

TOMASINI J. A.
PETIT D.

**TEMPS DE DÉVELOPPEMENT DES OEUFs,
DURÉE DE VIE DES COPEPODITES IV, V
ET DES ADULTES DE CALANOIDES CARINATUS
(COPEPODE PLANCTONIQUE)**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

DOCUMENTS SCIENTIFIQUES DU CENTRE DE POINTE-NOIRE

Nouvelle Série N° 48.



Janvier 1977

TEMPS DE DEVELOPPEMENT DES OEUFS, DUREE DE VIE
DES COPEPODITES IV, V ET DES ADULTES DE
CALANOIDES CARINATUS (COPEPODE PLANCTONIQUE)

par

TOMASINI (J.A.) et PETIT (D.) *

Document n° 48 N.S.
Janvier 1977

COPYRIGHT-ORSTOM

* Océanographes Biologistes, Centre ORSTOM Pointe-Noire (R.P. Congo).

R E S U M E

Le temps de développement des oeufs a été mesuré à diverses températures. Les expériences montrent le rôle important de ce facteur et l'aptitude d'adaptation de l'espèce. Il semble qu'avec une longévité de 26 à 33 jours les femelles soient capables d'effectuer deux pontes. Les mâles qui apparaissent au début de la mue CV-adulte vivent 10 à 12 jours. Stade CIV et Stade CV ont une durée de vie sensiblement identique de 106 heures à 14°C.

A B S T R A C T

The development time of eggs has been measured at different temperatures. The prominent part of this last factor is brought out as the species adaptation capacity. It seems that females were able to spawn twice with a long vity of 26 to 33 days. Males make the appearance at the beginning of the moulting CV-Adult and remain 10 to 12 days in life. For CIV and CV stadia, the duration is nearly the same : 106 h. at 14°C.

De juin à octobre 1976, des essais d'élevage de C. carinatus ont été tentés en laboratoire. Malgré l'échec de ces expériences, les premiers stades naupliens n'ayant pu être dépassés, nous sommes parvenus à évaluer le temps de développement des oeufs ainsi que la durée de vie des stades CIV, CV et des adultes.

1. Matériel et Méthodes.

1.1. Echantillonnage en mer.

Le matériel planctonique est récolté de nuit, au cours de campagnes destinées à diverses observations sur l'espèce. Deux traits verticaux 50-0 m sont réalisés avec un filet WP2 classique en deux stations (fonds de 50 à 400 m) ⁽¹⁾. Les récoltes précautionneusement tamisées sur maille de 2,5 mm (élimination du macroplancton) sont conservées dans des récipients en plastique de 20 à 30 litres d'eau prélevée à 15 m. Les récipients sont laissés à température ambiante jusqu'au retour en laboratoire ⁽¹⁾.

Aux points où sont effectuées les pêches, l'eau destinée aux incubations est prélevée à 15 m ; elle est aussitôt filtrée sur Millipore HA 0,22 μ et conservée en bonbonne de verre opaque. La température et la salinité sont relevées (fig. 1). Le phytoplancton destiné aux cultures est pêché au filet de 30 μ en trait oblique 0-5 m. Seule la fraction inférieure à 50 μ est conservée.

1.2. Traitement en laboratoire.

Avant utilisation dans les élevages, la verrerie est nettoyée au mélange sulfochromique, abondamment rincée et séchée à l'étuve.

- Phytoplancton.

Le phytoplancton utilisé dans les élevages provient du milieu. Il est aussitôt mis en culture. Pour cela, quelques gouttes des

(1) Cependant les échantillons du 29/9 et du 6/10 ont été récoltés par traits horizontaux entre 500 et 700 m. Les récoltes étaient alors maintenues à environ 8°C ; l'eau d'incubation provenait de 500 m.

prises phytoplanctoniques sont lavées dans 10 bains successifs avant d'être implantées en milieu ES Provasoli (erlen de 250 ml). Les cultures sont maintenues sous éclairage constant (deux tubes fluorescents de 40 cm 20 watts UNION "Blanc Super") à la température de la pièce climatisée, soit environ 18°C. Les repiquages en milieux autoclavés ont lieu toutes les deux semaines (1).

Ces cultures sont consommées par C. carinatus comme en témoignent l'abondance des pelottes fécales émises et le maintien en vie de l'espèce depuis le stade 3 jusqu'à l'adulte.

Les concentrations phytoplanctoniques fournies n'ont pas été déterminées avec précision. Cependant, avant toute alimentation, la concentration des souches était grossièrement connue par fluorimétrie *in vivo*, ce qui permet de fournir à peu près la même concentration de cellules aux élevages.

- Zooplancton.

Les stades sont isolés dès le retour au laboratoire et placés en incubation (3 à 45 animaux par erlen de 250 ml). L'eau de mer employée est filtrée (voir 1.1). Les milieux sont renouvelés tous les 4 à 6 jours et réapprovisionnés en phytoplancton à cette occasion. En général, les erlen sont placés dans un chariot en partie immergé, animé d'un mouvement de va et vient programmé, obtenu par une came. Le procédé évite une sédimentation trop importante des cellules phytoplanctoniques et favorise l'homogénéité thermique des milieux (2).

Aux cours des observations, les oeufs fraîchement pondus ou les stades venant de muer sont regroupés dans des milieux neufs afin de suivre les temps de développement. On s'est inspiré des méthodes adoptées par EDMONSON (1960, 1965), BURGIS (1970), LANDRY (1975) pour calculer le temps de développement des oeufs.

-
- (1) L'observation microscopique, faite au C.R.O. d'Abidjan, révèle que ces milieux sont composés à près de 100 % par une espèce voisine de *Nitzschia closterium* (Détermination réalisée par DJEDJE, technicien phytoplanctologue).
- (2) Quelques expériences (temps de développement des oeufs, durée de vie des stades C5) ont été réalisées à la température du laboratoire ou en bains sans agitation.

