Marine Biology 93, 127–136 (1986)

Marine Biology
International Journal on Life in Oceans and Coastal Waters
© Springer-Verlag 1986

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

II. Respiration et excrétion

M. Pagano [1] et R. Gaudy [2]

[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. II. Respiration and excretion

The respiration and excretion (ammonia and phosphate) of *Eurytemora velox,* a brackish copepod from temporary lakes of the south of France, were studied in 1978–1979 in relation to food ingestion, temperature and salinity. Suspensions of *Tetraselmis maculata* were used as food. Respiration was closely dependent on the quantity of the ingested food, displaying a linear relationship with a strong positive-slope coefficient. In most cases, the temperature effect on respiration and excretion was well described by a power-type equation ($M = a\, b^T$, where M = metabolism and T = temperature) over a rather large temperature range. In some experiments, metabolism curves displayed a maximum at 20 °C. The metabolism-temperature curves differed between successive experiments, depending on season and/or sampling area, perhaps as a result of different acclimatization processes developing in individuals from different generations and/or among geographically isolated populations. Salinity variations significantly affected respiration, but not excretion. Respiration increased in individuals placed in hypo- or hyper-salinity conditions for a period of 24 h. This inability for complete metabolic regulation is unexpected in a species from a habitat subjected to variable salinity, and may have resulted from a too short acclimatization time in the experiments.

Introduction

Dans le cadre d'une étude écophysiologique, l'analyse du métabolisme respiratoire et excrétoire est particulièrement utile pour évaluer les réactions physiologiques générales des organismes vis-à-vis des changements des caractéristiques physiques ou biotiques de leur milieu. D'autre part, l'évaluation des dépenses métaboliques constitue un élément important dans le calcul de leur bilan énergétique.

Ces dépenses métaboliques sont soumises à l'influence de différents facteurs (conditions expérimentales, nourriture, taille, variations saisonnières, conditions physico-chimiques de milieu) détaillées en particulier par Marshall (1973) et Conover (1978). Chez les espèces habitant des milieux marqués par l'instabilité des ressources trophiques et des conditions du milieu, tels les zones lagunaires et estuariennes, l'impact de ces variations sur le métabolisme peut être important et difficile à prévoir d'après les modèles habituellement admis pour les espèces des milieux marins, beaucoup plus stables. Le métabolisme du genre *Eurytemora,* qui caractérise le zooplancton de beaucoup de ces zones saumâtres n'a été qu'assez peu étudié (Raymont, 1959; Gyllenberg, 1973; Gyllenberg et Lundgvist, 1978; Roddie *et al.,* 1984). Il n'existe en particulier aucune référence concernant *E. velox,* espèce caractéristique des estuaires du nord de l'Europe et des mares à salinité variable de Camargue et du Languedoc (sud de la France) où elle constitue des populations denses (Pagano et Gaudy, 1986).

Dans cette note, nous avons choisi d'étudier l'influence de la température, de la salinité et de la nourriture sur le métabolisme (respiration et excrétion d'azote minéral et de phosphate) de cette espèce. Ces trois facteurs sont vraisemblablement ceux qui ont le plus d'influence sur les processus physiologiques dans le milieu considéré (mares temporaires peu profondes à salinité variable).

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 et de la région de l'Etang de

Fonds Documentaire ORSTOM
010019851
Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B* 19854 Ex : 1

Thau. Les principales caractéristiques de ces biotopes ainsi que la technique de récolte du plancton vivant ont été détaillées dans un précédent article portant sur la nutrition (Pagano et Gaudy, 1986). Au retour de la pêche, les copépodes étaient maintenus au laboratoire pendant au moins 24 h dans leur eau de milieu de manière à limiter les effets du choc lié à la capture. Les mesures ont porté sur des femelles adultes, triées au hasard et placées par lots de 20 dans des flacons de verre brun (125 ml) remplis d'eau du milieu naturel, filtrée (Millipore HA, 0,45 μm de porosité) et ajustée par dilution à la salinité voulue. Lorsque l'eau du milieu était trop riche en $N\,NH_4$ et $P\,PO_4$, elle était remplacée par de l'eau de mer filtrée et diluée. Un mélange de penicilline-streptomycine (à 25 mg l^{-1}) était ajouté à l'eau d'expérience afin de limiter les effets d'un développement bactérien. Généralement quatre flacons expérimentaux et deux flacons témoins (sans copépodes) ont été préparés pour chaque condition (température, salinité). La teneur en oxygène dissous des flacons a été mesurée après 20 à 24 h d'expérience grâce à une sonde polarographique. L'azote ammoniacal a été dosé selon la méthode de Koroleff (1969) et les phosphates selon celle de Murphy et Riley (1962). Les deux échantillons de 25 ml nécessaires à ces dosages étaient prélevés immédiatement après la mesure d'oxygène, l'eau des flacons étant tamisée sur une soie de 90 μm pour retenir les pelotes fécales. Après addition des réactifs, les densités optiques étaient mesurées quelques heures plus tard, au spectrophotomètre. La respiration et l'excrétion des copépodes ont été déduites de la différence de concentration entre flacons expérimentaux et témoins.

Dans deux séries d'expériences, nous avons cherché à coupler les mesures du taux respiratoire avec celles de l'ingestion et en conséquence nous avons modifié la méthodologie ci-dessus: les lots de femelles étaient introduits dans des flacons contenant des suspensions de *Tetraselmis maculata* à différentes concentrations. Les flacons étaient ensuite placés sur une roue tournant dans le plan vertical (0,2 tours min^{-1}), à l'obscurité et à une température stable de 19 °C. Les concentrations en oxygène ont été mesurées après 24 h. Les contenus des flacons étaient ensuite fixés par addition de 1 ml de formol et conservés à l'obscurité jusqu'au comptage cellulaire. Les caractéristiques de l'algue utilisée (*T. maculata*) ainsi que les techniques de comptage cellulaire ont été détaillées dans le travail précédent (Pagano et Gaudy, 1986). Les taux de respiration des copépodes ont été corrigés pour tenir compte de la respiration moyenne des algues au cours de l'expérience, celle-ci étant mesurée par comparaison des concentrations en oxygène des flacons témoins (sans copépodes) des différentes concentrations algales.

Dans tous les cas, en fin d'expérience, les copépodes ont été comptés et mesurés, et les poids secs (*Ps*, μg) ont été déduits des longueurs moyennes à partir d'une relation longueur du céphalothorax (*Lc*) poids prédéterminée ($Ps = 13{,}21\ Lc^{3{,}34}$; $n = 22$; $r^2 = 0{,}95$). Les poids en carbone et en azote ont été déduits de rapports C:*Ps* et N:*Ps* préétablis (C:*Ps* = 0,465; N:*Ps* = 0,105).

