

Biologie d'un copépode des mares temporaires du littoral méditerranéen français: *Eurytemora velox*

I. Nutrition

*M. Pagano*¹ et R. Gaudy²

¹ Centre de Recherches Océanographiques; B.P. V18, Abidjan, Côte d'Ivoire

² Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy; Case 901, F-13288 Marseille cédex 9, France

Abstract

Biology of a copepod of the temporary lakes of the French Mediterranean littoral: Eurytemora velox. I. Nutrition

The feeding activity of *Eurytemora velox*, a brackish copepod from temporary lakes of the south of France, was studied in 1978–1979 using various foods (natural particles, monospecific algal cultures, and artificial food) under different conditions of temperature and salinity. Experiments with *Amphidinium* sp. or *Tetraselmis maculata* as food showed that the ingestion rate increased with food concentration according to an asymptotic or a linear relationship. Although of slightly smaller size, *T. maculata* was ingested at a higher rate than *Amphidinium* sp. Large maximum daily rations (up to 150% of body carbon with *Amphidinium* sp. and up to 250% with *T. maculata*) were attained. These values, which greatly exceed those generally obtained with marine copepods, could result from adaptation of the feeding processes of this copepod to its very rich trophic environment. A significant correlation was demonstrated between ingestion rate and fecal pellet production using *T. maculata* as food. Therefore, daily fecal production was used as an index of feeding activity in experiments carried out with natural food, *T. maculata* cultures and artificial food (Tetramin). Increased temperature generally resulted in an activation of grazing and filtration rates and of fecal production at low temperatures (10° to 15°C), but a strong decrease was observed over 22°C. Differences of 10‰ S over or under the natural salinity level led to a decrease in fecal production, suggesting unachieved acclimatization to salinity variation due to a too short acclimation period before the experiments. Fecal pellet production was higher during the day than during the night. It depended also on the quality of food used: high values were obtained with *T. maculata*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Rhodomonas* sp. and *Chlamydomonas* sp., low values with *Chlorella* sp. and *Amphidinium* sp., and medium values with natural food material. The

assimilation rate (*A*) was calculated by Conover's methods. A significant negative correlation was obtained between *A* and the ash content of the food. High assimilation rates were attained with chlorophycean algae, while natural particulate food produced variable assimilation rates, depending on the amount of inorganic material present.

Introduction

Les copépodes du genre *Eurytemora* constituent un élément de base de nombreuses communautés pélagiques estuariennes ou saumâtres. Ils sont confrontés à des conditions de milieu beaucoup plus fluctuantes que dans les eaux marines, particulièrement en ce qui concerne la température, la salinité, la quantité et la qualité de nourriture. Malgré cette instabilité, les espèces de ce genre atteignent souvent un haut niveau de biomasse et de production biologique. Parmi elles, *E. velox*, une espèce estuarienne au nord de l'Europe, a su, en dehors de sa limite normale de répartition, développer une stratégie particulière lui permettant de se maintenir dans les eaux temporaires de la région méditerranéenne, grâce à la formation d'oeufs de repos (Champeau, 1970). Cette espèce constitue ainsi l'élément principal des mares à salinité variable du sud de la France, notamment en Camargue et au voisinage de l'étang de Thau où elle atteint une biomasse importante pendant la période hivernale et printanière (Pagano, 1981).

Son haut niveau de production et sa large tolérance aux conditions extrêmes en font une espèce intéressante pour les besoins de l'aquaculture: elle peut constituer un apport de proies vivantes pour l'élevage des larves de poissons et de crevettes et compléter ainsi la nourriture animale à base de rotifères qui leur est habituellement proposée. Il a en effet été démontré que les rendements d'élevage étaient améliorés lorsque le régime alimentaire était diversifié à la fois en taille disponible et en qualité.

Dans le sud de la France, *Eurytemora velox*, pêché en abondance dans les lagunes a ainsi été utilisé avec succès comme base alimentaire pour les larves de loup.

Une meilleure connaissance de ses régulations physiologiques en fonction des facteurs du milieu, et de sa capacité de production secondaire devrait permettre d'envisager l'élevage de cette espèce sous des conditions optimales. Le but de cette étude, qui est d'analyser certains mécanismes physiologiques liés aux conditions particulières de vie de cette espèce, répond en partie à cette préoccupation.

Ce premier travail, portant sur la nutrition, sera suivi d'une étude du métabolisme (respiration, excrétion), puis d'une étude de la reproduction, l'intention finale de cette série étant d'aboutir à des estimations du bilan énergétique de l'espèce dans des conditions aussi proches que possible de celles du milieu naturel.

Parmi les problèmes liés à l'étude de la nutrition, nous nous sommes plus spécialement intéressés à ceux soulevés par les conditions particulières du milieu (eutrophie et amplitude des variations des conditions physiques) en tentant de répondre aux questions suivantes: (a) le type de relation liant le niveau quantitatif d'ingestion et la richesse trophique du milieu; (b) l'influence des facteurs température, salinité et qualité de nourriture sur ce niveau d'ingestion.

Matériel et méthodes

Les copépodes, *Eurytemora velox*, utilisés dans nos expériences ont été récoltés en 1978-1979 dans des mares à salinité variable de Camargue (de part et d'autre de la digue à la mer; près du phare de la Gacholle et au voisinage de l'étang de Thau (Sète, Salines de Villeroy). Ces mares sont peu profondes (< 1 m) et le cycle de l'eau est sous la dépendance des facteurs climatiques (pluviométrie) et édaphiques (perméabilité du substrat). Ainsi certaines mares restent en eau toute l'année (mares permanentes) alors que d'autres s'assèchent complètement en période estivale (mares temporaires). Les variations de température et de salinité sont très importantes tout au long de la période en eau (5° à 30 °C; 5 à 50‰). La productivité des premiers échelons trophiques est élevée et la biomasse de matière organique particulière généralement comprise entre 1 et 10 mg l⁻¹, peut atteindre des valeurs très fortes (jusqu'à 100 mg l⁻¹), en cas de remise en suspension des particules par le vent (Champeau, 1970). L'habitat et le cycle annuel d'*E. velox* en Camargue ont été étudiés en détail par Champeau. Cette étude fait apparaître qu'*E. velox* est l'espèce dominante en période hivernale et printanière dans un grand nombre des mares prospectées où elle peut atteindre des effectifs très élevés (1000 individus l⁻¹). En période estivale «difficile» (assec ou salinité très élevée) le maintien de l'espèce est assuré grâce à des oeufs de repos.

Le zooplancton est récolté avec un filet épuisette de 300 µm de vide de maille trainé depuis le bord de la mare.

Le matériel est ensuite transvasé dans des récipients isothermes (30 litres) remplis d'eau prélevée dans la mare et ramené au laboratoire dans les meilleurs délais (2 à 3 h). De retour au laboratoire le contenu des récipients isothermes est dilué avec de l'eau prélevée sur le lieu de pêche dans des bacs de 100 litres situés dans une pièce climatisée à 19 °C, exposés à un éclairage continu (tube Sylvania Gro-Lux) et bullés en permanence. Ce procédé assure le maintien en bonne condition des copépodes avant les expériences qui ont généralement lieu dans la semaine qui suit la pêche.

Nourritures

Plusieurs nourritures ont été testées au cours des expériences d'ingestion et de production fécale: particules naturelles (eau des mares filtrée à 60 µm), cultures d'algues monospécifiques (milieu Es Provasoli; salinité comprise entre 25 et 30‰) et aliment artificiel Tetramin.

La biomasse et la composition des algues au cours de leur phase de croissance sont reportées sur le Tableau 1. Elles ont été déterminées selon la procédure suivante:

Les concentrations en cellules ont été déterminées par comptage avec des hématimètres de Nageotte et Malassez. Les poids secs ont été déterminés après dessiccation à l'étuve à 105 °C pendant 2 h et les poids de cendre après calcination au four à 500 °C pendant 1 h. Pour ces mesures un volume variable de suspension (2 à 10 ml selon la densité de la culture) est recueilli sur un filtre (Whatman GF/C diamètre 2,5 cm) précalciné et taré; le filtre est ensuite rincé au formiate d'ammonium isotonique afin d'éliminer le sel sans provoquer l'éclatement des cellules (Parsons *et al.*, 1961). Les pesées ont été effectuées à l'électrobalance Mettler (précision 1 µg). Le carbone et l'azote ont été mesuré à l'autoanalyseur CHN (Perkin Elmer modèle 240); un volume connu de culture (2 à 10 ml) est recueilli sur un filtre GF/C précalciné et les filtres sont desséchés à l'étuve (105 °C pendant 2 h) et stockés au dessiccateur avant analyse.

L'aliment artificiel Tetramin est un aliment pour poissons d'aquarium composé essentiellement de farine, d'oeufs et de foie de poissons, de Daphnies et de larves d'insectes. Sa teneur en carbone est de 45% et celle en azote de 7%. Il a déjà été utilisé avec succès pour élever des polychètes (Guérin communication personnelle) et le copépode harpacticoïde *Tisbe holothuriae* (Gaudy et Guérin, 1977).