2. Résultats.

2.1. Ponte.

De juin à octobre, dix séries de ponte ont pu être observées. Il arrive fréquemment que les femelles pondent pendant le tri des récoltes 12 à 30 femelles sont isolées par erlen avec 4 à 15 mâles. Selon les lots, les pontes se prolongent sur 1 à 7 jours (tabl. 1) ; le nombre d'oeufs pondus est variable, toujours faible par rapport aux valeurs que l'on peut trouver en littérature : les femelles ne pondent vraisemblablement pas toutes et pas au même moment. Les pourcentages d'éclosion plus faibles en début de saison, atteignent plus de 80 % fin août.

Deux séries d'observations sont intéressantes par les résultats qu'elles fournissent :

- les expériences du 7/9 et du 15/9 : Les femelles de la 1ère expérience donnent trois séries de pontes : les deux premières sont espacées de 10 jours (fig. 2), la dernière, survenant plus d'un mois après la seconde, est le fait de la dernière femelle restée vivante. On ne sait malheureusement pas si cette femelle a déjà pondu ou non auparavant ; elle meurt 4 jours après la fin de la ponte.

Lors de la deuxième expérience (15/9) il y a deux reproductions : la première ponte débute un jour après la capture ; la seconde survient près d'un mois plus tard, grâce à la dernière femelle restée vivante.

Dans ces deux expériences, on constate que la durée de ponte augmente dans les pontes successives : 21 jours pour la troisième ponte du 7/9, 11 jours pour la deuxième ponte du 15/9 ; d'autre part le pourcentage d'oeufs qui éclosent diminue considérablement. Ce résultat est peut-être en rapport avec la disparition des mâles : dans l'expérience du 7/9, lorsque la troisième ponte débute le dernier mâle est mort depuis 35 jours ; dans l'expérience du 15/9 le mâle meurt un mois avant la dernière ponte.

- Les expériences du 29/9 et du 6/10 : Alors que les études précédentes étaient réalisées avec des femelles récoltées en mer, ces deux

dernières expérimentations ont pour origine des stades CV estivants, pêchés à 500 m de profondeur. Les pontes ont lieu 27 à 34 jours après passage à l'état adulte. Elles durent le même temps que dans les expériences antérieures (7 - 8 jours) mais le nombre d'oeufs pondus a tendance à être nettement plus faible (10 puis 0,8 et 0,2 oeuf/femelle/jour) phénomène à mettre en relation avec les délais importants avant ponte (alimentation mal adaptée à ces animaux passés à un état de vie au ralenti ?) ou avec l'insuffisance du nombre de mâles dans les expériences ? On constate en effet que la meilleure production d'oeufs a lieu dans l'erien où le nombre des mâles est nettement plus élevé (11 mâles pour 20 femelles au lieu de 4).

En conclusion, il semble que les femelles soient capables d'assurer deux pontes. Les femelles mises en incubation le 15/9 pondent sensiblement au même moment que celles du 7/9 qui en sont à leur deuxième ponte ; ce doit aussi être leur deuxième reproduction puisque la ponte suivante ne survient qu'un mois plus tard et coïncide encore avec la troisième ponte du groupe des femelles du 7/9. Cependant une forte mortalité survient entre première et deuxième ponte (11 femelles sur 30 pour le groupe du 7/9).

De juin à septembre, les temps de ponte et les nombres d'oeufs émis augmentent. D'autre part, les taux d'oeufs pondus par les femelles issues de stades CV profonds sont les plus faibles obtenus. Ces variations de fécondité ne paraissent pas imputables à des changements dans la ration alimentaire apportée ; par ailleurs, un lot de femelles laissées à jeun (7/9) donne encore un taux de 8,2 oeufs/femelle/jour.

On constate enfin, une variation du taux d'éclosion au cours de la saison : les valeurs les plus élevées se trouvent à fin août-début septembre. Cette période apparaît donc de façon générale la plus favorable pour le maintien des stocks de l'espèce. Le taux qui ne varie pas durant les deux premières pontes, diminue considérablement durant la troisième (27 % pour la 3e ponte du 7/9, 55 % pour la 2e ponte observée le 15/9) ; l'abaissement semble en relation avec

l'importance du temps qui s'écoule entre la disparition des mâles et le moment de la ponte.

Du fait de l'affaiblissement du taux d'éclosion, et de la longévité des femelles (voir plus loin), le rôle de la troisième ponte, si elle existe en milieu naturel, est sûrement négligeable dans la maintenance du stock de l'espèce.

2.2. Temps de développement des oeufs.

Les expériences d'élevage à partir d'oeufs ont été utilisées pour mesurer les temps de développement. Dix à trente femelles sont mises en incubation avec des mâles ; les oeufs pondus pendant le même intervalle de temps sont repiqués en erlen ; les éclosions sont dénombrées. Cependant, ces mesures n'étant pas le but des expériences entreprises, les observations ont été irrégulières et parfois en nombre insuffisant. De ce fait dix sept expériences ont seulement été retenues (tabl.2). Les températures s'échelonnent entre 14° et 17°, soit des températures inférieures à celles du milieu marin (fig. 1).

A la différence des expériences de BURGIS (1970) et LANDRY (1975), les courbes représentant le pourcentage d'oeufs non éclos en fonction du temps, ne sont pas linéaires (fig. 3). Le phénomène peut avoir diverses origines ; il peut résulter de la procédure expérimentale adoptée : les lots d'oeufs proviennent de diverses femelles, elles-mêmes parvenues à des phases différentes de la ponte ; les femelles étant en phase d'acclimatation thermique, les formes exponentielles des distributions peuvent être le reflet d'une différence physiologique entre animaux à divers stades de leur acclimatation ; par ailleurs, bien que la ponte soit continue sur plusieurs jours, les oeufs sont produits par "paquets". La droite de régression permettant de déterminer le temps de développement a donc été calculée à partir de la portion de courbe sensiblement linéaire, ce qui revient à éliminer les observations se rapportant à un faible nombre d'oeufs.