Résultats

Relation respiration–ingestion

Le taux de respiration augmente avec la quantité de nourriture ingérée par *Eurytemora velox* (Fig. 1). La relation respiration (R)–ingestion (I) est linéaire pour les deux expériences réalisées, les équations de régression correspondantes étant:

$R = 0{,}262 + 0{,}586\ I$; $r = 0{,}965$; $n = 9$ (expérience du 28 mars 1979) et
$R = 0{,}202 + 0{,}554\ I$; $r = 0{,}904$; $n = 12$ (expérience du 18 avril 1979).

Comme il n'y a pas de différence significative entre les deux droites (test de Reevee, 1940), nous avons calculé la

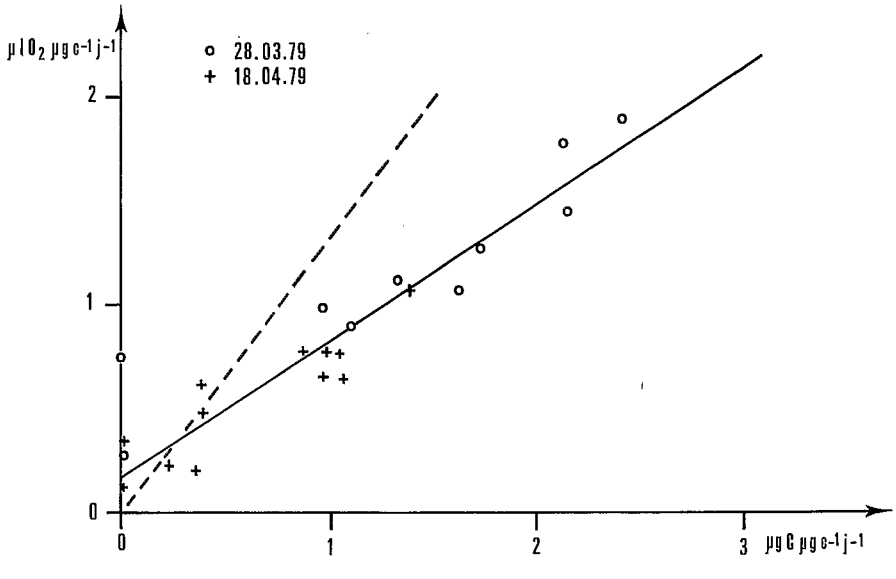

Fig. 1. *Eurytemora velox*. Relation entre la respiration et la ration alimentaire ingérée. c: copépode

Tableau 1. *Eurytemora velox.* Relation métabolisme (M):température (T) pour les quatre séries expérimentales (R_1: 21 avril 1978; R_2: 16 novembre 1978; R_3: 2 février 1979; R_4: 8 mars 1979). Valeur des coefficients a et b de l'équation $M = a \cdot b^T$ et comparaison du coefficient de regression après transformation logarithmique des données (test t de Student). Salinité: valeurs entre parenthèses = salinités d'acclimatation

Expérience	T (°C)	S (‰)	a	b	No. de données	r	t	Q_{10}	Poids sec (μ individu^{-1})
Respiration, R (μl O_2 individu^{-1} jour^{-1})									
R_1	10–18	(10)	0,686	1,133	12	0,95**	10,42**	3,49	
	10–18	(20)	0,930	1,100	12	0,96**	11,88**	2,59	22,8
	10–18	(10)–(20)	0,799	1,116	24	0,94**	12,22**	3,01	
R_2	10–22	40	0,943	1,089	16	0,95**	12,29**	2,35	
	10–22	(50)	1,004	1,074	12	0,89**	5,92**	2,04	26,3
	10–22	40–(50)	0,964	1,083	28	0,90**	10,00**	2,22	
R_3	10–18	10	1,092	1,125	12	0,395**	9,83**	3,24	
	10–18	(20)	0,789	1,131	12	0,91**	6,89**	3,42	46.9
	10–20	20	0,928	1,116	16	0,93**	9,17**	3,00	
	10–20	10–(20)	0,928	1,128	24	0,89**	9,23**	3,33	
R_4	10–22	(20)	0,905	1,099	12	0,93**	7,83**	2,56	
	10–20	30	1,154	1,098	12	0,89**	6,20**	2,54	41.6
	10–22	40	0,815	1,102	16	0,95**	10,89**	2,65	
	10–20	(20)–30–40	0,870	1,107	32	0,87**	10,20**	2,78	
Excrétion NH_4 (10^{-3} μg-at individu^{-1} jour^{-1})									
R_1	10–18	(10)	8,823	1,028	12	0,65*	2,80*	1,32	
	10–20	(20)	4,050	1,052	16	0,66**	3,33**	1,65	22,8
	10–18	(10)–(20)	6,590	1,032	24	0,31 NS	1,55 NS	1,37	
R_2	10–22	40	5,560	1,065	16	0,95**	12,60**	1,89	26,3
R_3	10–20	10	3,595	1,091	16	0,89**	7,91**	2,39	
	10–20	(20)	6,058	1,059	16	0,84**	5,70**	1,77	46,9
	10–20	10–(20)	4,666	1,075	32	0,86**	9,00**	2,05	
R_4	10–22	(20)	4,744	1,051	12	0,87**	5,56**	1,64	
	10–22	30	2,444	1,094	16	0,94**	11,25**	2,46	41,6
	10–22	40	1,166	1,133	16	0,96**	12,50**	3,47	
	10–22	(20)–30–40	2,354	1,093	44	0,88**	12,71**	2,44	
Excrétion PO_4 (10^{-3} μg-at individu^{-1} jour^{-1})									
R_1	10–20	(10)	2,796	1,024	16	0,41 NS	1,71 NS	1,27	
	10–20	(20)	1,699	1,039	16	0,41 NS	1,65 NS	1,46	22,8
	10–20	(10)–(20)	2,180	1,030	32	0,36*	2,07*	1,36	
R_3	10–22	10	0,769	1,132	20	0,89**	8,27**	3,46	
	10–22	(20)	0.732	1,136	20	0,89**	8,53**	3,59	
	10–22	10–(20)	0,750	1,134	40	0,89**	12,60**	3,53	
R_4	10–15	(20)	0,592	1,111	8	0,64 NS	2,06 NS	2,86	
	10–20	30	1,215	1,035	12	0,43 NS	1,48 NS	1,41	41,6
	10–22	40	0,555	1,105	16	0,90**	7,69**	2,71	
	10–20	(20)–30–40	0,820	1,073	32	0,64**	4,67**	2,02	

* significatif à $p \leqq 0{,}05$; ** significatif à $p \leqq 0{,}01$

relation unique:

$$R = 0{,}174 + 0{,}652\, I;\ r = 0{,}962;\ n = 21.$$

En pointillé, sur la Fig. 1 nous avons représenté les niveaux minima d'ingestion (IR) nécessaires à la respiration dans le cas d'un métabolisme glucidique (RQ = 1) en estimant que le taux d'assimilation est voisin de 0,7 (Pagano et Gaudy, 1986). Cette droite a pour équation $IR = 0{,}755\, R$. Le point d'intersection des deux droites correspond à une ingestion de 0,26 μg C μg C^{-1} jour^{-1} qui représente les besoins minimum d'énergie nécessaire pour couvrir les dépenses de la respiration. D'après le modèle ingestion (I)–concentration de nourriture (C) établi avec *Tetraselmis maculata* $I = 166\,(C - 0{,}28)/1{,}38 + C$ (Pagano et Gaudy, 1986), cette ration minimale est obtenue pour une concentration de 0,45 mg C l^{-1}.