Expériences

Généralement les copépodes sont triés la veille de l'expérience, placés par lots adéquats dans des coupelles de 50 ou 100 ml contenant de l'eau du milieu filtrée à 100 µm et gardés à 19 °C. Le plus souvent il n'y a pas de préacclimatation aux conditions expérimentales (température,

salinité, nourriture). Trois types d'expériences ont été réalisées: ingestion, production de pelotes fécales, assimilation.

Ingestion

Des expériences d'ingestion ont été réalisées avec deux algues (*Amphidinium* sp. et *Tetraselmis maculata*) offertes séparément et à différentes concentrations. Les suspensions algales sont préparées en diluant une suspension de base avec de l'eau du milieu naturel filtrée à 0,45 μm (Whatman GF/C) et sont transvasées dans les récipients expérimentaux (piluliers de 125 ml). Les lots de copépodes (20 à 50 individus 125 ml^{-1}) sont ensuite tamisés, rincés (eau de milieu filtrée à 0,45 μm) et introduits dans certains des récipients. Pour chaque concentration deux récipients contiennent des copépodes et un récipient sans animaux sert de témoin. Après avoir été bouchés hermétiquement les piluliers sont placés sur une roue tournant dans un plan vertical (2 tours min^{-1}) et laissés à l'obscurité et à 19 °C pendant environ 24 h. L'influence de la température sur l'ingestion a été testée à une occasion en utilisant *T. maculata* à une concentration élevée (*ad libitum*). La méthodologie est ici légèrement différente: la même suspension algale est distribuée dans des coupelles (Durex) de 50 ml et des lots de 10 individus (femelles adultes) sont introduits dans certaines coupelles, les coupelles sans animaux servant de témoin (deux coupelles avec copépodes + une témoin pour chaque température). Les coupelles sont couvertes avec des couvercles de boîte de pétri et placées dans des bains thermostatés à différentes températures (10°, 15°, 20° 22° et 25 °C) pendant 24 h et à l'obscurité. Dans ce cas, aucun procédé n'est utilisé pour empêcher la sédimentation des algues; cependant ce problème est atténué par le fait que *T. maculata*, flagellé mobile, reste assez bien en suspension pendant 24 h.

Dans tous les cas, en fin d'expérience le nombre de copépodes morts ou affaiblis est déterminé pour chaque récipient et la valeur est éliminée si le pourcentage des morts excède 20%. Ensuite un volume connu de formol (1 ml 125 ml^{-1}) est versé dans chaque récipient qui sont ensuite gardés à l'obscurité avant les comptages. Les con-

centrations algales sont déterminées par comptage direct sous microscope en utilisant des hématimètres. Tous les copépodes de chaque flacon sont comptés et mesurés sous la loupe binoculaire. Leur poids sec (Ps) est déduit de la longueur céphalothoracique (Lc) d'après une relation prédéterminée ($\text{Ps} = 13,21\text{ Lc}^{3,34}$; $n=22$; $r^2=0,95$) et converti en carbone et azote en multipliant par des rapports C:Ps et N:Ps moyens prédéterminés sur les mêmes échantillons (C:Ps=0,465; N:Ps=0,105).

Dans certaines expériences, le nombre de pelotes fécales produites a été estimé par comptage direct sous la loupe binoculaire de toutes les pelotes fécales de chaque récipient.

Le taux d'ingestion (I) est calculé par la formule:

$$I = \frac{(Ct - C) v \times 24}{n \cdot t};$$

Ct et C représentent les concentrations algales en fin d'expériences respectivement dans les témoins et les flacons avec copépodes. Elles peuvent être exprimées en nombre de cellules ou bien en poids sec carbone ou azote en utilisant les valeurs du Tableau 1, v est le volume du récipient expérimental, t la durée de l'expérience et n le nombre d'animaux dans le récipient.

Le taux de filtration (F) est calculé d'après la formule:

$$F = \frac{\ln Ct - \ln C}{n \cdot t} \times 24,$$

volume filtré et vidé de cellules algales par copépode et par jour.

Production de pelotes fécales

Elle a été mesurée simultanément dans différentes conditions de température de salinité et de nutrition. Des expériences ont été réalisées avec de l'eau du milieu naturel filtrée à 100 μm ou bien avec des aliments d'élevages (aliment Tetramin ou algue) offerts en excès et séparément. Les salinités expérimentales sont obtenues par mélange selon le cas avec de l'eau distillée, de l'eau de

Tableau 1. Dimensions, volumes, poids et composition des algues utilisées pour les expériences (valeurs isolées ou moyennes $\pm$ intervalles de confiance à $p \leq 0,05$)

Espèce	Dimensions max. min. ou diam (μm)	Volume ($\mu\text{m}^3\text{ cell}^{-1}$)	Poids sec ($10^{-5}\text{ }\mu\text{g cell}^{-1}$)	Cendres ($10^{-5}\text{ }\mu\text{g cell}^{-1}$)	Carbone ($10^{-5}\text{ }\mu\text{g cell}^{-1}$)	Azote ($10^{-5}\text{ }\mu\text{g cell}^{-1}$)	C:N
<i>Amphidinium</i> sp.	18,3/12,2	1949,8	38,77 $\pm$ 4,01	5,71 $\pm$ 4,01	14,21 $\pm$ 0,85	2,85 $\pm$ 0,15	4,96 $\pm$ 0,34
<i>Tetraselmis maculata</i>	15,4/10	1072,5	21,06 $\pm$ 5,59	4,65 $\pm$ 2,90	5,79 $\pm$ 1,51	1,14 $\pm$ 0,29	5,16 $\pm$ 0,47
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	22,6/3,9	270,0	2,96	0,57	0,90 $\pm$ 0,11	0,16 $\pm$ 0,02	5,71 $\pm$ 1,30
<i>Rhodomonas</i> sp.	14,5/10	962,5	11,93	2,34	3,27	0,86	3,01
<i>Chlamydomonas</i> sp.	8,4	310,3	3,81	0,84	1,35	0,28	4,82
<i>Chlorella</i> sp.	3,2	17,2	1,23	0,17	0,62	0,09	7,42

mer ou provenant d'autres mares, après filtration sur $0,45 \mu\text{m}$. Les proportions des différents composants du mélange sont calculées de manière à ce que la concentration en nourriture soit la même quelle que soit la salinité. Un à trois copépodes sont placés dans chaque récipient d'expérience (coupelles de 50 ml) remplis de solution (salinité, nourriture) à tester. Les récipients sont ensuite bouchés et placés pendant environ 24 h dans les bains thermostatés à différentes températures. Deux à cinq récipients sont mis en route pour chaque combinaison expérimentale (température, salinité, nourriture). En fin d'expérience, après avoir contrôlé le nombre d'animaux morts, quelques gouttes de formol (40%) sont ajoutées dans chaque récipient. Le dénombrement des pelotes fécales est effectué par comptage direct sous binoculaire quelques jours plus tard.

Assimilation

Nous avons utilisé la méthode des rapports exposée par Conover (1966a). La fraction assimilée est définie par la formule $A = \frac{I' - PF'}{1 - PF'} \times 100$, où I' et PF' sont les rapports poids sec: poids sec sans cendres dans la nourriture et dans les fecès.

Des estimations d'assimilation ont été ainsi faites en mesurant le poids sec et le poids sec sans cendres des pelotes fécales produites au cours de certaines des expériences d'ingestion et de production fécale décrites plus haut. Quelques expériences de complément ont été réalisées à 19°C , avec différentes nourritures. Pour ces expériences, des lots de copépodes ($n = 100$ individus) sont placés dans des coupelles de 200 ml dans lesquelles la

nourriture à tester est offerte en excès (*ad libitum*). Les copépodes sont acclimatés aux conditions de nutrition pendant quelques temps (1 à 5 jours). Le jour de la mesure, toutes les pelotes fécales sont enlevées des coupelles, par pipetage. Ensuite, les pelotes fécales sont prélevées à intervalles rapprochés (< 1 h) et recueillies dans de petits cristallisoirs contenant de l'eau filtrée ($0,45 \mu\text{m}$) de même salinité. Cette fréquence de prélèvements a pour but de minimiser l'effet éventuel d'ingurgitation des pelotes fécales par les copépodes. Au cours de certaines de ces expériences, nous avons estimé le taux horaire de production fécale par dénombrement précis des pelotes fécales émises pendant un intervalle de temps donné (quelques heures).

Dans tous les cas, les pelotes fécales sont regroupées par lots de 500 à 1 000 et lavées dans plusieurs bains successifs d'eau de milieu filtrée ($0,45 \mu\text{m}$). Elles sont ensuite transvasées dans un dernier bain d'eau distillée pour éliminer le sel et recueillies sur un filtre (Whatman GF/C; 2,5 cm de diam) précalciné et taré. Le poids sec est déterminé par pesée après passage à l'étuve (24 h à 60°C) et le poids de cendre après calcination au four (500°C pendant 1 h 30 min. Un volume connu de la suspension nutritive utilisée est recueilli sur un filtre GF/C et traité comme décrit au paragraphe nourritures pour déterminer le poids sec et le poids sec sans cendre.