Les valeurs représentent ainsi le temps de développement d'environ 90 % des oeufs parvenus à l'éclosion dans chaque expérience. Les résultats (tabl. 2) montrent une dispersion importante et étant donné

les conditions expérimentales (variations thermiques des bains, températures d'incubation inférieures à celles du milieu) leur interprétation ne peut être rigoureuse. Il apparaît (fig. 4) que l'élévation de la température tend à diminuer le temps de développement ; c'est un phénomène admis. Cependant, les expériences généralement réalisées sur ce sujet se rapportent à un intervalle de température beaucoup plus étendu que celui de nos observations (BURGIS 30°C ; LANDRY 15°C). D'après la distribution des valeurs, une augmentation de l'ordre de 3°C abaisserait le temps de développement de près de 10 heures. Cette variation considérable peut-elle être liée au caractère "sténotherme" de Calanoides (1) dont la présence dans les eaux de surface congolaises est limitée à l'époque où la température superficielle ne dépasse pas 23°C ?

LANDRY (Ibidem) chez A. clausi constate que le temps de développement est lié aux conditions thermiques connues par les géniteurs et même par les générations antérieures. Il existerait une adaptation à court terme induisant progressivement une acclimatation à long terme, saisonnière. Si l'on tient compte de l'incidence de la température sur les géniteurs et sur leurs oeufs, les expériences que nous avons réalisées peuvent se classer en quatre catégories (tabl. 2) :

- cas où les femelles pondent lors du tri, les oeufs se développent à une température inférieure à celle de l'ovogénèse (expériences : 1 et 7).
- cas où les femelles en acclimatation pondent des oeufs se développant à la même température (expériences : 2, 3, 9, 11, 16, 17).
- même situation, mais les oeufs se développent à une température supérieure à celle de l'ovogénèse (expériences : 4 à 6, 8 et 10).
- cas où les femelles peuvent être considérées comme acclimatées thermiquement, leurs oeufs se développant à la température de l'ovogénèse (expériences : 12 à 15).

(1) Ce caractère de sténothermie s'applique aux adultes et aux premiers stades larvaires puisque le stade CV peut estiver à des températures voisines de 5°C (PETIT et COURTIÈS sous presse).

Il apparaît nettement que des oeufs placés à une température supérieure à celle existant durant leur ovogénèse se développent plus vite (exp. 4, 5, 6 par rapport à 3). La série d'observations du 7/9 regroupe les deux phénomènes : influence directe de la température sur le développement comme précédemment (exp. 8 et 10 par rapport à 9 et 11), influence sur le développement par l'acclimatation des adultes : au voisinage de 14°5, en dix jours d'acclimatation, le temps de développement diminue d'au moins 7 heures (exp. 7, 9, 11, 12) ; au bout de 10 jours d'acclimatation, les temps de développement des oeufs sont voisins de ceux trouvés pour une élévation de température de 2°5 C par rapport à la température d'ovogénèse.

En conclusion, étant donné les procédures expérimentales, on doit admettre que les valeurs les plus fiables pour une température donnée sont celles mesurées lors de la deuxième ponte des géniteurs du 7/9 (expériences 12 à 15). Par ailleurs, l'ensemble des observations confirme l'importance du rôle de la température sur le début du développement et montre surtout la capacité d'acclimatation de l'espèce.

Sur le plateau continental du Congo, l'espèce ne paraît pas être susceptible de rencontrer des variations thermiques aussi brutales que celles que nous leur avons imposées dans les expériences ; les variations sub-superficielles sont suffisamment lentes pour que l'espèce, par ses capacités d'adaptation, estompe les variations de vitesse du développement qui pourraient en résulter (ceci en supposant que le développement des oeufs n'ait pas lieu dans le premier mètre superficiel). Par contre, en début de saison froide, lorsque le stade CV remonte des couches profondes, il est possible que l'élévation de température rencontrée conduise à accélérer le début du développement de la ou des premières générations.

2.3. Temps de vie des stades CIV, CV et des adultes.

2.3.1. Le stade CIV.

La durée de vie a été déterminée sur un lot de 54 stades CIII prélevés en mer. Comme pour les mesures de temps du développement des

oeufs, l'eau de mer d'incubation est filtrée ; les animaux sont nourris en général tous les trois jours ; les récipients sont maintenus, en agitation, en bac thermostaté à $14^{\circ}2$. Au passage du stade CIV, les animaux sont regroupés ; les observations fréquentes permettent de noter le passage à la mue suivante. Les résultats sont représentés dans la figure 5. La distribution des résultats présente une forme exponentielle. Pour déterminer le temps moyen de vie, on n'a considéré que la partie linéaire de la courbe de distribution. Ainsi pour 89 % des animaux, le temps moyen de vie est de 106 heures, la durée de vie pouvant passer du simple au double.

2.3.2. Le stade CV.

Deux expériences ont été réalisées : on a mesuré le temps de vie du stade soit à partir de stades CIII prélevés en mer et poursuivant leur développement en laboratoire, soit à partir de stades CIV récoltés en mer. Les mêmes procédures d'expérimentation que pour la détermination de la durée de vie du stade CIII ont été utilisées. Quelques expériences à $16^{\circ}2$ - $16^{\circ}4$ ont été réalisées mais elles portent sur un nombre insuffisant d'animaux.

