *Proc. 10th Int. Congr. Entomol.*, 1, 1956, 883-898.
- BOWERS (D. E.), 1964. — Natural history of two beach hoppers of the genus *Orchestoidea* (Crustacea : Amphipoda) with reference to their complementary distribution. *Ecology*, 45 : 677-696.
- BURGISS (M. J.), 1970. — The effect of temperature on the development time of eggs of *Thermocyclops* sp., a tropical Cyclopoid Copepod from Lake George, Uganda. *Limnol. Oceanog.*, 15 : 742-747.

- CIAVATTI (G.), 1983. — Mise au point d'une méthode d'isolement des talitres (Crustacés Amphipodes) à partir des laines de plage. *Bijdragen tot de Dierkunde* (contribution to Zoology), 53(1) : 99-102.
- CIAVATTI (G.), 1989a. — Les Talitridés (Crustacea, Amphipoda) des plages de la Guadeloupe, description de deux espèces nouvelles. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris 65(2) : 127-146.
- CIAVATTI (G.), 1989b. — Les Talitridés des plages de la Guadeloupe (Antilles françaises). Faunistique et étude d'une population de *Platorchestia platensis* (KRØYER). Thèse, Univ. Sci. Techn. Languedoc (Montpellier-II), 248 p.
- DUARTE (W. X. E.), 1974. — *Orchestiodes tuberculata* NICOLET, 1840, as an organism which desintegrates algae (Crustacea, Amphipoda, Talitridae). *Mus. Nac. Not. Mens. (Santiago)*, 19 : 3-9.
- EDMONDSON (W. T.), 1960. — Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. dell'Institut. Italiano di Idrobiologia*, Dott. Marco de Marchi, 12 : 21-77.
- EDMONDSON (W. T.), 1965. — Reproductive rates of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecological Monograph*, 35 : 61-111.
- FINCHAM (A. A.), 1977. — Intertidal sand-dwelling peracarid fauna of North Island, New Zealand. *New Zealand Journ. Mar. Freshwater Res.*, 11 : 677-696.
- FRIEND (J. A.) et RICHARDSON (A. M.), 1977. — A preliminary study of niche partition in two tasmanian terrestrial Amphipod species. Soil Organisms as Components of Ecosystems. *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 25 : 24-35.
- HARDING (J. P.), 1949. — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 28 : 141-153.
- HART (R. C.), 1980. — Embryonic duration and post-embryonic growth rates of the tropical freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Decapoda : Atyidae) under laboratory and experimental field conditions. *Freshwater Biol.*, 10 : 297-319.
- JARAMILLO (E.), STOTZ (W.), BERTRAN (C.), NAVARRO (J.), ROMAN (C.), VARELLA (C.), 1980. — Actividad locomotriz de *Orchestoidea tuberculata* (Amphipoda, Talitridae) sobre la superficie de una playa arenosa del Sur de Chile (Mehuín, Provincia de Valdivia). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 15 : 9-33.
- KASIMOV (A. G.), 1976. — The biology of *Pontogammarus maoticus* (Amphipoda Gammaridae) in the Caspian Sea. *Zoool. Zhurn.*, 55 : 458-460.
- LAPCHIN (L.) et NEVEU (A.), 1980. — The production of benthic invertebrates : comparison of different methods. I : Theoretical populations. *Acta Oceanologica Oecol. Gener.*, 1(13) : 307-322.
- LOUIS (M.), 1977. — Étude des populations de Talitridae des étangs littoraux méditerranéens. II. Identification des cohortes, cycles et fécondité. *Bull. Ecol.*, 8(1) : 75-86.
- LOUIS (M.), 1980. — Étude d'un peuplement mixte d'*Orchestia montagui* (Audouin) et *O. dehayesei* (Audouin) dans la baie de Bou Ismail (Algérie). *Bull. Écol.*, 2(2) : 97-111.
- MILLER (S. A.), 1982. — The life history of *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield in a Central Wisconsin stream (Amphipoda, Gammaridae). *Crustaceana*, 43(1) : 89-99.
- MORINO (H.), 1978. — Studies on the Talitridae (Amphipoda, Crustacea) in Japan. III. Life history and Breeding activity of *Orchestia platensis* KRØYER. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, 24 (4/6) : 245-267.
- MYERS (J. P.), WILLIAMS (S. L.) et PITELKA (F. A.), 1980. — An experimental analysis of prey availability for sand-lings (Aves : Scolopacidae) feeding on sandy beach crustaceans. *Can. J. Zool.*, 58 : 1564-1574.
- RICHARDSON (A. M.), 1980. — Notes on the occurrence of *Talitrus dorrieni* Hunt (Crustacea Amphipoda : Talitridae) in South-West England. *J. Nat. Hist.*, 14 : 751-757.
- STEELE (D. H.), 1976. — Seasonal changes in abundance of *Gammarus oceanicus* (Crustacea, Amphipoda) in Newfoundland. *Can. J. Zool.*, 54 : 2019-2022.
- STONER (A. W.), 1980. — Abundance reproductive seasonality and habitat preferences of amphipod crustaceans in seagrass meadows of Apalachee bay, Florida. *Contrib. Mar. Sci.*, 23 : 63-77.
- VENABLES (B. J.), 1981. — Aspects of the population biology of a Venezuelan beach amphipod *Talorchestia margaritae* (Talitridae) including estimates of biomass and daily production and respiration notes. *Crustaceana*, 41(3) : 271-285.
- WILDISH (D. J.) et PEER (D.), 1981. — Methods for estimating secondary production in marine amphipoda. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38(9) : 1019-1026.
- WULFF (F. V.), 1980. — Animal community structure and energy budget calculations of *Daphnia magna* (Straus) population in relation to the rock pool environment. *Ecol. Model.*, 11(3) : 179-225.