Résultats

Nous avons effectué sur *Eurytemora velox* sept expériences d'ingestion (notées G_1 à G_7 , six expériences de production fécale (PF_1 à PF_6) et quatre expériences d'assimilation (A_1 à A_4). Les poids individuels des copépodes utilisés pour ces expériences, ainsi que leur densité dans les flacons

Tableau 2. *Eurytemora velox*. Conditions expérimentales pour l'étude de la nutrition (Expt G_1 à G_7), la production fécale (PF_1 à PF_6) et l'assimilation (A_1 à A_4). Nourriture: A, *Amphidinium* sp.; T, *Tetraselmis maculata*; P, *Phaeodactylum tricornutum*; R, *Rhodomonas* sp.; Ca, *Chlamydomonas* sp.; Co, *Chlorella* sp.; MN, milieu naturel; TM, aliment Tetramin. ind: individu; ad: adulte

Nourriture	Expt. no.	Date	Stade	Poids moyen ($\mu\text{g C ind}^{-1}$)	No. ind flacon $^{-1}$	Volume flacon $^{-1}$ (ml)	Biomasse ($\mu\text{g C ml}^{-1}$)	Lieu de pêche
A	G_1	17. III. 1978	♀ ad	10,2	45,9	135	3,47	Thau
A	G_2	28. IV. 1978	♀ ad	9,5	43,9	135	3,09	
A	G_3	18. X. 1978	C_3-C_5	2,6	56,4	135	1,09	Camargue
T	G_4	5. II. 1979	♀ ad	22,6	44,6	120	8,40	
T	G_5	28. III. 1979	♀ ad	4,7	17,4	125	0,65	
T	G_6	18. IV. 1979	♀ ad	7,0	18,3	125	1,02	
T	G_7	19. IV. 1979	♀ ad	7,0	10,0	50	1,40	
MN	PF_1	19. IV. 1978	♀ ad	9,5	1,0	50	0,19	Thau
TM	PF_2	19. V. 1978	♀ ad	12,1	3,0	50	0,73	
MN	PF_3	2. X. 1978	♀ ad	21,0	1,0	50	0,42	Camargue
MN	PF_4	19. X. 1978	C_3-C_5	2,6	3,0	50	0,16	
MN, TM, ou T	PF_5	6. II. 1979	♀ ad	22,6	2,0	50	0,90	
T ou P	PF_6	30. III. 1979	♀ ad	4,7	18,4	50	1,41	
MN ou TM	A_1	8. II. 1979	C + ad	ND	~ 100	200	ND	Camargue
R, Ca ou Co	A_2	13. III. 1979	♀ ad	22,0	~ 100	200	11,0	
MN	A_3	18. IV. 1979	♀ ad	7,0	~ 100	200	3,5	
A	A_4	15. I. 1984	♀ ad	ND	~ 100	200	ND	Thau

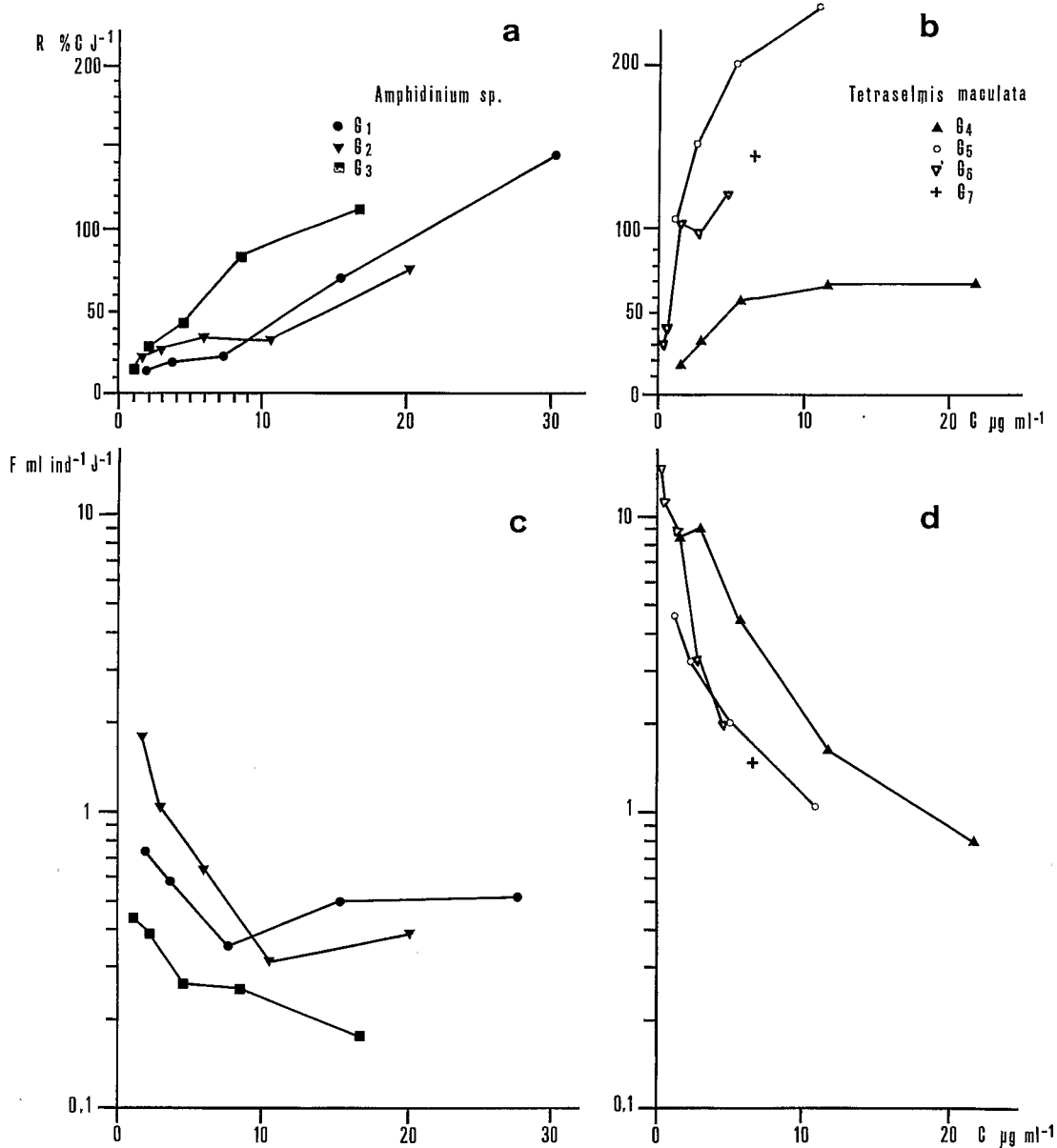


Fig. 1. *Eurytemora velox*. Taux d'ingestion journalier, R (a, b: % carbone jour⁻¹) et taux de filtration, F (c, d: ml individu⁻¹ jour⁻¹) à différentes concentrations en *Amphidinium* sp. et *Tetraselmis maculata* au cours des expériences G_1 à G_7 . (Voir Tableau 2 pour le détail des conditions expérimentales). Chaque point représente la moyenne de deux valeurs

expérimentaux sont indiqués sur le Tableau 2. Les biomasses de copépodes par flacon sont très variables d'une expérience à l'autre (0,16 à 11 mg C l⁻¹), mais sont comparables à celles estimées dans la nature: 2,5 mg C l⁻¹ en mars 1979; 4,0 mg C l⁻¹ en janvier 1984 (données non publiées). L'incidence possible de ce facteur sur les résultats sera examiné ci-dessous.

Ingestion

Influence de la concentration alimentaire

Elle a été testée au cours de six expériences: trois réalisées avec *Amphidinium* sp. (G_1 à G_3) et trois avec *Tetraselmis*

maculata (G_4 à G_6). Les résultats sont présentés sur la Fig. 1. Les valeurs sont exprimées en pourcentage de C corporel, cette unité permettant une meilleure comparaison des séries expérimentales qui correspondent à des individus de poids très divers (Tableau 2).

Avec *Amphidinium* sp. dans les trois expériences, l'ingestion augmente avec la densité algale dans la gamme des concentrations étudiées (1 à 30 mg C l⁻¹). Des différences apparaissent toutefois entre les séries expérimentales. Ainsi pour les expériences G_1 et G_2 (femelles adultes), les points sont assez groupés et la relation ingestion-concentration algale est linéaire (équation: $I = 4,23 C + 5,17$; $n = 20$; $r = 0,925$). Par contre, il y a un fléchissement sensible de la relation dans l'expérience G_3 (copépodes) à partir de 4,3 mg C l⁻¹ d'*Amphidinium* sp., sans

qu'on puisse vraiment parler de «plateau». Nous pouvons traduire cela par une relation de type Michaelis-Menten

$$I = 149 \left(\frac{C - 0,48}{C + 6,31} \right) \quad \text{ou bien par une fonction puissance}$$

($I = 15,0 C^{0,74}$; $n = 10$; $r = 0,944$). Il convient de noter que les points de l'expérience G_3 sont situés au dessus de ceux de G_1 et G_2 , expériences faites sur des animaux plus lourds (cf. Tableau 2).