Les résultats sont représentés dans la figure 5. Ne tenant compte que de la partie linéaire de la distribution, on trouve que le temps moyen de vie passe de 105 heures (pour 92 % des animaux) chez les CV issus des stades CIII élevés en laboratoire, à 127 heures (pour 94 % des animaux) chez ceux qui proviennent des stades CIV récoltés en mer, les temps variant du simple au double. Les pentes des droites de régression des deux expériences ne sont pas significativement différentes : il s'agit donc d'un allongement du temps de "maturation" avant le début du déclenchement de la mue. Il est possible que ce phénomène ait quelques analogie avec ceux observés lors des mesures des temps de développement des oeufs : les stades CV élevés depuis le stade CIII auraient bénéficié d'une phase d'acclimatation en laboratoire plus longue que leurs homologues issus de l'incubation de stade CIV. Il semble que la température joue un rôle important dans la durée de vie : les deux expériences aux environs de $16^{\circ}C$ donnent des temps allant de 48 à 85 heures.

2.3.3. Les adultes.

Tout au long de la saison la longévité des adultes a été étudiée: des lots de un à trois adultes sont placés en eau de mer filtrée avec phytoplancton ou non. Les expériences ont porté sur des animaux issus soit de stades CIII élevés en laboratoire, soit de stades CV récoltés en mer. Ces derniers proviennent des couches superficielles ou de 500 m de profondeur, en fin de saison.

Les observations ont permis de constater que les mâles apparaissent au cours des premiers jours de la période de mue CV-Adulte ; l'apparition des femelles peut s'effectuer au même moment, elle se poursuit sur un laps de temps plus long ; le phénomène est surtout remarquable dans les expériences contenant des stades CV d'origine profonde.

De juillet à début septembre, tous les stades CV récoltés ont mué en femelles, alors que les expériences de juin et de fin septembre (CV profonds) fournissent les deux sexes. Aucune explication ne peut être avancée ; les mâles sont pourtant présents dans le milieu durant toute la saison. Doit-on en conclure que les mâles ne pourraient provenir que du stock de stades CV profond ?

Dans les trois séries d'expériences ayant produit des mâles, la sex-ratio varie de 12 à 25 % en moyenne (maximum 31 %). En 1974 (PETIT et COURTIÈS), la sex ratio trouvée le long des radiales côte-proche-large variait entre 5 et 28 %. La durée de vie des mâles est de 10 à 12 jours en moyenne ; cette longévité peut aller de 3 à 21 jours.

Les femelles peuvent vivre jusqu'à 63 jours, leur durée moyenne de vie varie de 26 à 33 jours. Cette longévité rend donc parfaitement possible l'existence de deux pontes par femelle comme nous avons pu le constater au cours de deux expériences. En cas de jeûne, la longévité est réduite de moitié.

3. Conclusion.

Bien des phénomènes restent inexpliqués. On doit en effet indiquer que la plupart des expériences entreprises, avant la mi-août n'ont pas abouti : la majorité des animaux récoltés restaient bloqués à la mue

suivante d'où une très forte mortalité. On n'est pas non plus parvenu à obtenir tout le cycle de développement de Calanoïdes en laboratoire : malgré le nombre considérable d'oeufs récoltés, nous n'avons pu dépasser les premiers stades naupliens. MENSAN (1974) sans y apporter une preuve concrète admet que l'espèce est bactériophage ; pourtant, du stade CIII à l'adulte, elle semble se développer à partir du phytoplancton. Quoiqu'il en soit et malgré le nombre assez réduit d'observations, les résultats acquis apportent des données sur le cycle biologique de l'espèce :

1) - Etant donné leur longévité, les femelles seraient capables d'assurer deux pontes. Néanmoins, le fait n'a pu être mis en évidence dans les expériences antérieures à septembre.

2) - Le temps de développement de l'oeuf, de l'ordre de 23h. à 15°8, paraît nettement influencé par la température du milieu, dans le court intervalle thermique où l'animal se trouve présent dans les couches d'eau superficielles ; les variations observées tendent à montrer une capacité d'acclimatation très élevée, mais les procédures adoptées ont dû introduire des "stress" dont il est difficile d'évaluer l'importance. Par ailleurs, il est vraisemblable qu'au cours de son cycle saisonnier l'espèce acquiert une adaptation thermique avec l'élévation progressive de la température du milieu. D'après l'évolution quantitative des peuplements naturels, MENSAN (loc. cit.) conclut que le temps de vie des stades CIV est de 5 jours, celui des stades CV de 5 à 7 jours. DINET et SUISSE DE SAINT CLAIRE (1975) donnent des temps de générations variant de 8 à 31 jours. Nos observations en laboratoire montrent que les durées de vie des stades CIV et CV sont très voisines (4 - 5 jours) et qu'elles pourraient être notablement réduites grâce à une élévation de la température. Ce phénomène est à rapprocher de l'observation de DINET et SUISSE DE SAINT CLAIRE (loc. cit.) qui en suivant la dérive d'une drague à partir de la source de l'upwelling mauritanien, constatent le passage du stade CI au stade CIV en trois jours et demi ; durant cette période, les peuplements ont rencontré des eaux de plus en plus chaudes (T° de surface passant de moins de 15°C à plus de 19°C) : il est possible que cette élévation régulière de la température ait provoqué une accélération de la croissance de l'espèce. De même, des

conditions thermiques différentes entre côte et proche large du plateau continental congolais pourraient être la cause du "décalage" observé entre les générations de ces deux régions en cours de saison froide (PETIT et COURTIES)

3) - Lors de la mue en adulte, les mâles tendent à apparaître les premiers et ont une longévité plus courte que les femelles. Les sex ratio à l'apparition des adultes sont faibles, (ce qui est confirmé par les valeurs trouvées) dans le milieu naturel. Ce phénomène paraît compensé par le fait que les femelles peuvent se contenter d'une époque de fécondation pour la durée des deux pontes.

