

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

III. Reproduction

R. Gaudy¹ et M. Pagano²



Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B* 19853 Ex: -1

¹ Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy; Case 901, F-13288 Marseille Cédex 9, France

² Centre de Recherches Océanographiques; B.P. V18, Abidjan, Côte d'Ivoire

Abstract

Biology of a copepod of the temporary lakes of the French Mediterranean littoral: Eurytemora velox. III. Reproduction

The reproduction of *Eurytemora velox*, a brackish copepod from temporary lakes of the south of France, was studied in winter and spring 1978, under various temperature and salinity conditions, using *Chlorella* sp. and *Amphidinium* sp. as food. Maximum numbers of successive eggs sacs (9), eggs per sac (39.3) and total egg production per female (311) were recorded for the winter generation, only 4.8, 34.8 and 109, respectively, for the spring generation. In contrast, the number of eggs per female per day was highest (11.3) in the spring generation, which displayed a more rapid reproductive cycle. Despite strong individual variations in the rhythm of egg sac production and in abundance of eggs per sac, egg production was generally higher during the first third of adult life, attaining a maximum after production of the second or the third egg sac. The continuous presence of the males was necessary to assure complete fertilization of eggs throughout the whole life of adult females. Hatching rate displayed high individual variability, in particular for the spring generation, which had lower average hatching rates (between 0 and 26%, depending on salinity or temperature) than the winter generation (14 to 64%). These differences may be related to the ability of *E. velox* to produce resting eggs during spring, allowing the species to maintain itself in a temporary water milieu. Temperature significantly affected longevity and daily egg production of females; presence or absence of males did not affect these parameters. An increase in salinity from 20 to 30‰ reduced longevity, number of egg sacs, and daily egg production in the winter generation, but not in the spring generation. The specific daily production of females during their adult life was calculated from the egg production:biomass ratio of females, in carbon units. In the winter generation, this ratio increased between 10° and 15°C compared to ratios

between 15° and 20°C; the opposite was observed for the spring generation. The seasonal differences in the effects of temperature and salinity on reproduction could indicate an adaptation mechanism to the strongly thermal and haline seasonal fluctuations which characterize the habitat of *E. velox* (brackish waters, drying-up in summer). Larval mortality was high, except at 20‰ S for the spring generation. The sex-ratio of the offspring was unaffected by variations in breeding conditions. Hatching time and development time of larvae could be described by two Bělehrádek equations displaying close b and (α) coefficients. We calculated the energy balance of adult females from data obtained in a previous study on feeding and respiration in *E. velox*, and this is discussed in context with the egg production results. Net growth efficiency varied with algal concentration according to an asymptotic curve, reaching a maximum of 0.43 with *Tetraselmis maculata* as food or 0.53 with *Amphidinium* sp. Actual egg production rate obtained in the present study was in good agreement with that calculated by the difference between assimilated food and respiration expenses.

Introduction

Le copépode *Eurytemora velox* peut constituer des populations denses dans les mares à salinité variable du littoral du sud de la France (Pagano, 1981). Son aptitude à utiliser efficacement les riches conditions trophiques de son milieu a été appréciée dans un précédent travail (Pagano et Gaudy, 1986 a). Les variations de son métabolisme respiratoire et excrétoire en fonction des facteurs température, salinité et quantité de nourriture ont également été étudiées (Pagano et Gaudy, 1986 b).

Cette espèce parvient à se maintenir dans son milieu par la formation d'oeufs de repos qui lui permettent de résister à l'assèchement estival (Champeau, 1970). Après la remise en eau, en automne, une à trois générations (selon les mares étudiées) se succèdent jusqu'en fin de printemps, dans des eaux où la température varie entre

10° et 21 °C et la salinité entre 20 et 50‰ au cours de cette période (Pagano, 1981).