Influence de la température sur le métabolisme

L'influence des variations thermiques sur le métabolisme d'*Eurytemora velox* a été étudiée au cours de quatre expériences (Figs. 2, 3, 4, 5). Elle se traduit par une augmentation des taux de respiration et d'excrétion avec la tem-

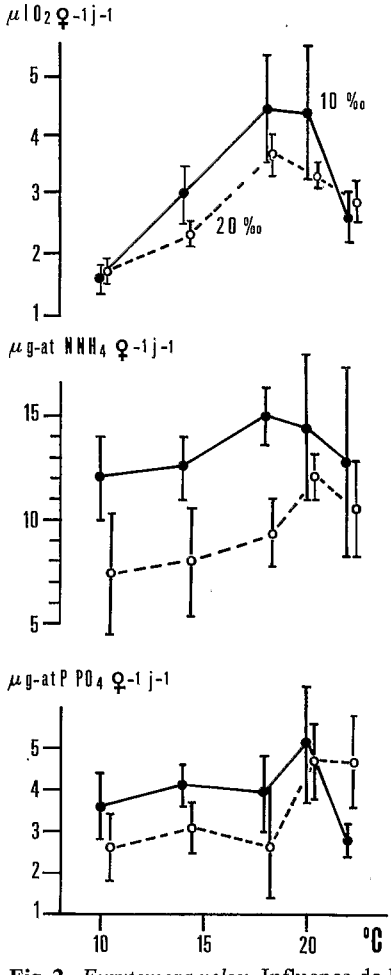

Fig. 2. *Eurytemora velox.* Influence de la température sur la respiration et l'excrétion (N NH_4 et P PO_4) à deux salinités. Expérience R_1: Thau, 21 avril 1978 (copépodes acclimatés à 10 et 20‰ S)

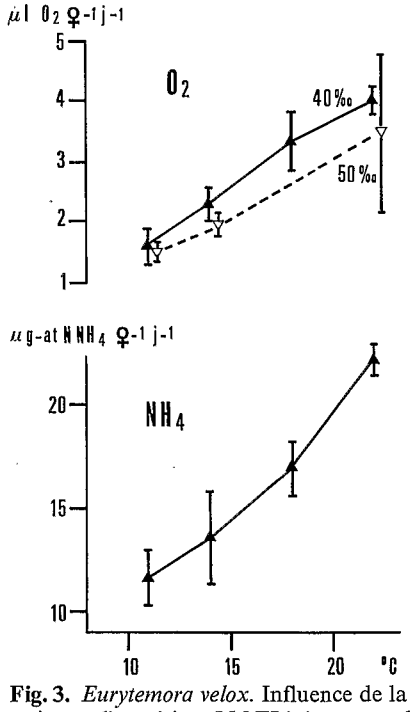

Fig. 3. *Eurytemora velox.* Influence de la température sur la respiration et l'excrétion (N NH_4) à une ou deux salinités. Expérience R_2: Camargue, 16 novembre 1978 (copépodes acclimatés à 52‰ S)

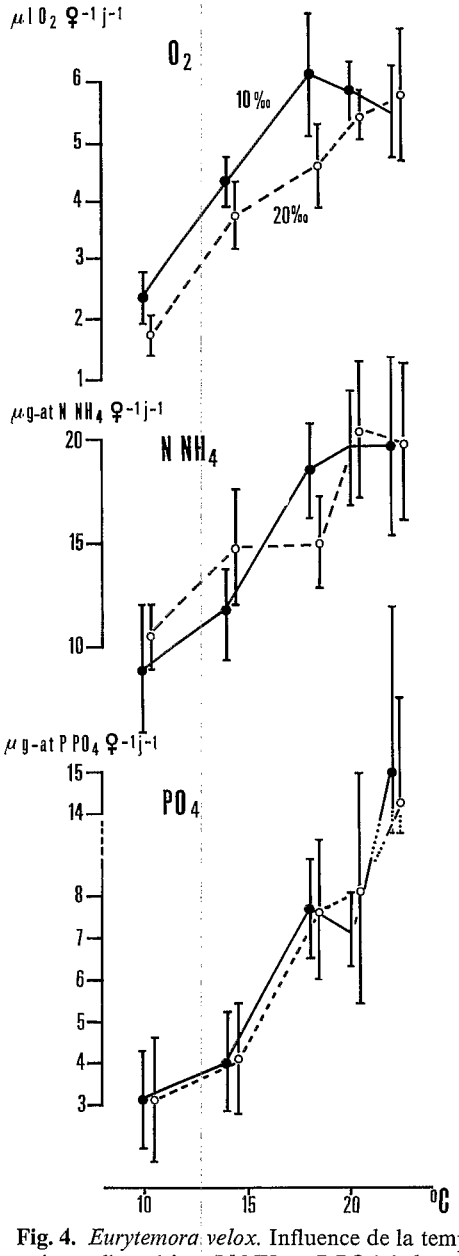

Fig. 4. *Eurytemora velox.* Influence de la température sur la respiration et l'excrétion (N NH_4 et P PO_4) à deux salinités. Expérience R_3: Camargue, 2 février 1979 (copépodes acclimatés à 20‰ S)

pérature, suivie quelque fois d'une phase de stabilisation et/ou de diminution. La relation métabolisme (M)–température (T) peut être décrite par une expression du type $M = a\,b^T$ qui satisfait à l'hypothèse d'un Q^{10} constant. Nous avons calculé et testé ces équations pour chaque situation (Tableau 1). Les points expérimentaux s'ajustent bien aux modèles utilisés dans le cas de la respiration (test t de Student sur la pente et coefficients de corrélation toujours significatifs à $p \leqq 0{,}01$) et assez bien dans le cas de l'excrétion ammoniacale.

Par contre, dans le cas de l'excrétion en P PO_4, le degré de significativité des ajustements est beaucoup plus faible, sans doute en raison de la grande variabilité individuelle (Figs. 2, 4, 5).