4) - Il est enfin confirmé que les stades CV estivants en profondeur sont aptes à assurer le repeuplement des eaux superficielles par la reprise du cycle biologique lorsque la température de ces eaux redevient compatible avec le cycle de développement de l'espèce.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier la Société KRONENBOURG, et tout particulièrement Monsieur RENAUD, qui nous a permis d'effectuer l'autoclavage des milieux de culture dans son laboratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- BINET (D.) et SUISSSE DE SAINTE CLAIRE (E.), 1975 - Le Copépode planctonique Calanoïdes carinatus. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., XIII, 1: 15-30.
- BURGIS (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. Oceanogr., 15, 5: 742-747.
- EDMONDSON (W.T.), 1960 - Reproductive rates of rotifers in natural populations. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 12: 21-77.
- EDMONDSON (W.T.), 1965 - Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. Ecol. Monogr., 35, 1: 61-111.
- HERBLAND (A.), LEBORGNE (R.), VOITURIEZ (B.), 1973 - Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. Doc. Scient. C.R.O. Abidjan, IV, 1: 1-75.
- LANDRY (M.R.), 1975 - Seasonal temperature effects and predicting development rates of marine copepods eggs. Limnol. Oceanogr., 20, 3: 434-440.
- MENSAH (M.A.), 1974 - The occurrence of the marine copepod Calanoides carinatus (Kroyer) in ghanaiian waters. Ghana Journ. Sci., 14, 2: 147-166.
- MENSAH (M.A.), 1974 - The reproduction and feeding of the marine copepod Calanoides carinatus (Kroyer) in ghanaiian waters. Ghana Journ. Sci., 14, 2: 167-191.
- PETIT (D.), et COURTIES (Cl.), 1976 - Calanoides carinatus (copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. I - Aperç sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades ; générations durant la saison froide 1974. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., (sous presse).

Date	Délai (jours) (1)	N° Ponte (2)	Durée de ponte (jours)	Oeufs/Femelle /jour	% Eclosion
30/6	0	1	2 - 2,5	2,4	60
	0	1	0,4	1,7	
	0	1	2 - 2,5	2	
18/8	2	1	2	3,5	64
28/8	0	1	6	9,6	82
7/9	0	1	1,5	8,2	76 en 1e ponte
	0	1	5 - 6	5,5	86 en 2e ponte
	4,5	2	6	6,5	
	0	1	6	12,9	27 en 3e ponte
	3,5	2	7	31,6	
30	3	21	12,3		
15/9	1	1	7	5,8	84 en 1e ponte
	33	2	10	8,3	55 en 2e ponte
29/9	34	1	7	10,1	58
	28	1		ε	
6/10	27	1	8	0,8	ε
	26	1	7	0,2	

Tableau 1. Pontes en laboratoire

(1) : Temps entre tri et début de ponte.

(2) : Numéro de ponte en laboratoire.

Date incub. ♀	T° milieu à 15 m	T° incub. ♀	Date récolte des oeufs	T° développ.	Nbre des oeufs testés	Temps développ. (heures)	Expérience N°
30/6	17°85		30/6 10h		26	28,6	1
			" 16h30		110	22,2	2
28/8	18°95	14°2	29/8 11h	14°2 ± 0,5	105	31,6	3
		14°2	18h45	16°9 ± 0,8	101	22,2	4
		"	30/8 18h	"	50	21,5	5
		"	1/9 9h30	"	94	25,5	6
7/9	21°6	14°5	7/9 13h	14°5 ± 0,4	71	46,8	7
		"	18h15	17° ± 0,7	155	25,9	8
		14°4	8/9 8h45	14°4 ± 0,3	359	37,3	9
		"	13h	16°9 ± 1,4	107	24,8	10
		14°2	20h45	14°2 ± 0,3	127	37,1	11
		14°8	17/9 12h	14°8 ± 0,6	77	30,9	12
		15°3	18/9 8h15	15°3 ± 0,8	207	29,6	13
		15°8	20/9 11h30	15°8 ± 0,7	116	24,8	14
		"	21/9 8h45	15°8 ± 0,5	77	22,8	15
15/9	23°1	15°3	19/9 12h15	15°3 ± 0,8	85	33,8	16
		15°8	20/9 11h30	15°8 ± 0,6	72	33,6	17

Tableau 2. Temps de développement des oeufs.