Avec *Tetraselmis maculata*, dans tous les cas, l'augmentation d'ingestion s'atténue à partir d'une certaine concentration en algue. Dans l'expérience G_4 , à partir de 6 mg C l^{-1} de *T. maculata* l'ingestion ne varie plus et se stabilise aux alentours de $63 \text{ } \mu\text{g C } 100 \text{ } \mu\text{g C}^{-1} \text{ jour}^{-1}$. Les points expérimentaux s'ajustent bien à deux droites:

$$\begin{aligned} C < 5,6 \text{ mg C l}^{-1} \quad I &= 9,60 C + 2,59 \quad n = 6 \quad r = 0,960, \\ C > 5,6 \text{ mg C l}^{-1} \quad I &\simeq 63 \end{aligned}$$

mais aussi une relation de type Michaelis-Menten

$$\left(I = \frac{75,0 (C - 0,95)}{C + 1,27} \right)$$

Dans les expériences G_5 et G_6 la relation ingestion-concentration s'infléchit à partir de $2,7 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1}$ sans pour autant qu'il y ait de «plateau». Les nuages de points s'ajustent bien à des relations exponentielles:

$$I = 98,5 C^{0,38} \quad (n = 8; r = 0,945) \quad \text{pour } G_5 \text{ et}$$

$$I = 58,85 C^{0,54} \quad (n = 10; r = 0,927) \quad \text{pour } G_6.$$

Le modèle de Michaelis (le plus satisfaisant d'un point de vue biologique) est également bien représentatif des valeurs expérimentales:

$$I = \frac{250 (C - 0,275)}{1,375 + C} \quad \text{pour } G_5 \text{ et}$$

$$I = \frac{166 (C - 0,275)}{1,375 + C} \quad \text{pour } G_6.$$

Les taux d'ingestion mesurés dans l'expérience G_4 , sont nettement inférieurs à ceux des expériences G_5 et G_6 pour des concentrations en *Tetraselmis maculata* équivalentes. Ces différences peuvent s'expliquer par: (1) le fait que les animaux de l'expérience G_4 sont beaucoup plus lourds (cf. Tableau 2) et que leurs besoins en énergie par unité de poids sont donc plus réduits; (2) un probable effet de confinement dans l'expérience G_4 où la densité en copépodes dans les flacons expérimentaux était très élevée (Tableau 2). Des phénomènes identiques ont en effet été observés par plusieurs auteurs.

Les différences de poids des copépodes et de leur concentration dans les flacons expérimentaux (Tableau 2), rendent délicates les comparaisons des séries expérimentales entr'elles. Cependant il semble bien que *Tetraselmis maculata* soit mieux ingérée qu'*Amphidinium* sp., comme le suggère la forme des relations $I:C$ (tendance à atteindre une ration optimale avec *T. maculata*) et la comparaison des valeurs d'ingestion (très nettement supérieures dans les expériences G_5 et G_6 réalisées avec *T. maculata*) (Fig. 1a, b). L'examen des taux de filtration (Fig. 1c, d)

semble confirmer cette impression: (a) la baisse du taux de filtration lorsque la concentration augmente est beaucoup plus marquée avec *T. maculata* (décroissance du type logarithmique) qu'avec *Amphidinium* sp., cela confirme le phénomène de régulation observé pour l'ingestion; (b) les volumes filtrés sont dans l'ensemble nettement supérieurs avec *T. maculata*.

Influence de la température

Elle a été testée au cours d'une expérience (G_7) réalisée avec *Tetraselmis maculata* offert en excès. Les taux d'ingestion et de filtration augmentent entre 10° et 15°C (Fig. 2); les Q_{10} étant légèrement supérieurs à 2 (2,4 pour l'ingestion et 2,3 pour la filtration). Entre 15° et 20°C les taux se stabilisent: Q_{10} voisin de 1 (1,2 pour l'ingestion et 1,1 pour la filtration)

Relations ingestion-excrétion fécale

A l'occasion des expériences d'ingestion G_1 , G_2 (*Amphidinium* sp.) et G_6 , G_7 (*Tetraselmis maculata*), les pelotes fécales ont été dénombrées et les taux de production fécale ainsi calculés ont pu être comparés aux taux d'ingestion (Fig. 3). Il convient toutefois de faire une réserve concernant les résultats obtenus avec *Amphidinium* sp. étant donné que les pelotes fécales n'ont été dénom-

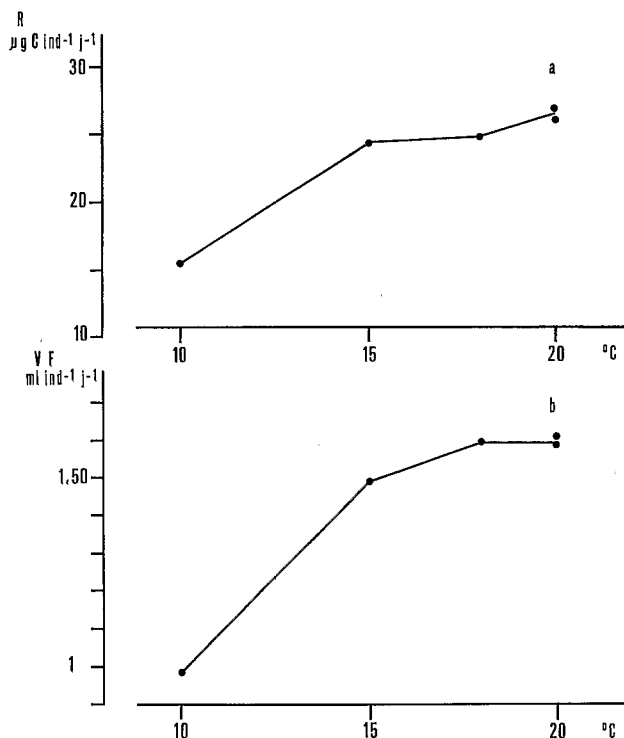


Fig. 2. *Eurytemora velox*. Influence de la température sur les taux d'ingestion, R (a: μg carbone individu $^{-1}$ jour $^{-1}$) et de filtration, VF (b: ml individu $^{-1}$ jour $^{-1}$) au cours de l'expérience G_7 (voir Tableau 2)

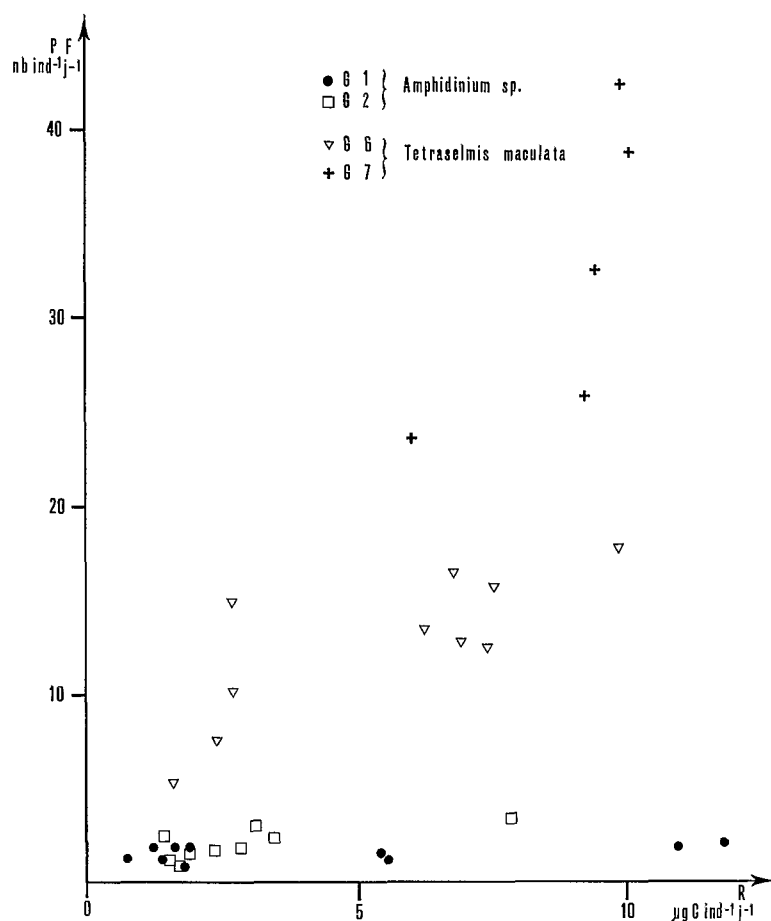


Fig. 3. *Eurytemora velox*. Relation entre les taux d'ingestion, R (μg carbone individu $^{-1}$ jour $^{-1}$) et de production fécale PF (nombre individu $^{-1}$ jour $^{-1}$) avec *Amphidinium* sp. (expériences G_1 et G_2) et *Tetraselmis maculata* (expériences G_6 et G_7)

Tableau 3. *Eurytemora velox*. Longueur moyenne des pelotes fécales produites avec une nourriture de *Tetraselmis maculata* à différentes concentrations lors de l'expérience G_5 . Moyennes de 30 mesures $\pm$ intervalle de confiance à $p \leq 0,05$

Conc. algale ($\mu\text{g C ml}^{-1}$)	Taux d'ingestion ($\mu\text{g C individu}^{-1}$ jour $^{-1}$)	Longueur des pelotes fécales (μm)
0,31	5,35	229 ± 27
0,53	7,27	201 ± 23
1,47	18,95	211 ± 13
2,69	18,07	203 ± 14
4,81	ND	214 ± 45

brées que plusieurs mois après les expériences G_1 et G_2 . Il y a donc pu y avoir une dégradation partielle de fèces dans les récipients d'expériences et donc une sous estimation des résultats. Ce problème est exclu avec *T. maculata* puisque dans ce cas (expériences G_6 et G_7) les pelotes ont été dénombrées immédiatement après expérience. Cela pourrait expliquer la faible variation de production fécale lorsque l'ingestion en *Amphidinium* sp. augmente (Fig. 3) ($r=0,390$; $n=19$). Avec *T. maculata*, par contre, la production fécale et l'ingestion sont bien corrélées ($r=0,764$; $n=15$). Dans ce cas le nombre de pelotes produites

apparaît être un bon indice de la quantité ingérée, d'autant plus que la taille des pelotes fécales n'est pas affectée par le niveau d'ingestion (Tableau 3).