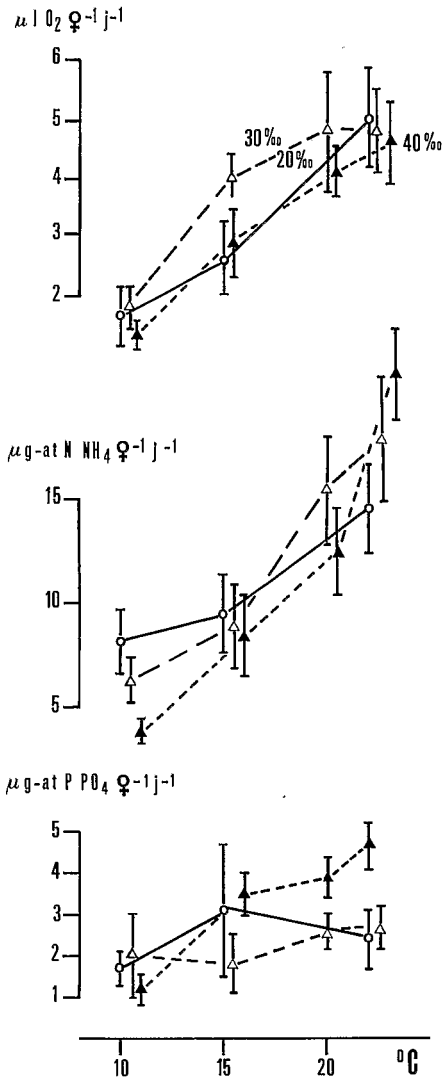

Fig. 5. *Eurytemora velox.* Influence de la température sur la respiration et l'excrétion (N NH_4 et P PO_4) à trois salinités. Expérience R_4: Camargue, 8 mars 1979 (copépodes acclimatés à 20‰ S)

Les Q_{10} déduits des équations *M:T* du Tableau 1, sont compris entre 2 et 3,5 pour la respiration, entre 1,3 et 3,5 pour l'excrétion ammoniacale et entre 1,3 et 3,6 pour l'excrétion de phosphate. La Fig. 6 regroupe les courbes *M:T* obtenues aux salinités d'acclimatation (eau du milieu de pêche) à différentes époques de l'année. Les taux métaboliques sont ramenés à l'unité de carbone corporel afin de faciliter la comparaison des résultats obtenus chez des copépodes dont le poids varie saisonnièrement. Les copépodes de Camargue ont un métabolisme croissant entre 10° et 22 °C aux différentes époques d'expérimentation. Ceux de Thau, par contre (au printemps 1978), ont un métabolisme qui atteint des maxima entre 18° et 20 °C suivis de chutes, parfois importantes, entre 20° et 22 °C.

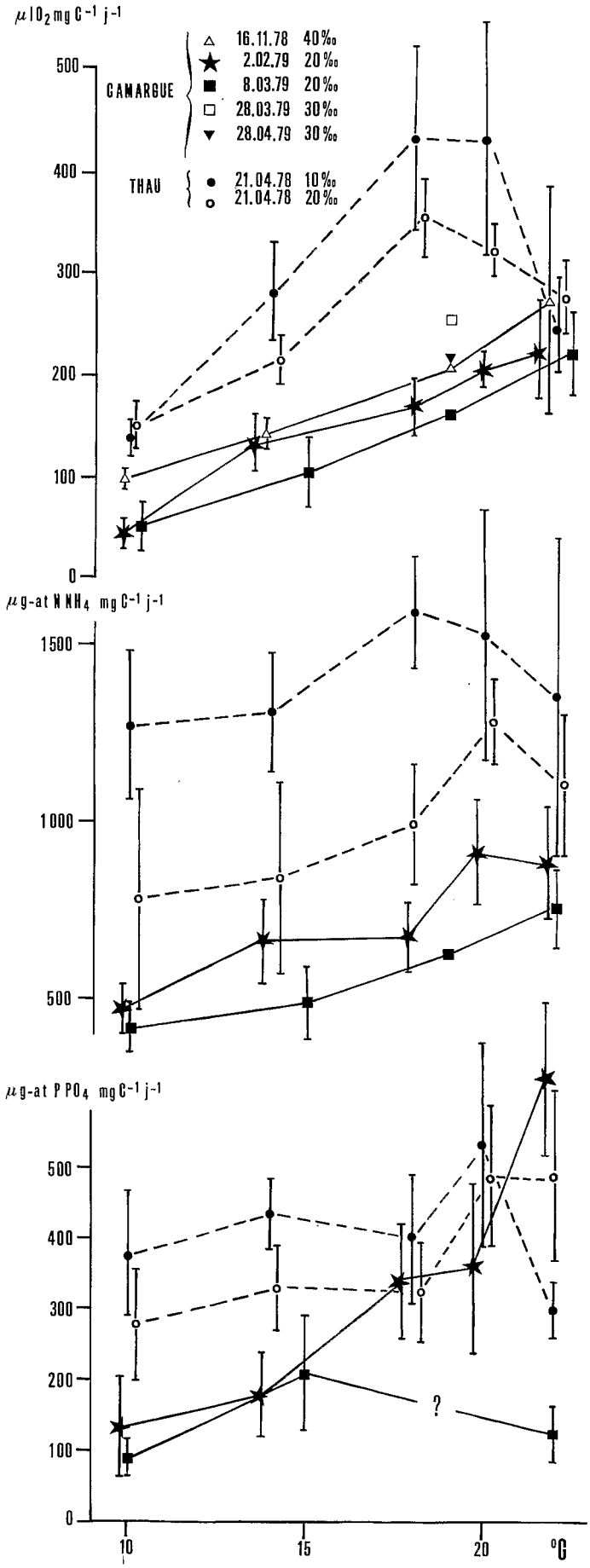

Fig. 6. *Eurytemora velox.* Comparaison des courbes métaboliques (par unité de poids de carbone corporel) en fonction de la température chez des copépodes des régions de Camargue et de Thau, dans les conditions de salinité du milieu naturel

Tableau 2. *Eurytemora velox.* Analyses de variance à 1 (excrétion NH_4; expérience R_2) ou 2 (autres expériences) facteurs pour tester l'action de la température et de la salinité sur le métabolisme. ν: degrés de liberté. SCE: somme des carrés des écarts

Expérience	Températures; salinités	Sources de variation								Test F		
		Température		Salinité		Interaction		Résidu		T (°C)	S (‰)	Interaction
		ν	SCE	ν	SCE	ν	SCE	ν	SCE			
Respiration												
R_1	10°, 14°, 18°, 20°, 22°C; 10, 20‰	4	4,00	1	0,10	4	0,23	30	0,48	50,0**	5,0*	3,0*
R_2	10°, 14°, 22°C; 40, 50‰	2	3,09	1	0,11	2	0,03	18	0,47	51,5**	3,7*	$0,5^{NS}$
R_3	10°, 14°, 18°, 20°, 22°C; 10, 20‰	4	6,10	1	0,22	4	0,20	30	0,51	89,7**	13,0**	2,9*
R_4	10°, 15°, 22°C; 20, 30, 40‰	2	7,38	2	0,22	4	0,36	27	0,70	142,3**	4,3*	3,5*
Excrétion NH_4												
R_1	10°, 14°, 18°, 20°, 22°C; 10, 20‰	4	0,67	1	1,34	4	0,24	30	1,27	4,3**	33,5**	$1,5^{NS}$
R_2	11°, 14°, 18°, 22°C; 40‰	5	1,46					19	0,14	29,0**		
R_3	10°, 14°, 18°, 20°, 22°C; 10, 20‰	4	3,12	1	0,03	4	0,24	30	0,79	26,9**	$1,1^{NS}$	$2,3^{NS}$
R_4	10°, 15°, 20°, 22°C; 20, 30, 40‰	2	7,05	2	0,23	4	1,07	27	0,69	$137,9^{?}$	$4,5^{?}$	10,5**
Excrétion PO_4												
R_1	10°, 14°, 18°, 20°, 22°C; 10, 20‰	4	0,58	1	1,25	4	0,23	30	1,19	3,5*	24,5**	$1,85^{NS}$
R_3	10°, 14°, 18°, 20°, 22°C; 10, 20‰	4	12,59	1	0,00	4	0,03	30	2,20	42,9**	$0,0^{NS}$	$0,1^{NS}$
R_4	10°, 15°, 22°C; 20, 30, 40‰	2	2,47	2	0,50	4	2,06	27	2,13	$17,4^{?}$	$3,2^{?}$	6,5**

* significatif à $p \leqq 0,05$; ** significatif à $p \leqq 0,01$.