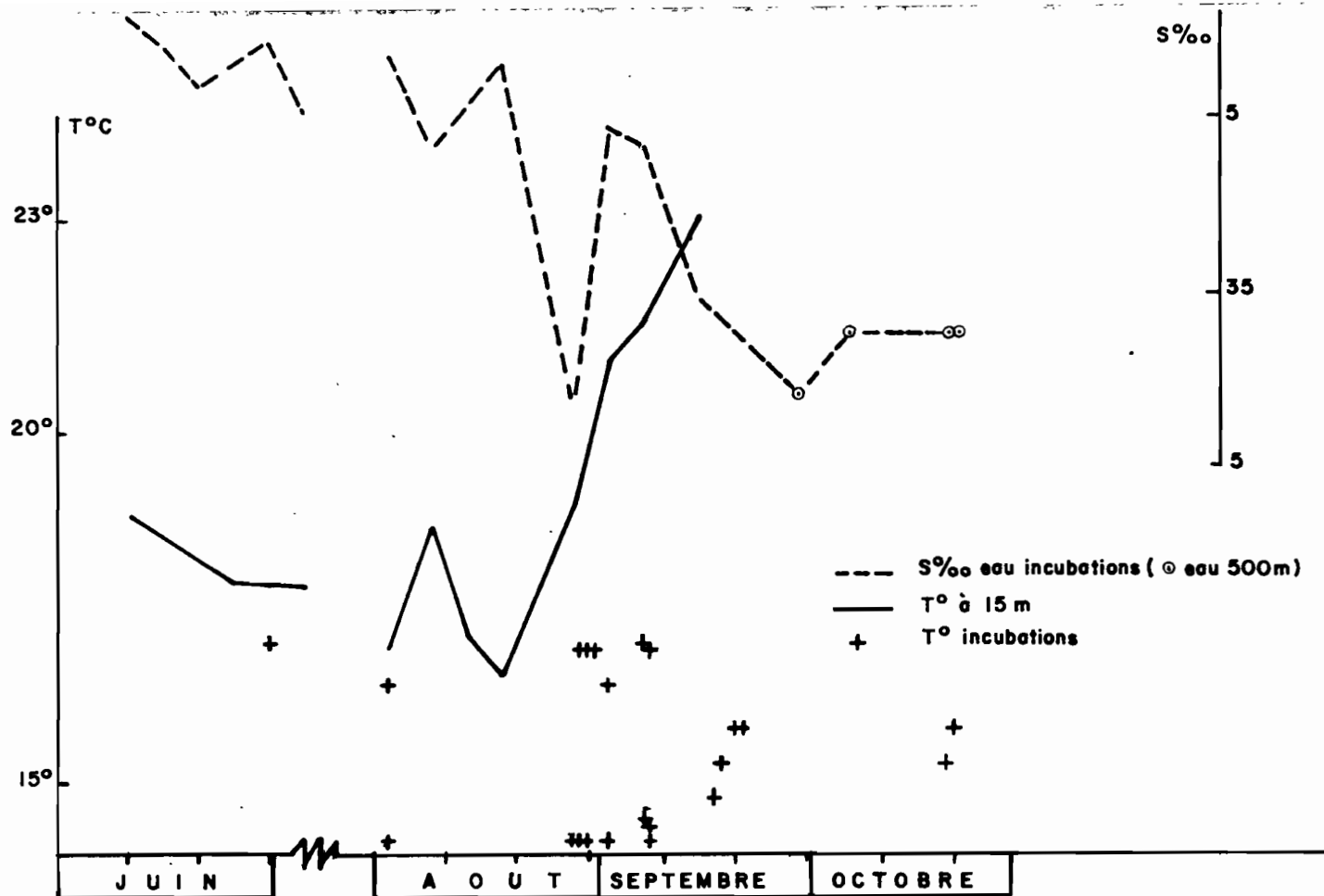


Fig. 1 - Conditions thermiques et halines

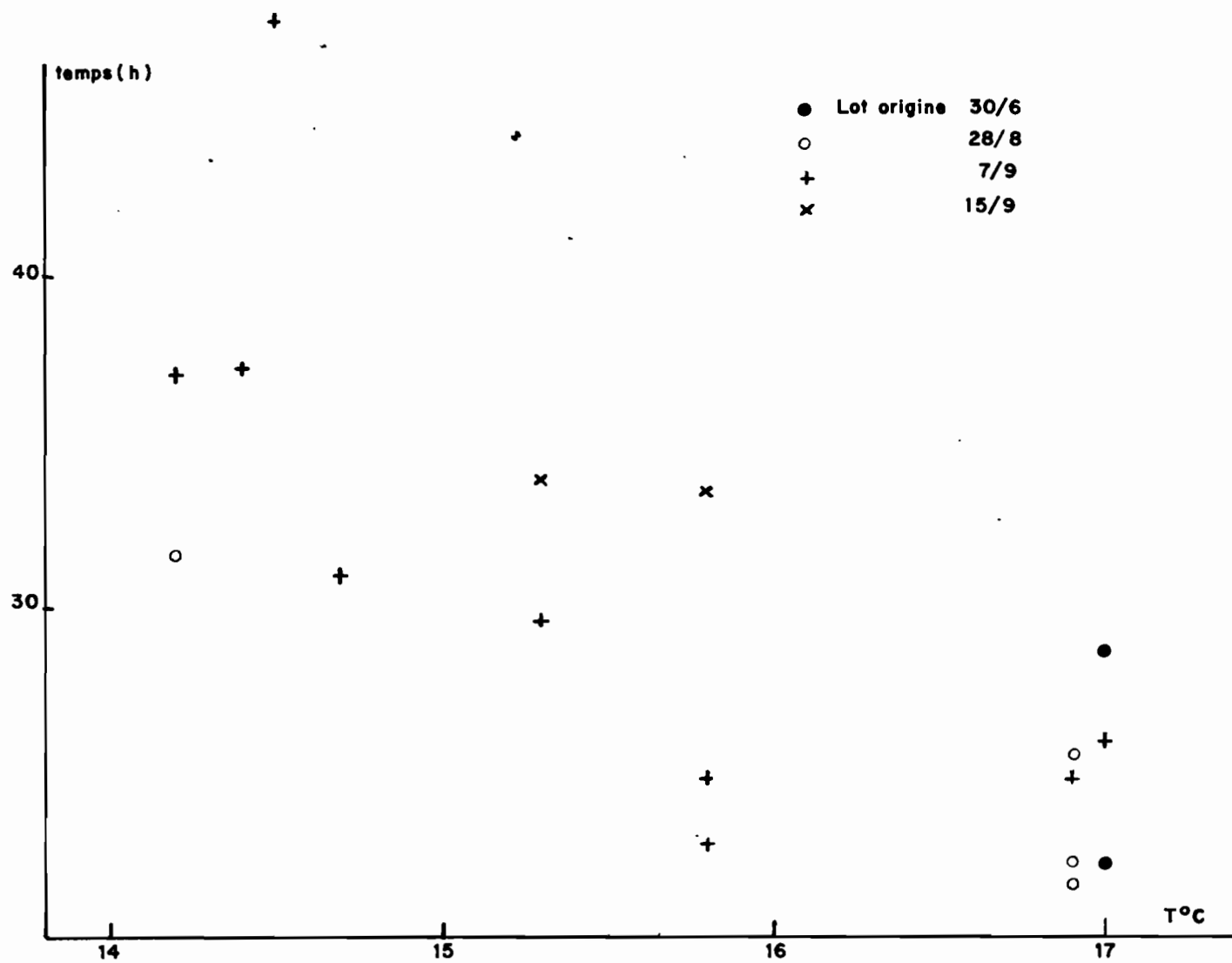


Fig. 4 - Variation du temps de developpement des œufs en fonction de la température