Production des pelotes fécales

Influences de la température, de la salinité et de la qualité de la nourriture

Les productions fécales des copépodes dans leur eau de milieu et à leur salinité d'acclimatation naturelle ont été mesurées à plusieurs époques (Fig. 4 a). Elles augmentent entre 10° et 15 °C de façon significative (test t de Student) au cours de l'expérience PF_1 qui concerne des animaux de la génération de printemps. Malheureusement, nous ne disposons pas pour cette expérience de valeurs pour des températures plus élevées. Les variations des productions fécales des animaux de la génération d'automne en fonction de la température sont à peu près identiques pour les deux expériences réalisées (PF_3 et PF_4): augmentation entre 10° et 15 °C, stabilisation entre 15° et 22 °C, baisse brutale entre 22° et 25 °C. La valeur relativement faible enregistrée à 19 °C pour l'expérience PF_4 peut s'expliquer par un phénomène d'acclimatation à la température. En

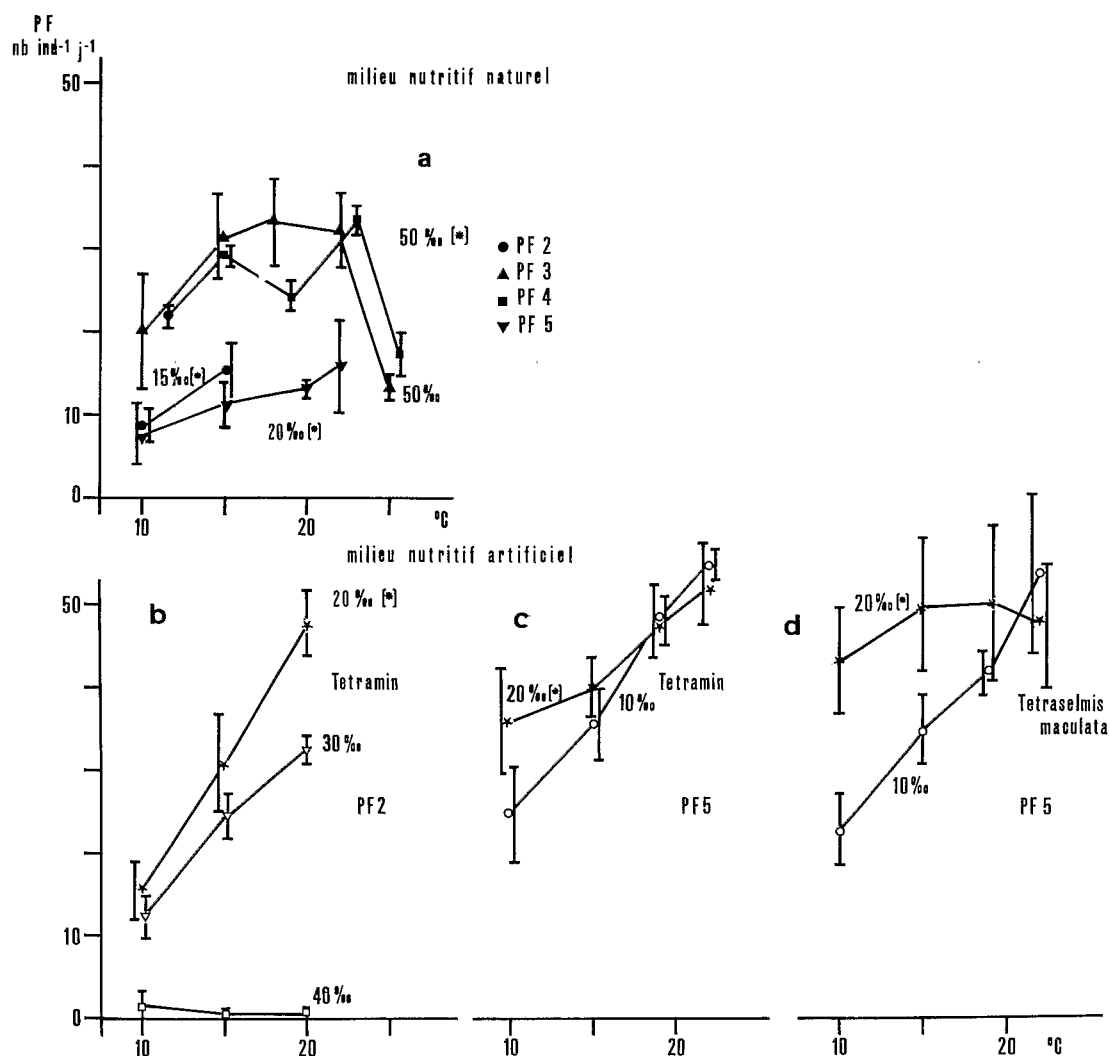


Fig. 4. *Eurytemora velox*. Relation entre la production fécale, PF (nombre individus⁻¹ jour⁻¹) et la température à différentes salinités (a) dans leur eau de milieu (acclimatation naturelle à la salinité), au cours des expériences PF₂ à PF₅ (voir Tableau 2); (b) avec Tetramin, au cours de l'expérience PF₂; (c) avec Tetramin, au cours de l'expérience PF₅; (d) avec *Tetraselmis maculata*, au cours de l'expérience PF₅. Les astérisques indiquent les salinités d'acclimatation

effet, les animaux de PF₄ prélevés le même jour que ceux de PF₃ (1 octobre 1979), ont été gardés à 19 °C pendant 18 jours avant l'expérience. Chez les copépodes d'hiver (PF₅) l'excrétion fécale augmente en moyenne faiblement entre 10° et 22 °C mais étant donné la forte variabilité des résultats, l'analyse de variance ne permet pas de conclure à une action significative.

Les productions fécales en milieu nutritif artificiel sont présentées Fig. 4 b, c, d. Avec Tetramin (Fig. 4 b) il y a une nette diminution de la production fécale entre 20‰ (salinité d'acclimatation) et 30‰ et un arrêt à 40‰. Ce dernier phénomène est sans doute à l'origine de la forte interaction température-salinité notée dans l'analyse de variance (Tableau 4). Lorsque l'on ne prend en compte que les valeurs à 20 et 30‰ l'interaction disparaît et l'action de la salinité demeure significative. Dans l'expérience PF₅ deux milieux d'élevage (*Tetraselmis maculata* et Tetramin) ont été testés (Fig. 4 c, d). Les écarts entre les

valeurs moyennes des productions fécales (pour chaque combinaison nourriture-salinité) sont très importants à 10 °C puis diminuent progressivement lorsque la température augmente. Les valeurs semblent alors converger vers un optimum voisin de 50 pelotes individus⁻¹ jour⁻¹ entre 20° et 22 °C. L'effet de la salinité est surtout marqué pour la série avec *T. maculata* (action significative d'après l'ANOVA cf. Tableau 4) et il se traduit par une diminution entre 20‰ (salinité d'acclimatation) et 10‰. Il est beaucoup moins net avec Tetramin (pas de significativité d'après l'ANOVA). Lors de la période hivernale, au cours d'une même série d'expérience (PF₅), les productions fécales en milieu trophique naturel (Fig. 4 a, 20‰ S) sont très nettement inférieures à celles obtenues en milieu d'élevage (Fig. 4 c, d). Ceci résulte de la pauvreté trophique du milieu naturel en cette saison qui ne permet pas aux copépodes d'atteindre une ration optimale.