Les valeurs obtenues pour les individus de Thau sont nettement supérieures à celles obtenues pour les copépodes de Camargue, surtout en ce qui concerne la respiration. Les taux respiratoires des *Eurytemora velox* de Camargue sont plus élevés pour la série automnale (16 novembre 1978) que pour les séries hivernales (2 février et 8 mars 1979). Notons que les individus d'automne sont plus légers que ceux d'hiver et que leur Q_{10} est plus faible (Tableau 1), enfin que les conditions trophiques sont plus favorables en automne.

Influence de la salinité

L'analyse de variance à deux facteurs (Tableau 2) indique que l'interaction température-salinité n'est hautement significative ($p \leqq 0,01$) que pour ce qui concerne l'excrétion (NH_4 et PO_4) dans l'expérience du 8 mars 1979 (R_4). Il est donc possible, dans la plupart des cas, de considérer indépendamment l'action de ces deux facteurs sur le métabolisme. En ce qui concerne l'expérience du 21 avril 1978 (R_1) sur des individus de Thau, l'analyse a été traitée en modèle mixte puisque les deux salinités correspondent à des lieux de pêche différents. Elle met en évidence une action de la salinité, qu'on peut aussi bien qualifier d'«effet du milieu de pêche». Pour les expériences faites sur les individus de Camargue, les différentes salinités ont été obtenues expérimentalement; les copépodes provenaient du même lieu de pêche. C'est pourquoi nous avons traité l'analyse de variance en modèle fixe: on constate que la salinité a une action significative sur la respiration, mais n'influence pas l'excrétion (NH_4 et PO_4). On notera, aussi, que les résultats d'excrétion ont une variabilité beaucoup plus grande que ceux de respiration (Figs. 2, 3, 4, 5). La plupart du temps, il semble que les copépodes placés expérimentalement en hypo- ou hypersalinité pendant 24 h réagissent par une élévation sensible de leur taux respiratoire. Nous avons estimé ces variations à partir des modèles $M-T$ établis aux salinités expérimentales par rapport à la salinité d'acclimatation (Tableau 1):

(1) Augmentation de 20% pour l'expérience R_2 du 16 novembre 1978 pour une dilution de 20% de l'eau du milieu naturel.

(2) Augmentation de 33% pour l'expérience R_3 du 2 février 1979 correspondant à une dilution de 50%.

Tableau 3. *Eurytemora velox.* Valeur des taux métaboliques (moyennes ± intervalles de confiance à $p \leqq 0{,}05$) et des rapports atomiques O:N NH_4, O:P PO_4 et N NH_4:P PO_4 aux différentes températures et salinités pour les quatre séries expérimentales. Salinité: valeurs entre parenthèses = salinités d'acclimatation. nd: non déterminé

Expérience	Respiration (μg O_2 individu^{-1} jour^{-1})	Excrétion (10^{-3} μg-at individu^{-1} jour^{-1})		Rapports atomiques		
		N NH_4	P PO_4	O:N NH_4	O:P PO_4	N NH_4:P PO_4
R_1 (10‰ S)						
10 °C	2,32±0,25	12,06±2,02	3,60±0,83	12,12	43,29	3,47
14 °C	4,29±0,65	12,43±1,63	4,13±0,49	21,70	69,27	3,05
18 °C	6,27±1,27	14,98±1,41	3,79±0,87	27,04	103,03	3,89
20 °C	6,21±1,61	14,46±3,49	5,07±1,39	29,77	88,37	3,90
22 °C	3,77±0,58	12,78±4,50	2,84±0,39	22,49	84,12	4,66
(20‰ S)						
10 °C	2,47±0,31	7,38±2,91	2,62±0,76	25,19	62,58	3,10
14 °C	3,38±0,33	7,96±2,59	3,14±0,56	32,69	87,60	2,97
18 °C	5,26±0,52	9,35±1,63	2,59±1,15	36,86	107,24	3,53
20 °C	4,83±0,33	12,10±1,14	4,67±0,93	25,08	59,99	2,22
22 °C	4,21±0,47	10,46±2,13	4,65±1,14	25,55	58,24	2,19
R_2 40‰ S						
11 °C	2,28±0,35	11,74±1,32	nd	12,71	nd	nd
14 °C	3,31±0,38	13,63±2,24	nd	15,36	nd	nd
18 °C	4,76±0,74	16,90±1,37	nd	15,42	nd	nd
22 °C	5,84±0,31	22,16±0,74	nd	16,25	nd	nd
(52‰) S						
11 °C	2,16±0,14	nd	nd	nd	nd	nd
14 °C	2,81±0,24	nd	nd	nd	nd	nd
22 °C	4,98±1,92	nd	nd	nd	nd	nd
R_3 10‰ S						
10 °C	3,41±0,56	8,92±3,20	3,08±1,23	24,88	77,62	3,39
14 °C	6,15±0,55	11,73±2,08	3,98±1,16	33,06	102,29	3,16
18 °C	8,77±1,48	18,48±2,31	7,74±1,23	29,64	72,92	2,44
20 °C	8,36±0,73	19,63±2,84	7,20±0,87	26,86	73,33	2,76
22 °C	7,92±1,08	19,74±4,34	15,03±4,64	25,57	35,55	1,37
(20‰) S						
10 °C	2,49±0,54	10,53±1,47	3,06±1,56	14,79	61,82	4,05
14 °C	5,38±0,83	14,81±2,75	4,09±1,29	22,96	85,56	3,93
18 °C	6,61±0,98	15,10±2,20	7,71±1,76	27,43	55,60	2,02
20 °C	7,79±0,58	20,47±3,37	8,20±2,78	24,05	63,79	2,61
22 °C	8,31±1,59	19,89±3,75	14,30±2,39	26,15	36,62	1,39
R_4 (20‰) S						
10 °C	2,55±0,68	8,16±1,50	1,72±0,35	18,45	85,88	4,81
15 °C	3,84±0,90	9,45±1,93	3,12±1,65	26,03	95,34	3,72
22 °C	7,18±1,21	14,60±2,21	2,41±0,73	30,79	197,63	6,42
30‰ S						
10 °C	2,68±0,51	6,31±0,95	1,97±0,95	27,12	96,38	2,95
15 °C	5,75±0,48	8,86±2,05	1,80±0,66	41,80	212,40	5,25
20 °C	6,85±1,50	15,54±2,48	2,62±0,35	27,56	166,67	6,00
22 °C	6,85±0,98	17,94±3,07	2,66±0,47	24,29	162,59	6,95
40‰ S						
10 °C	1,98±0,31	3,90±0,54	1,31±0,29	31,83	95,19	3,07
15 °C	4,22±0,78	8,57±2,08	3,52±0,53	31,76	79,86	2,66
20 °C	5,67±0,62	12,49±2,08	3,86±0,79	28,66	92,28	3,56
22 °C	6,63±0,95	21,19±2,10	4,75±1,02	21,63	89,90	4,23

(3) Augmentation de 25% pour l'expérience R_4 du 8 mars 1979 à la salinité de 30‰, obtenue par une concentration de 67% du milieu naturel.