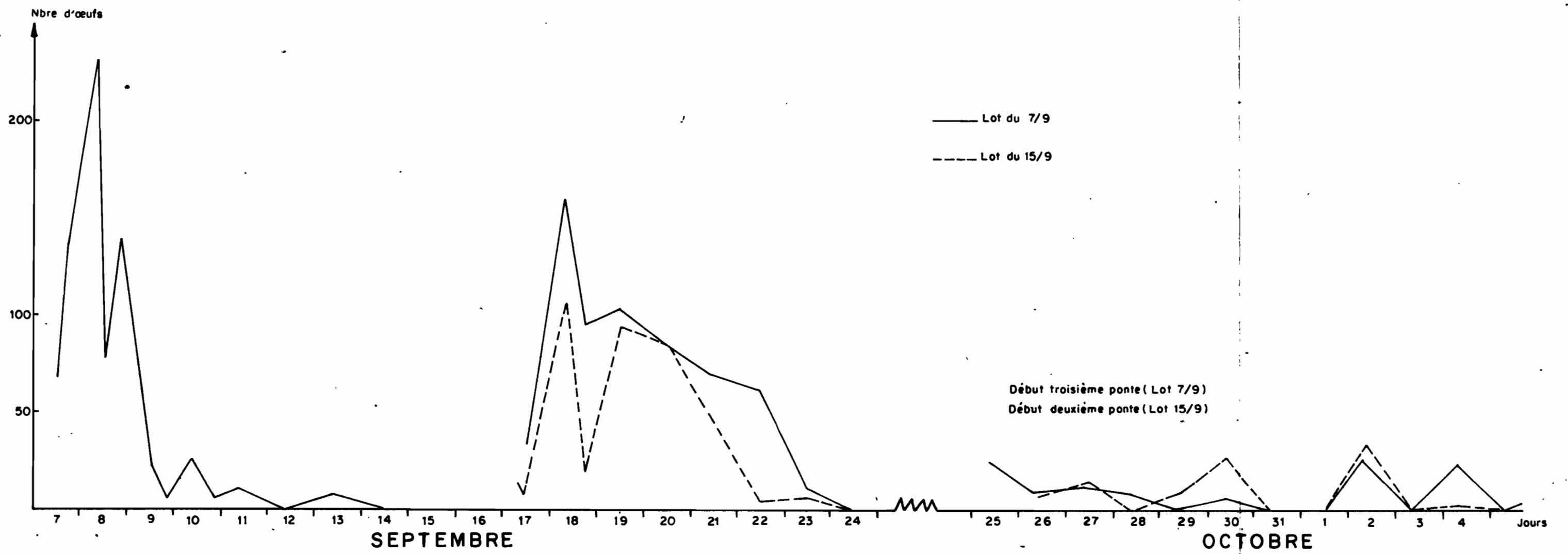


Fig.2- Succession des pontes dans deux lots de femelles mises en incubation le 7/9 et le 15/9