Tableau 4. *Eurytemora velox*. Analyses de variance à 1 (milieu naturel) ou 2 (*T. maculata*, Tetramin) facteurs pour tester l'action de la température et de la salinité sur la production fécale. *F*: * significatif à $p \leq 0,05$; ** significatif à $p \leq 0,01$. ν : degrés de liberté. SCE: somme des carrés des écarts

Expé- rience	Températures; salinités	Sources de variation								Test <i>F</i>		
		Température		Salinité		Interaction		Résidu		<i>T</i> (°C)	S (‰)	Inter- action
		<i>ν</i>	SCE	<i>ν</i>	SCE	<i>ν</i>	SCE	<i>ν</i>	SCE			
Milieu naturel												
PF ₃	10°, 15°, 18°, 22°, 25 °C; 50‰	4	1 425,5					20	1 881,9	3,8*		
PF ₄	11°, 15°, 19°, 23°, 25 °C; 50‰	4	844,1					20	226,0	18,7**		
PF ₅	11°, 15°, 19°, 20 °C; 20‰	3	108,6					8	312,8	0,9 ^{NS}		
<i>Tetraselmis maculata</i>												
PF ₅	11°, 15°, 19°, 22 °C; 10, 20‰	3	920,2	1	483,3	3	689	16	1 634,4	3,0 ^{NS}	4,7*	2,3 ^{NS}
Tetramin												
PF ₂	10°, 15°, 20 °C; 20, 30, 40‰	2	1 365,6	2	4 573,0	4	859,4	18	548	22,4 [?]	75,1 [?]	7,1**
PF ₂	10°, 15°, 20 °C; 20, 30‰	2	2 106,9	1	335,3	2	116,3	12	541,1	23,4**	7,4*	1,5 ^{NS}
PF ₂	11°, 15°, 19°, 22 °C; 10, 20‰	3	1 947,1	1	67,6	3	178,2	16	906,0	11,5**	1,2 ^{NS}	1,1 ^{NS}

Effet de l'acclimation à la nourriture – variations jour-nuit

Au cours de l'expérience PF₆, la méthodologie a été un peu différente de celle décrite au paragraphe méthodes pour les expériences de production fécale. En effet, une fois retirés de leur eau de milieu, les copépodes ont été placés par lots de 20 dans les coupelles de 50 ml contenant des suspensions algales en excès (*Tetraselmis maculata* ou *Phaeodactylum tricornutum*). Un comptage effectué le premier jour après 8 h d'incubation (entre 9 et 17 h) a permis d'estimer la production fécale sur des copépodes non acclimatés à la nourriture. Les copépodes ont ensuite été gardés pendant plusieurs jours dans des suspensions algales et une nouvelle série de comptages a été réalisée à partir du quatrième jour à raison de deux comptages par jour: à 9 h et à 17 h. Les résultats sont présentés dans la Fig. 5, les symboles noircis correspondent aux productions horaires entre 17 et 9 h (période nocturne) et les symboles clairs aux productions entre 9 et 17 h (période diurne).

(1) Les productions horaires des pelotes fécales (estimées en période diurne) sont différentes chez les animaux acclimatés: elles augmentent et se stabilisent à un niveau supérieur (5 contre 2,7 pelotes individu⁻¹ h⁻¹) après

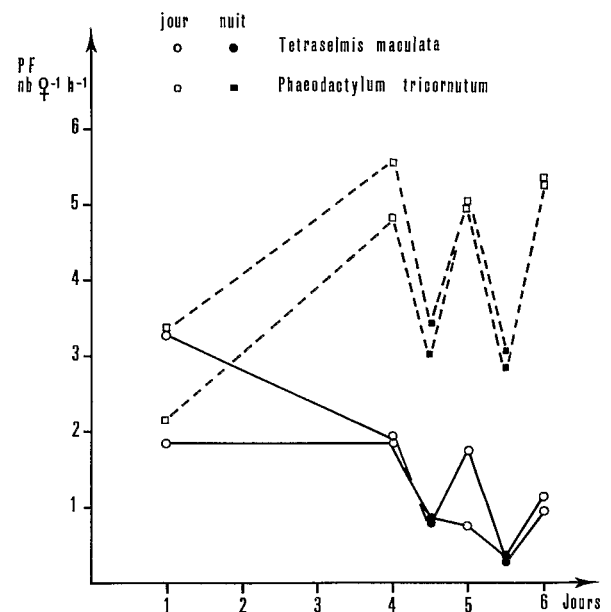


Fig. 5. *Eurytemora velox*. Variation de la production fécale. PF (nombre femelles⁻¹ h⁻¹) en fonction du temps avec une nourriture de *Tetraselmis maculata* ou de *Phaeodactylum tricornutum*. Les symboles clairs correspondent à la période 9.00 à 17.00 hrs, et les symboles foncés à la période 17.00 à 9.00 hrs

4 jours d'incubation avec *Phaeodactylum tricornutum*. Elles diminuent et ne se stabilisent qu'à partir du cinquième jour avec *Tetraselmis maculata* à un niveau inférieur (1 à 1,5 contre 2 à 3 pelotes individu⁻¹ h⁻¹).

(2) Avec les deux algues les productions estimées pour la période nocturne (17 à 19 h) sont plus faibles. A cela on peut avancer trois explications possibles: rythme journalier d'activité, dégradation ou ingurgitation des pelotes par les copépodes plus marquée pendant la période «nocturne», plus longue (16 h contre 7 h). La dégradation des pelotes en un délai aussi court (16 h) paraît peu probable, d'autant plus que les pelotes dénombrées étaient généralement en très bon état. L'ingurgitation par les copépodes paraît également peu vraisemblable étant donné que les animaux étaient bien nourris (algues offertes *ad libitum*). Donc, l'existence d'une variation journalière de l'activité trophique paraît être l'hypothèse la plus réaliste.

Production des pelotes fécales dans différents milieux nutritifs

Le Tableau 5 regroupe des résultats moyens de production fécale obtenus pour les trois types d'expériences (ingestion, production fécale et assimilation). Les résultats sont très variables suivant la nourriture proposée. Ainsi les valeurs les plus élevées sont obtenues avec certaines algues: *Tetraselmis maculata*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Rhodomonas* sp. et *Chlamydomonas* sp. pour lesquelles des productions supérieures à 2 pelotes individu⁻¹ h⁻¹ sont atteintes. Avec *Amphidinium* sp. les productions sont très faibles, mais nous avons vu plus haut que cette algue est moins bien ingérée que *T. maculata* et que les résultats de production fécale sont peut-être sous-estimés du fait que les pelotes ont été conservées plusieurs mois au formol avant d'être dénombrées. Les productions de *Chlorella* sp. sont également très faibles; cette algue de petite taille (cf. Tableau 1) est vraisemblablement peu ingérée. Les fortes productions fécales obtenues avec l'aliment Tetramin montre qu'*Eurytemora velox* est capable d'ingérer efficacement des particules organiques sur le fond des mares. Les productions en milieu naturel sont moyennes par rapport aux milieux d'élevage. Elles semblent être en relation avec la richesse trophique, la valeur la plus faible étant obtenue lorsque le milieu est pauvre.

Assimilation

La Fig. 6 expose les résultats de mesures des taux d'assimilation en fonction de huit catégories de nourriture artificielle ou naturelle classées selon leur teneur en cendre. Il apparaît une corrélation significative ($r=0,79$) entre le taux d'assimilation, A , et la teneur en cendre, C' , des aliments ($A = -1,47 C' + 2,18$). Ainsi, plus la teneur en cendre du milieu nutritif est élevée, plus le taux d'assimilation est réduit. Un résultat analogue avait déjà été mis en évidence chez *Calanus hyperboreus* par Conover

Tableau 5. *Eurytemora velox*. Productions horaires de pelotes fécales à 19°–20°C sous différentes conditions de nourriture

Nourriture et concentration (mg C l ⁻¹)	No. pelotes fécales (individu ⁻¹ h ⁻¹)	Expérience No.
Milieu naturel		
riche	0,96	PF ₁
riche	1,39	PF ₃
riche	1,00	PF ₄
pauvre	0,55	PF ₅
<i>Amphidinium</i> sp.		
30,0	0,08	G ₁
20,0	0,13	G ₂
<i>Tetraselmis maculata</i>		
4,8	0,73	G ₆
6,7	1,67	G ₇
>25	2,09	PF ₅
>25	2,55 ^a (1,13 ^a)	PF ₆
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>		
>25	2,73 ^a (5,10 ^a)	PF ₆
<i>Rhodomonas</i> sp.		
>25	3,19 ^a	A ₂
<i>Chlorella</i> sp.		
>25	0,37 ^a	A ₂
Tetramin		
>30	2,00	PF ₂
>30	1,99	PF ₅

^a Productions estimées de jour sur une durée de 5 à 8 h; valeurs entre parenthèses = productions estimées après 4 à 5 jours d'acclimatation à la nourriture

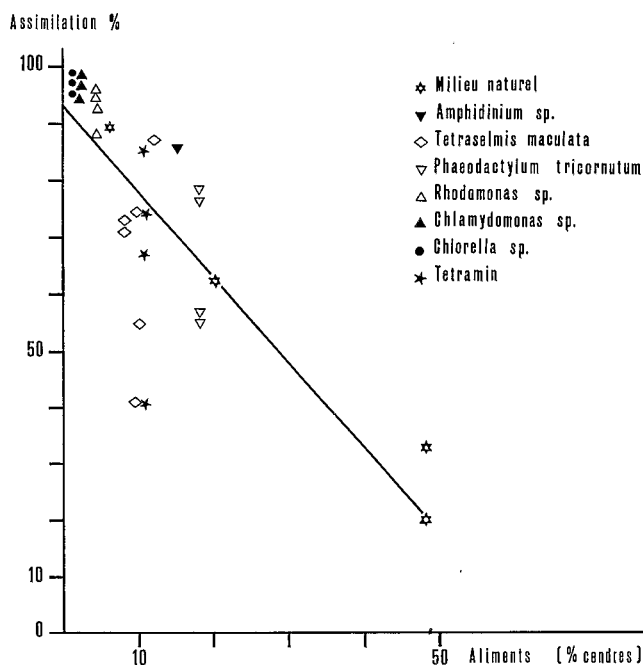


Fig. 6. *Eurytemora velox*. Variation du taux d'assimilation en fonction de la teneur en cendres des aliments proposés

(1966 a). La variabilité des taux d'assimilation relevée dans le milieu naturel est liée à des teneurs en cendre différentes du seston, selon sa richesse plus ou moins grande en particules inorganiques provenant du sédiment et dont la mise en suspension est favorisée par la proximité du fond.