Dans cette dernière expérience, on observe des taux respiratoires analogues à 20 et 40‰ S (Fig. 5). A leur salinité d'acclimatation, il semble que les copépodes aient un métabolisme plus élevé aux faibles salinités (Fig. 6). Cependant, ces mesures de métabolisme s'appliquent à des copépodes issus de milieux divers à des époques différentes, ainsi des facteurs autres que la salinité peuvent intervenir dans ces variations.

Rapports atomiques O:N NH_4, O:P PO_4 et N NH_4:P PO_4

Les valeurs moyennes de respiration et d'excrétion et leurs rapports atomiques ont été calculés pour les différentes situations expérimentales (température-salinité) en termes d'oxygène, d'azote et de phosphore (Tableau 3). Les rapports O:N NH_4 varient entre 12 et 42, les rapports O:P PO_4 entre 36 et 212 et les rapports N NH_4:P PO_4 entre 1,4 et 7. O:N NH_4 et O:P PO_4 sont le plus souvent inférieurs aux salinités d'acclimatation, pour les différentes températures. Dans la plupart des cas les rapports O:N obtenus à 10 °C sont les plus faibles, mais ils varient peu aux autres températures.

Discussion

Les valeurs d'excrétion et de respiration calculées pour *Eurytemora velox* sont du même ordre de grandeur que celles d'autres espèces du genre: *E. herdmani* (Raymont, 1959), *E. affinis* (Barthel, 1983), *E. hirundoïdes* (Gyllenberg, 1973). Nous n'avons trouvé aucune référence concernant *E. velox*.

La respiration et l'ingestion en *Tetraselmis maculata* sont liées par une relation linéaire de pente importante: la respiration d'animaux bien nourris peut atteindre des valeurs neuf fois supérieures à celle d'animaux à jeûn. Il est admis que les conditions de nutrition peuvent avoir une action sur le métabolisme. *In situ,* les copépodes provenant des milieux pauvres respirent moins que leurs homologues des milieux riches (Haq, 1967; Comita, 1968; Omori, 1970; Gophen, 1981). Dans des conditions d'élevage, l'influence du niveau d'ingestion sur l'activité métabolique a été mise en évidence notamment chez le genre *Acartia* (Conover, 1956) et *Temora* (Gaudy, 1974; Abou Debs, 1984). Par contre chez le genre *Calanus,* les deux types de réponse sont observés: effet direct de l'ingestion sur le métabolisme (Vidal, 1980 et Miller et Landry, 1984 chez *C. pacificus*), pas d'effet de l'ingestion (Corner *et al.,* 1965 chez *C. helgolandicus* et *C. hyperboreus*). D'après Vidal (1980), qui reprend le modèle de Steele et Mullin (1977), les dépenses métaboliques (M) comprennent trois composantes: $M1$ qui correspond au métabolisme de base, $M2$, à l'effort de capture, et $M3$ aux dépenses d'assimilation et de transformation de la nourriture assimilée. Cet auteur propose plusieurs simulations des variations du métabolisme en fonction de la concentration en nourriture disponible, correspondant chacune à un modèle de nutrition donné. Chez *Eurytemora velox,* nous avons observé (Pagano et Gaudy, 1986) une relation ingestion-concentration de type Michaelis Menten et une décroissance exponentielle du taux de filtration avec la concentration. Avec ce type de modèle, Vidal (1980) montre que le métabolisme global ($M1+M2+M3$) s'accroît jusqu'à un palier, parallèlement à l'ingestion, dans le cas où la composante $M3$ est plus importante que la composante $M2$. Ainsi chez les copépodes de milieux eutrophes ou bien placés dans des conditions d'élevage très riches et qui sont capables d'acquérir des rations très élevées, la part du métabolisme liée à l'activité d'assimilation et de transformation de la matière ($M3$) serait très importante. Ainsi, chez ces copépodes, l'intensité métabolique serait très nettement influencée par le niveau d'ingestion.

Nous avons estimé que pour couvrir ses dépenses métaboliques, *Eurytemora velox* doit ingérer une ration journalière équivalente à 26% de son poids en carbone. Cette ration peut être obtenue pour une concentration de 0,45 mg C l^{-1} en *Tetraselmis maculata,* soit environ 1,5 mg de matière sèche par litre. D'après Champeau (1970), la teneur moyenne en seston organique des mares de Camargue est voisine de 10 mg l^{-1}; ainsi *E. velox* est placé *in situ* dans des conditions trophiques lui permettant d'équilibrer facilement ses dépenses métaboliques. Selon le même procédé, Gaudy (1974) a estimé que *Temora stylifera* compense ses dépenses de respiration à partir de concentrations algales (comprises entre 0,1 et 3 mg l^{-1}) du même ordre de grandeur que celles observées ici pour *E. velox.*

La relation métabolisme–température d'*Eurytemora velox* peut être décrite par un modèle de type $M = a\, b^T$, comme cela a été montré pour d'autres organismes planctoniques (Comita, 1968; Nival *et al.,* 1974). Ce genre de relation est conforme à l'hypothèse d'un Q_{10} constant. Les valeurs de Q_{10} que nous obtenons pour *E. velox* (2 à 3,5 pour la respiration et 1,5 à 3,5 pour l'excrétion) sont le signe d'une bonne capacité d'adaptation de cette espèce aux variations thermiques. L'intervalle de température dans lequel le Q_{10} est constant représente celui pour lequel l'animal est le mieux adapté (Mayzaud, 1973). Pour *E. velox,* il est compris entre 10° et 18° à 22 °C, ce qui correspond à l'intervalle des températures du biotope dans lequel l'espèce est abondante (Champeau, 1970; Pagano, 1981).