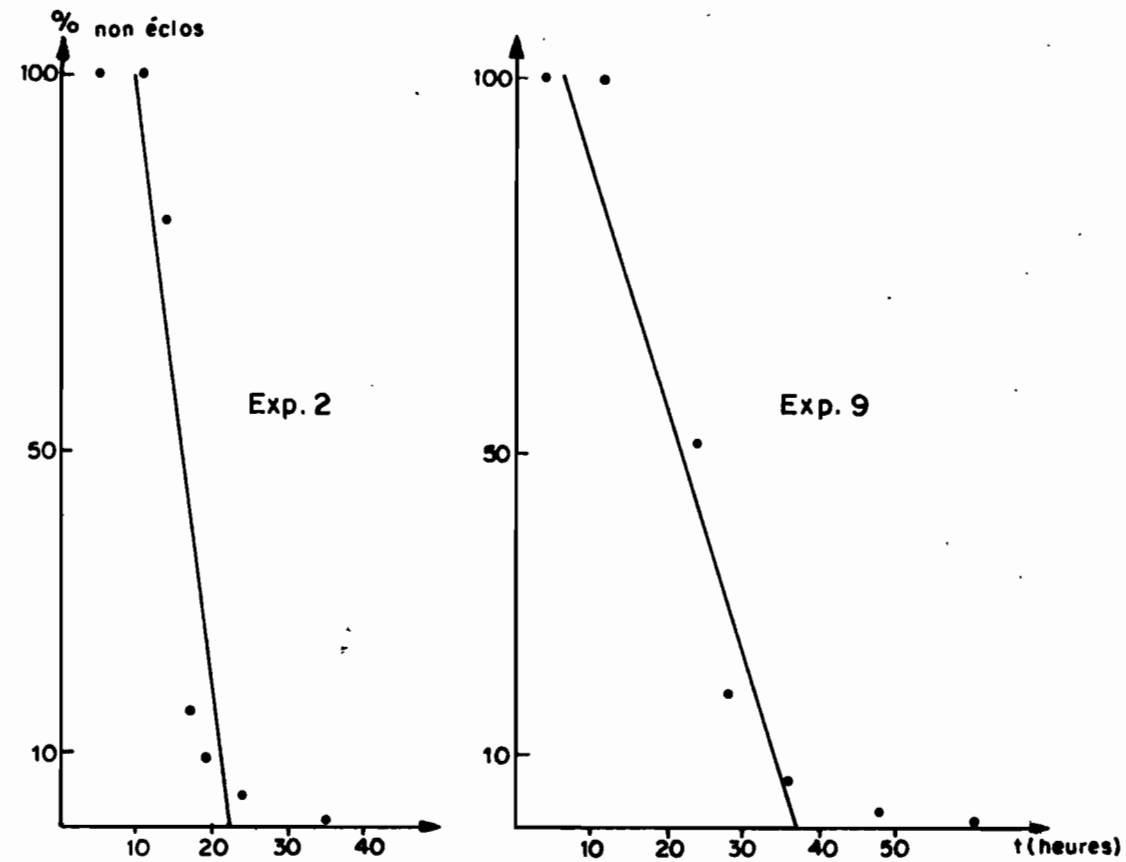


Fig.3- Evolution du pourcentage d'œufs non éclos en fonction du temps

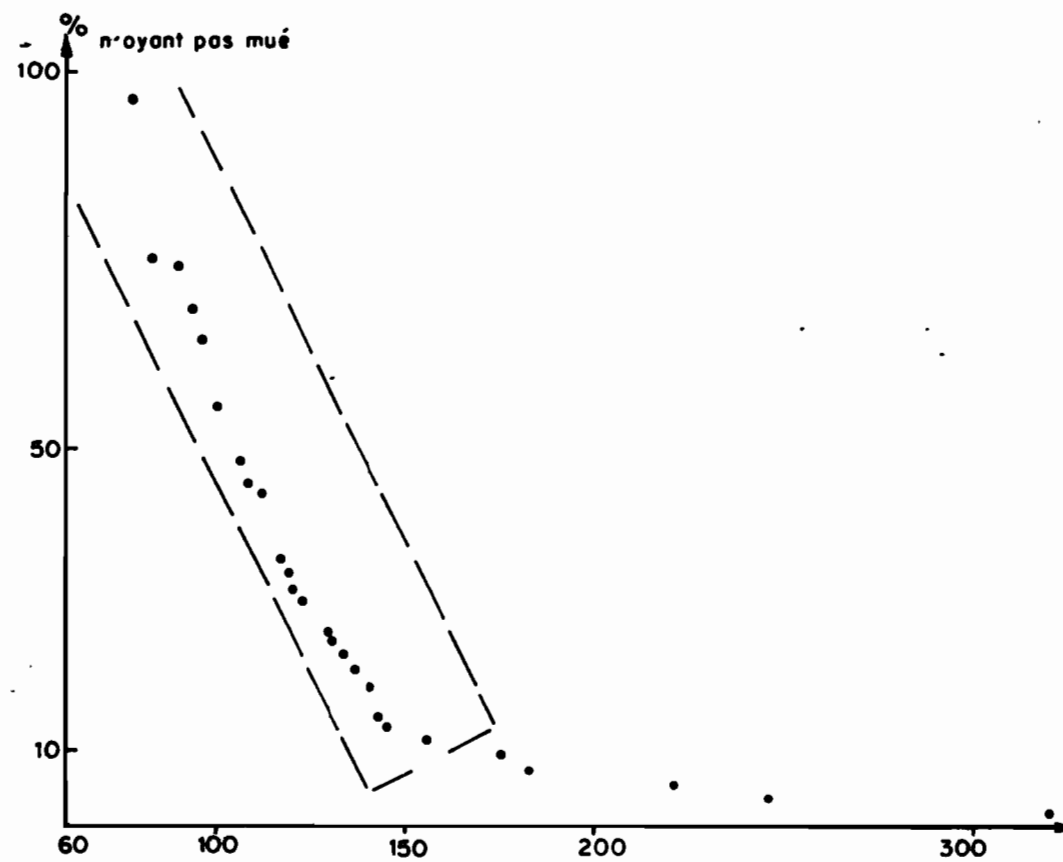


Fig. 5- Passage CIV- CV en fonction du temps

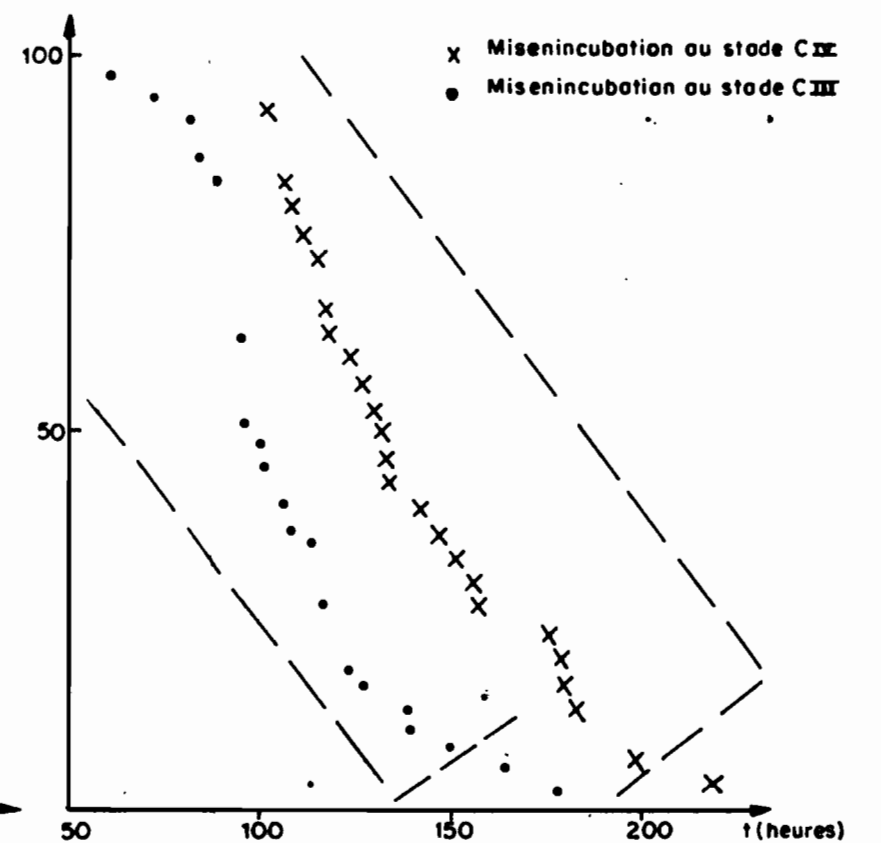


Fig.6- Passage CV- Adulte en fonction du temps

(en tirets : Observations utilisées pour calculer la durée moyenne de vie.)