Discussion

Relation ingestion-concentration en particules

L'augmentation de la ration en fonction de la concentration particulaire est conforme aux modèles habituels chez les copépodes. La tendance à un infléchissement des courbes de ration pour les hautes concentrations en nourriture du milieu est signalée également chez *Eurytemora affinis* nourri de *Chlorelles* (Heerkloss, 1979; Barthel, 1983). Elle est souvent observée chez les copépodes marins dans les conditions expérimentales (Frost, 1972; Lam et Frost, 1976), mais dans la nature, il semble que les courbes de saturation soient rares (Reeve et Walter, 1977; Huntley, 1981) une relation linéaire étant observée plus fréquemment. Mayzaud et Poulet (1978) font remarquer que le phénomène de saturation souvent observé dans les conditions expérimentales pourrait être dû à une durée d'acclimatation insuffisante de l'activité des enzymes digestives à la densité en nourriture.

Dans nos expériences le fléchissement observé chez *Eurytemora velox* se produit à des concentrations beaucoup plus fortes que celles correspondant au milieu marin et semble aussi dénoter une acclimatation du système digestif de l'espèce aux hautes densités en nourriture de son milieu naturel. *Amphidinium* sp. est en apparence moins bien ingéré que *Tetraselmis maculata*, ceci apparaissant nettement au niveau des vitesses de filtration; de forme analogue sa taille est légèrement supérieure à celle de *T. maculata* (Tableau 1). Il est donc improbable que les efficacités de filtration soient différentes et qu'il s'exerce une sélection par la taille des particules (Nival et Nival, 1976). Cette sélection pourrait s'effectuer par un mécanisme sensoriel envisagé par différents auteurs qui ont indiqué que la pression de filtration était maximale sur seulement certaines classes de taille, qui sont souvent celles du pic de particules (Parsons *et al.*, 1967; Poulet, 1973; Richman *et al.*, 1977), les particules indésirables pouvant être éliminées après avoir été goûtées (Conover, 1966 b). Ce sens chimique a été démontré par Poulet et Marsot, (1978) chez *Eurytemora herdmanni* et *Acartia clausi*.

Valeurs comparées des taux d'ingestion et de filtration

En termes de carbone, les taux journaliers d'ingestion peuvent atteindre jusqu'à 150% du carbone des individus avec *Amphidinium* sp. et jusqu'à 250% avec *Tetraselmis maculata* (soit en termes de poids sec 190 à 400%, respectivement). Ces valeurs sont très élevées en com-

paraison des taux observés chez les espèces marines dans des conditions de richesse moyenne (30 à 50%) mais sont analogues à certaines valeurs maximales obtenues dans des conditions riches (en terme de poids sec: 400 à 1 000% au delà de $500 \mu\text{g C l}^{-1}$ selon Gaudy (1974), chez *Temora stylifera*, jusqu'à 660% chez *Acartia clausi* selon Deason (1980); en terme de carbone: 52 à 218% chez *Temora stylifera* selon Abou Debs (1979), 80 à 146% chez *T. longicornis* d'après Harris et Paffenhöfer (1976)). Dans le genre *Eurytemora* chez *E. affinis* des rations très élevées sont observées en régime algal: 181% du poids d'après les résultats de Heinle *et al.* (1977), 212% du poids de carbone d'après Barthel (1983). Mais la même espèce peut obtenir avec des ciliés une ration équivalente à 600% de son poids (Berk *et al.*, 1977). Chez *E. herdmanni*, l'ingestion correspond à 239% du poids du corps (Poulet, 1978).

Dans nos expériences, le taux maximum de filtration ($18 \text{ ml individu}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) sont généralement plus élevés que ceux cités dans la littérature chez *Eurytemora affinis* nourri d'algues ($6,5 \text{ ml individu}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ selon Allan *et al.*, 1977; $2,2 \text{ ml individu}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ selon Heerkloss, 1979). Ils sont comparables à la valeur de $22 \text{ ml individu}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ avancée par Berk *et al.* (1977) chez *E. affinis* se nourrissant de ciliés.

Nous ne disposons pas malheureusement de mesures du taux d'ingestion d'*Eurytemora velox* à partir des particules du milieu naturel mais nous pouvons l'estimer indirectement. En effet, le nombre de pelotes fécales produites ($1 \text{ à } 1,39 \text{ individu}^{-1} \text{ h}^{-1}$ lorsque le milieu est riche) est du même ordre que celui obtenu avec *Tetraselmis maculata* pour des concentrations optimales ($0,73 \text{ à } 2,09 \text{ individu}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (cf. Tableau 5), les taux d'assimilation étant eux aussi comparables (compris entre 60 et 90% cf. Fig. 6). Il correspond à une ration de $30 \mu\text{g}$ de Ps $\text{individu}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ de *T. maculata* soit environ $8,3 \mu\text{g}$ carbone, valeur correspondant à 220% du poids du corps en terme de poids sec ou 130% en terme de carbone.

Ces hauts niveaux de ration journalière peuvent être interprétés comme un caractère adaptatif des espèces aux milieux très eutrophisés. Malgré l'élévation des dépenses métaboliques observées pendant l'activité de nutrition (Pagano et Gaudy, en préparation), une grande partie de l'énergie acquise est réinvestie dans les processus de reproduction, aboutissant à la formation rapide de peuplements denses de l'espèce (stratégie de type *r*). La fraction non digérée de particules naturelles est redistribuée dans le milieu naturel à l'état de pelotes fécales plus ou moins riches en matière organique et potentiellement utilisables par les décomposeurs et les détritivores (ciliés, bactéries, méiobenthos).

Plusieurs nourritures d'élevage ont été testées par le biais de la production fécale qui semble être un bon indicateur du niveau d'ingestion (Fig. 3). D'importantes variations apparaissent (Tableau 5) en fonction de la nature des algues proposées aux copépodes. Ce phénomène assez classique a été longuement discuté par différents auteurs. Les faibles valeurs enregistrées pour *Chlorella* sp. pourraient bien être liées à une mauvaise efficacité de fil-

tration pour cette algue de petite taille ($3\ \mu\text{m}$). Cependant il faut remarquer que Barthel (1983) a observé des rations en *Nannochloris* ($3\ \text{à}\ 6\ \mu\text{m}$) très élevées chez *Eurytemora affinis* et que Heerkloss (1979) a mis en évidence que cette espèce est capable d'ingérer des particules de petites tailles ($1,5 \pm 0,75\ \mu\text{m}$) en grande quantité. Comme explication possible, Barthel fait référence à l'article de Koehl et Strickler (1981) dans lequel l'incidence de la vitesse du courant au niveau de sétules sur la taille des pores (espace intersétulaire) est discutée. La viscosité crée une couche qui adhère aux sétules et dont l'épaisseur dépend de la vitesse du courant; plus la couche est épaisse et plus la taille des pores est réduite. Nos résultats font apparaître que l'aliment pour poisson Tetramin semble être aussi bien ingéré que les algues par *E. velox* montrant ainsi son grand éclectisme dans le choix de la nourriture qu'elle soit vivante ou non-vivante. Cette espèce qui peut aussi bien utiliser des particules demeurant longtemps en suspension (chlorophycées) que des particules plus lourdes tombant au fond (Tetramin) semble être aussi bien adaptée à des comportements nutritionnels de type pélagique que benthique ce qui est sans doute une des explications de sa réussite dans les mares peu profondes ($< 1\ \text{m}$) du littoral méditerranéen.

Nous avons vu que la production fécale semble être affectée par la durée de l'acclimation à la nourriture et nous avons observé également des variations journalières de ce paramètre. Ces résultats ne se référant qu'à une seule expérience, il nous paraît délicat d'en tirer des conclusions sur les variations de l'activité d'ingestion d'*Eurytemora velox* au cours du temps. Comme l'ont montré plusieurs auteurs (exemple: MacAllister, 1970; Ikeda, 1977, etc.) il semble qu'après une période de jeûne, l'ingestion augmente fortement dans un premier temps puis diminue progressivement. De même, l'existence de rythmes journaliers d'ingestion ont été mis en évidence chez plusieurs espèces de copépodes (Peruyeva, 1977; Dagget et Grill, 1980, etc.). Ces différentes observations ainsi que nos résultats posent une nouvelle fois le problème du choix d'une échelle de temps pour les expériences de laboratoire et montrent combien il est aléatoire de faire des comparaisons entre des résultats obtenus avec des méthodologies différentes.

Effets de la température et de la salinité sur le niveau d'ingestion

La température et la salinité peuvent avoir une action combinée sur l'excrétion fécale d'*Eurytemora velox* en élevage. Une variation expérimentale de salinité équivalente à un écart de 10% par rapport à la salinité d'acclimation entraîne une légère baisse de la production fécale, alors qu'une variation plus importante (20 à 40%) peut entraîner l'arrêt de la production fécale. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Lance (1964) sur *Acartia biflosa* (espèce estuarienne), qui constate qu'après une certaine dilution (60% d'eau de mer) la production fécale de cette

espèce diminue assez brutalement et s'annule pratiquement à une dilution d'eau de mer au cinquième. Comme le suggère cet auteur le résultat observé peut résulter d'un effet de stress. Dans les conditions naturelles une acclimation saisonnière à la valeur moyenne de la salinité doit se manifester, aboutissant à une meilleure isostasie. Nos quelques résultats sur des animaux acclimatés naturellement à une salinité donnée semblent, contrairement aux animaux artificiellement acclimatés indiquer des valeurs de production fécale plus élevées aux hautes salinités. Il est cependant impossible de conclure sur ce point, les conditions trophiques, dont on a vu l'impact sur la production fécale n'étant pas comparables au cours de nos différentes expériences.