Nous avons remarqué que les relations métabolisme–température d'*Eurytemora velox* avaient des formes et des positions différentes suivant le lieu de pêche et l'époque des mesures (Fig. 6). Les changements saisonniers des niveaux respiratoires ont été constatés chez de nombreux copépodes pélagiques marins (Gauld et Raymont, 1953, pour *Acartia clausi* et *Centropages typicus;* Marshall et Orr, 1958, pour *Calanus finmarchicus;* Conover, 1956, 1962, pour *A. clausi* et *Calanus hyperboreus;* Berner, 1962, chez *Temora longicornis;* Gaudy, 1973, chez *Centropages typicus, T. stylifera, A. clausi* et *Calanus helgolandicus*). Ces changements sont généralement expliqués en faisant appel à l'influence du facteur alimentation (Marshall et Orr,

1958; Conover, 1962) ou bien à celle de l'âge et de la maturité sexuelle (Berner, 1962) ou encore à celle de l'existence de générations différentes (Gauld et Raymont, 1953; Berner, 1962). Anraku (1964) pense que le niveau du métabolisme chez *Calanus finmarchicus* résulte d'adaptations saisonnières différentes à la température, mais ne néglige pas l'influence du cycle de maturation, lui-même en relation avec le cycle phytoplanctonique. Gaudy (1973) estime que le facteur nutritionnel n'est pas le seul en cause et que les variations observées semblent surtout relever d'une adaptation climatique saisonnière des espèces, selon un processus décrit par Rao et Bullock (1954) et Bullock (1955).

La différence entre les courbes $M-T$ des copépodes de Camargue et de Thau est peut-être signe d'une moins bonne eurythermie des individus de Thau (Q_{10} plus élevé, chute à partir de 18° à 20 °C) mais d'autres facteurs jouent certainement un rôle: le poids des copépodes, la richesse du milieu, la salinité. Enfin, il est possible que les individus de Thau aient subi un «stress» lié à l'éloignement du lieu de pêche (temps de transport plus long). Il nous est difficile de faire la part des choses en ce qui concerne ces différences, compte tenu du petit nombre d'expériences.

Nous avons vu que les animaux placés en hyper- ou hypo-salinité de 10‰ par rapport à leur salinité d'acclimatation réagissent par une augmentation du niveau respiratoire de 20 à 33% après 24 h. Par contre, une élévation supplémentaire de salinité (passage de 20 à 40‰) conduit à une dépression de la respiration. Ce dernier phénomène semble attribuable à des conditions sublétales, une salinité de 40‰ n'étant jamais rencontrée *in situ* par les individus de cette génération (Pagano, 1981). Par contre le type de réponse enregistré dans les autres cas correspond au Type 3 d'adaptation au changement de salinité défini par Kinne (*in* Vernberg et Vernberg, 1972). Gyllenberg et Lundqvist (1978) ont déjà constaté un phénomène semblable pour *Eurytemora hirundoides*, chez qui le niveau respiratoire augmente de 30 à 70% après des séjours de un à trois jours dans des milieux hypo- ou hyper-salins. Pourtant, de nombreux auteurs pensent que des augmentations de respiration ne se produisent qu'en milieu hypo-salin (Schlieper, 1936; Eliassen, 1952; Engel et Angelovic, 1968; Bulnheim, 1974). Comme Lance (1965) pour *Acartia tonsa*, nous constatons que dans un milieu hypo-salin expérimental, *E. velox* augmente son niveau respiratoire et abaisse son niveau d'ingestion (Pagano et Gaudy, 1986). La résultante de ces deux phénomènes devrait entrainer des difficultés d'adaptation de ces espèces à la dessalure. Cependant Lance (1965) constate que l'acclimatation se produit pour *A. tonsa* (espèce d'estuaire), se matérialisant *in situ* par la présence de populations productives. C'est aussi ce que nous constatons pour *E. velox*, espèce d'eau saumâtre. Plusieurs auteurs (Schlieper et Kowalski, 1956; Kinne, 1957; Schlieper, 1958, etc.) pensent que l'augmentation de la consommation d'oxygène en milieu dilué est liée au degré d'hydratation des tissus des organismes. Ce mécanisme, d'après Schlieper (1958), se ferait par l'intermédiaire des hormones et des enzymes associés à la fonction métabolique. Ainsi il semble que le métabolisme des copépodes soit sous la dépendance de leur équilibre en eau. Selon Lance (1965) il n'est pas évident que ceux-ci soient capables de contrôler cet équilibre. Cependant, Lockwood (1962, 1963) souligne que les espèces isoosmotiques marines qui tolèrent de larges changements de leur fluide interne sont capables de réguler le niveau osmotique et ionique de leurs cellules. De même, Battaglia et Bryan (1964) ont remarqué que le copépode *Tisbe furcata* contrôle la concentration en ions potassium de son corps quand il est en eau salée.

Une indication sur la nature du substrat alimentaire métabolisé peut être tirée des valeurs des rapports atomiques O:N et O:P. Les valeurs de O:N d'*Eurytemora velox* sont comprises entre 12 et 42. Selon Redfield *et al.* (1963), étant donné la composition moyenne du plancton, le rapport O:N devrait se situer aux alentours de 17 pour un métabolisme moyen. Lorsque ce rapport est supérieur, le métabolisme est à tendance glucido-lipidique, puisque moins d'atomes d'azote entrent en jeu dans les processus d'oxydation. Ainsi les fortes valeurs trouvées le plus souvent chez *E. velox* indiqueraient une tendance à un métabolisme glucido-lipidique, correspondant à un régime alimentaire plutôt herbivore (Conover and Corner, 1968).

Conclusion

La grande dépendance du niveau métabolique d'*Eurytemora velox* vis-à-vis de la quantité de nourriture disponible et son Q_{10} réduit sont deux caractères à mettre en regard avec son habitat, marqué par l'eutrophie et par l'amplitude de variation des températures au cours de cycles journaliers ou saisonniers. Par contre, la tolérance aux variations de salinité observée *in situ* n'est pas corroborée expérimentalement par une homéostasie particulière de la réaction métabolique, faute, probablement, de durées d'acclimatation adaptées. Les différences de métabolisme observées entre deux lieux de prélèvement isolés géographiquement peuvent traduire des adaptations particulières de la physiologie de l'espèce aux différents milieux saumâtres dans lesquels elle a pu se maintenir, notamment grâce à la formation d'oeufs de repos. Cette plasticité physiologique aboutit probablement à la création de races physiologiques différentes entre les populations du nord de l'Europe et celles des différents milieux saumâtres méditerranéens.

Littérature citée

Abou Debs, C.: Carbon and nitrogen budget of the calanoid copepod *Temora stylifera:* effect of concentration and composition of food. Mar. Ecol. Prog. Ser. *15*, 213–223 (1984)

Anraku, M.: Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzard 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)

Battaglia, B. and G. W. Bryan: Some aspects of ionic and osmotic regulation in *Tisbe* (Copepoda: Harpacticoida) in relation to polymorphism and geographical distribution. J. mar. biol. Ass. U.K. *44,* 1–15 (1964)

Berner, A.: Feeding and respiration in the copepod *Temora longicornis* (Müller). J. mar. biol. Ass. U.K. *42,* 625–640 (1962)

Bullock, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biol. Rev. *30,* 311–342 (1955)

Bulnheim, H. P.: Respiratory metabolism of *Idothea balthica* (Crustacea: Isopoda) in relation to environmental variables, acclimation process and moulting. Helgoländer wiss. Meeresunters. *26,* 464–480 (1974)

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 ès Sciences, Université Aix-Marseille 1970

Comita, G. W.: Oxygen consumption in *Diaptomus.* Limnol. Oceanogr. *13,* 51–58 (1968)

Conover, R. J.: Oceanography of Long Island Sound, 1952–1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *Acartia tonsa.* Bull. Bingham oceanogr. Coll. *15,* 156–233 (1956)

Conover, R. J.: Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle. Rapp. P.- v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer *153,* 190–197 (1962)

Conover, R. J.: Transformation of organic matter. *In:* Marine ecology. IV. Dynamics, pp 221–499. Ed. by O. Kinne. New York: J. Wiley & Sons 1978

Conover, R. J. and E. D. S. Corner: Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. J. mar. biol. Ass. U.K. *48,* 49–75 (1968)

Corner, E. D. S., C. B. Cowey and S. M. Marshall: On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus.* J. mar. biol. Ass. U.K. *45,* 429–442 (1965)

Eliassen, E.: The energy metabolism of *Artemia salina* in relation to body size, seasonal rythms, and different salinities. Univ. Bergen, Årb. (Naturvitensk. rekke) *11,* 1–18 (1952)

Engel, D. W. and J. W. Angelovic: The influence of salinity and temperature upon the respiration of brine shrimp nauplii. Comp. Biochem. Physiol *26,* 749–752 (1968)

Gaudy, R.: Les variations saisonnières de la respiration chez quatre espèces de copépodes pélagiques du Golfe de Marseille. Neth. J. Sea Res. *7,* 267–279 (1973)

Gaudy, R.: Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar. Biol. *25,* 125–141 (1974)

Gauld, D. T. and J. E. G. Raymont: The respiration of some planktonic copepods. II. The effect of temperature. J. mar. biol. Ass. U.K. *31,* 447–460 (1953)

Gophen, M.: Metabolic activity of herbivorous zooplankton in lake Kinneret (Israel) during 1972–1977. J. Plankton Res. *3,* 15–24 (1981)

Gyllenberg, G.: Comparison of the cartesian diver technique and the polarographic method, an open system for measuring the respiratory rates in three marine copepods. Commentat. biol. *60,* 1–13 (1973)

Gyllenberg, G. and G. Lundqvist: Oxygen consumption of *Eurytemora hirundoides* nauplii and adults as a function of salinity. Annls zool. fenn. *15,* 328–330 (1978)

Haq, S. M.: Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *M. longa* from the Gulf of Maine. Limnol. Oceanogr. *12,* 40–51 (1967)

Kinne, O.: A programmatic study of comparative biology of marine and brackish water animals. Année biol. *33,* 87–92 (1957)

Koroleff, F.: Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. (Hydrography Comm.) *C9,* 1–6 (1969)

Lance, J.: Respiration and osmotic behaviour of the copepod *Acartia tonsa* in diluted sea water. Comp. Biochem. Physiol. *14,* 155–165 (1965)

Lockwood, A. P. M.: The osmoregulation of Crustacea. Biol. Rev. *37,* 257–305 (1962)

Lockwood, A. P. M.: Animal body fluids and their regulation, 177 pp. London: Heinemann 1963

Marshall, S. M.: Respiration and feeding in copepods. Adv. mar. Biol. *11,* 57–120 (1973)

Marshall, S. M. and A. P. Orr: On the biology of *Calanus finmarchicus.* X. Seasonal changes in oxygen consumption. J. mar. biol. Ass. U.K. *37,* 459–478 (1958)

Mayzaud, P.: Respiration et excrétion azotée du zooplancton. III. Etude de l'influence des variations thermiques. Annls Inst. océanogr., Paris (N.S.) *49,* 113–122 (1973)

Miller, C. A. and M. R. Landry: Ingestion-independent rates of ammonium excretion by the copepod *Calanus pacificus.* Mar. Biol. *78,* 265–270 (1984)

Murphy, J. and J. P. Riley: A modified single selection method for the determination of phosphates in natural waters. Analytica chim. Acta *27,* 31–36 (1962)

Nival, P., G. Malara, R. Charra, I. Palazzoli et S. Nival: Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (Crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. J. exp. mar. Biol. Ecol. *15,* 231–260 (1974)

Omori, M.: Variations of length, weight, respiratory rate and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. *In:* Marine food chains, pp 113–126. Ed. by J. H. Steele. Edinburgh: Oliver & Boyd 1970

Pagano, M.: Observations sur le cycle annuel d'*Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853), copépode calanoide des mares saumâtres de Camargue. Rapp. P.- v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr. *27,* 145–146 (1981)

Pagano, M. et R. Gaudy: Biologie d'un copépode des mares temporaires du littoral méditerranéen français: *Eurytemora velox.* I. Nutrition. Mar. Biol. *90,* 551–564 (1986)

Rao, K. P. and Th. Bullock: Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilotherms. Am. Nat. *88,* 33–44 (1954)

Raymont, J. E. G.: The respiration of some planktonic copepods. III. The oxygen requirements of some American species. Limnol. Oceanogr. *4,* 479–491 (1959)

Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards: The influence of organisms on the composition of sea water. *In:* The sea. Ideas and observations on progress in the study of the seas, Vol. 2. pp 26–77, Ed. by M. N. Hill. New York: Interscience 1963

Reeve, E. C. R.: Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods of systematics. Proc. zool. Soc. (Ser. A) *110,* 47–80 (1940)

Roddie, B. D., R. J. G. Leakey and A. J. Berry: Salinity-temperature tolerance and osmoregulation in *Eurytemora affinis* (Poppe) (Copepoda: Calanoida) in relation to its distribution in the zooplankton of the upper reaches of the Forth estuary. J. exp. mar. Biol. Ecol. *79,* 191–211 (1984)

Schlieper, C.: Die Abhängigkeit der Atmungsintensität der Organismen von Wassergehalt und dem kolloidalen Zustand des Protoplasmas. Biol. Zbl. 87–94 (1936)

Schlieper, C.: Physiologie des Brackwassers. Binnengewässer *22,* 277–348 (1958)

Schlieper, C. und R. Kowalski: Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionen-Wirkungen im Brackwasser. Kieler Meeresforsch. *12,* 154–165 (1956)

Steele, J. H. and M. M. Mullin: Zooplankton dynamics. *In:* The sea, Vol. 6. pp 857–890. Ed. by E. D. Goldberg, I. N. McCave, J. J. O'Brien and J. H. Steele. New York: John Wiley & Son 1977

Vernberg, W. B. and F. J. Vernberg: Environmental physiology of marine animals, 346 pp. Berlin–Heidelberg–New York: Springer-Verlag 1972

Vidal, J.: Physioecology of zooplankton. III. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus.* Mar. Biol. *56,* 195–202 (1980)

Date of final manuscript acceptance: June 27, 1986.
Communicated by J. M. Pérès, Marseille