L'étude des taux d'ingestion, de filtration et de production fécale indique que le niveau d'ingestion dépend étroitement des conditions thermiques. Pour les salinités d'acclimation, le Q_{10} obtenu entre 10° et 20°C (compris entre 1,2 et 2) est du même ordre en nourriture naturelle et artificielle et reflète un caractère eurytherme de l'espèce, avantageux dans les conditions fluctuantes de température de son biotope.

Cet effet de la température sur la nutrition des copépodes (accroissement puis tendance à un palier suivi d'une inversion pour les fortes valeurs de température) est relevé par différents auteurs (Conover, 1956; Anraku, 1964; Ivleva, 1970; Fernandez, 1978). Fernandez a trouvé en particulier un Q_{10} d'ingestion de 3,7 entre 10° et 15°C et de 1,57 entre 15° et 20°C chez *Temora stylifera* nourri de *Tetraselmis maculata*, soit des valeurs très comparables avec les résultats obtenus avec *Eurytemora velox* (Q_{10} de 2,4 entre 10° et 15°C et de 1,18 entre 15° et 20°C).

Assimilation

La production fécale et l'ingestion étant liées par une relation linéaire, on peut considérer que *Eurytemora velox* a un taux d'assimilation relativement constant quel que soit son niveau d'ingestion en *Tetraselmis maculata*. Cependant, le taux d'assimilation apparaît très dépendant de la nature de la nourriture. Il peut être inférieur à 40% avec des particules du milieu naturel, probablement en raison de l'absorption de boues minérales avec les particules filtrées. Au contraire, avec les Chlorophycées les valeurs sont très élevées. La valeur de la méthode de Conover (1966a) a été comparée avec la méthode directe (estimation pondérale de la ration filtrée et des pelotes fécales) avec *T. maculata*. Des coefficients analogues ont été trouvés: taux moyen de 66,5% (valeurs extrêmes 41 à 87%) avec la méthode de Conover et de 77% avec la méthode directe. Si l'ordre de grandeur est le même, on note cependant une plus faible valeur par la première méthode, observation rejoignant celles de Lasenby et Langford (1973) et de Coper et Reeve (1975): une certaine partie de la fraction inorganique de la nourriture pourrait en fait être assimilée contrairement à l'hypothèse servant de support à la méthode de Conover. Dans ce cas,

nos valeurs pourraient être sous évaluées pour les nourritures à haute proportion minérale.

Conclusion

Par comparaison avec les espèces marines de copépodes, *Eurytemora velox* présente une capacité d'acquisition de nourriture très élevée relevant probablement d'une adaptation de l'activité enzymatique digestive aux conditions riches de son biotope des eaux saumâtres à salinité variable. Cependant, la nature de la nourriture influe sur le niveau d'énergie acquise, du fait d'une sélectivité des particules et d'une capacité d'assimiler variable selon leur nature.

L'influence de la température est relativement amoindrie par la possibilité d'adaptation de l'espèce à une large gamme de variation se manifestant par des Q_{10} réduits dans la marge des températures saisonnières. L'action de la salinité est plus difficile à mettre en évidence expérimentalement car en raison du temps d'acclimatation probablement insuffisant il est difficile de séparer l'effet de stress de la réaction normale de l'organisme.

Littérature citée

- Abou Debs, C.: Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* Dana (copépode: calanoïde). Eléments du bilan en carbone et azote et estimation de la fertilité, 162 pp. Thèse 3e cycle, Université Paris VI 1979
- Allan, J. D., S. Richman, D. R. Heinle and R. Huff: Grazing in juvenile stages in some estuarine calanoid copepods. *Mar. Biol.* 43, 317–331 (1977)
- Anraku, M.: Influence of the Cape Cod canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. *Limnol. Oceanogr.* 9, 195–206 (1964)
- Barthel, K.-G.: Food uptake and growth efficiency of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.* 74, 269–274 (1983)
- Berk, S. G., D. C. Brownlee, D. R. Heinle, H. J. Kling and R. R. Colwell: Ciliates as food source for marine planktonic copepods. *Microb. Ecol.* 4, 27–40 (1977)
- Champeau, A.: Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des copépodes des eaux temporaires provençales et corses, 360 pp. Thèse Doctorat es Sciences, Université Aix-Marseille 1970
- Conover, R. J.: Oceanography of Long Island Sound, 1952–1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* 15, 156–233 (1956)
- Conover, R. J.: Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11, 338–345 (1966a)
- Conover, R. J.: Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kröyer). In: Some contemporary studies in marine science, pp 187–194. Ed. by H. Barnes, London: Allen & Unwin 1966b
- Cosper, I. C. and M. R. Reeve: Digestive efficiency of the chaetognath *Sagitta hispida* Conant. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 17, 33–38 (1975)
- Dagg, M. J. and D. W. Grill: Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New York Bight. *Limnol. Oceanogr.* 25, 597–609 (1980)
- Deason, E. E.: Grazing on *Acartia hudsonica* (*A. clausi*) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA): influence of food concentration and temperature. *Mar. Biol.* 60, 101–113 (1980)
- Fernández, F.: Metabolismo y alimentación en copépodos planctónicos del Mediterráneo: respuesta a la temperatura. *Investigación pesq.* 42, 97–139 (1978)
- Frost, B. W.: Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 17, 805–815 (1972)
- Gaudy, R.: Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.* 25, 125–141 (1974)
- Gaudy, R. et J. P. Guérin: Dynamique des populations de *Tisbe holothuriae* (Crustacea: Copepoda) en élevage sur trois régimes artificiels différents. *Mar. Biol.* 39, 137–145 (1977)
- Harris, R. P. and G. A. Paffenhöfer: Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 56, 675–690 (1976)
- Heerkloss, R.: Selectivität der Nahrungsaufnahme, Ingestionsrate und Fäcesabgabe bei *Eurytemora affinis* Poppe (Calanoïda: Copepoda). *Wiss. Z. Wilhelm-Pieck-Univ. Rostock (Math. u. Naturwiss.)* 6, 525–529 (1979)
- Heinle, D. R., R. P. Harris, J. F. Ustach and D. A. Flemer: Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.* 40, 341–353 (1977)
- Huntley, M.: Non-selective, non-saturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.* 26, 831–842 (1981)
- Ikeda, T.: The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.* 41, 241–252 (1977)
- Ivleva, I. V.: The influence of temperature on the transformation of matter in marine invertebrates. In: Marine food chains, pp 96–112. Ed. by J. H. Steele. Edinburgh: Oliver & Boyd 1970
- Koehl, M. A. R. and J. R. Strickler: Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnol. Oceanogr.* 26, 1062–1073 (1981)
- Lance, J.: Feeding of zooplankton in diluted sea water. *Nature, Lond.* 202, 100–101 (1964)
- Lam, R. K. and B. W. Frost: Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. *Limnol. Oceanogr.* 21, 490–500 (1976)
- Lasenby, D. C. and R. R. Langford: Feeding and assimilation of *Mysis relicta*. *Limnol. Oceanogr.* 18, 280–285 (1973)
- MacAllister, C. D.: Zooplankton ration, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In: Marine food chains, pp 419–457. Ed. by J. H. Steele. Edinburgh: Oliver & Boyd 1970
- Mayzaud, P. and S. A. Poulet: The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1144–1154 (1978)
- Nival, P. and S. Nival: Particle retention efficiencies of the herbivorous copepod *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effect of grazing. *Limnol. Oceanogr.* 21, 24–38 (1976)
- Pagano, M.: Observations sur le cycle annuel d'*Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853), copépode calanoïde des mares saumâtres de Camargue. *Rapp. P.-v. Réunion Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerran.* 27, 145–146 (1981)
- Parsons, T. R., R. J. Lebrasseur and J. D. Fulton: Some observations on the dependance of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. *J. oceanogr. Soc. Japan* 23, 10–17 (1967)
- Parsons, T. R., K. Stephens and J. D. H. Strickland: On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd Can.* 18, 1001–1016 (1961)
- Peruyeva Ye. G.: Diurnal feeding rhythm of IV copepodite stages of *Calanus glacialis*. *Jaschnov. Oceanology, Wash.* 17, 719–721 (1977)
- Poulet, S. A.: Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 18, 564–573 (1973)

- Poulet, S. A.: Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1126-1143 (1978)
- Poulet, S. A. and P. Marsot: Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea) *Science, N.Y.* 200 (4348), 1403-1405 (1978)
- Reeve, M. R. and M. A. Walter: Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations for the copepod *Acartia tonsa* Dana. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 29, 211-221 (1977)
- Richman, S., D. R. Heinle and R. Huff: Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 42, 69-84 (1977)

Date of final manuscript acceptance: November 1, 1985.

Communicated by J. M. Pérès, Marseille