Nous abordons dans ce travail l'étude de la ponte sous ces différentes conditions de milieu. L'effet de la température est également analysé au niveau du développement embryonnaire et larvaire. Enfin, grâce aux résultats de fertilité et aux données obtenues antérieurement sur la nutrition et le métabolisme respiratoire, nous évaluons la production spécifique et le bilan d'énergie des femelles adultes en termes de carbone.

Matériel et méthodes

Nous nous sommes inspirés de la méthode d'élevage employée par Gaudy et Guerin (1977) chez *Tisbe holothuriae*. La destinée et la descendance de femelles d'*Eurytemora velox* isolées dès leur arrivée à maturité sont suivies par des observations quotidiennes. Après chaque ponte (largage d'un sac ovigère), la femelle est transférée dans un nouveau récipient tandis que ses descendants demeurés en place sont observés et dénombrés quand ils arrivent à l'état adulte. Cette méthode permet ainsi d'estimer (1) la longévité des femelles mères, (2) l'abondance et le rythme de la production d'oeufs (nombre de sacs ovigères, nombre d'oeufs par sac...), (3) le taux d'éclosion et de mortalité larvaire, (4) l'abondance et le sex-ratio de la descendance, enfin, (5) les durées de développement embryonnaire et larvaire.

Les copépodes utilisés pour cette étude proviennent de mares à salinité variable situées au voisinage de l'étang de Thau, près de Sète.

Après la pêche (cf. Pagano et Gaudy 1986 a), dès le retour au laboratoire, des copépodites femelles (C4, C5) sont triés et placés par lots de 20 à 30 dans des cristallisoirs de deux litres en attendant leur maturité (apparition du premier sac ovigère). Les femelles sont alors isolées et mises en compagnie de mâles dans des coupelles de 50 ml. Les couples ainsi constitués sont placés à différentes températures dans des bains thermostatés. Le milieu d'incubation est constitué d'un mélange d'eau de mer filtrée et d'eau douce, ajusté à la salinité expérimentale voulue. Une suspension algale constituée de *Chlorella* sp. ou du mélange à part égale de *Chlorella* sp. et d'*Amphidinium* sp. est ajoutée en excès dans chaque coupelle, la concentration ainsi obtenue oscillant entre 3 et 10 mg C l⁻¹. Les coupelles contenant les femelles mères sont examinées tous les jours à la loupe binoculaire de manière à contrôler l'apparition puis le largage des sacs ovigères. Les comptages d'oeufs sont le plus souvent effectués après l'éclosion, qui s'échelonne sur plusieurs heures et peut commencer alors que la femelle porte encore son sac. En effet les enveloppes vides se conservent bien et il n'y a pas de risque à les manipuler comme c'est le cas pour les oeufs non éclos. Les coupelles contenant les descendants sont examinées tous les un ou deux jours afin de juger de l'état des larves et guetter l'apparition des copépodites puis des adultes. Après chaque observation, les détritiques et les cadavres sont retirés des

coupelles et le milieu nutritif est partiellement renouvelé. En fin d'expérience, les femelles sont mesurées. Les poids individuels sont déduits d'une relation longueur céphalothoracique (*Lc*)—poids sec (*PS*) établie précédemment:

$$PS = 13,21 Lc^{3,54}; n = 22; r^2 = 0,95,$$

et convertis en carbone en multipliant par le rapport *C:PS* = 0,465 prédéterminé sur les mêmes échantillons. La biomasse des oeufs a été estimée sur deux échantillons de 10 000 oeufs environ placés dans des petites nacelles d'aluminium par pesée (poids sec après dessiccation à 60 °C) à l'électrobalance Mettler et par dosage de carbone et d'azote (autoanalyseur CHN Perkin Elmer modèle 240).

Deux expériences ont été réalisées à partir de femelles directement issues du milieu naturel: femelles de la génération d'hiver (Expérience 1, à partir du 23 janvier 1978) et femelles de la génération de printemps (Expérience 2 à partir du 18 mai 1978).

Dans ces expériences, nous avons fait varier la température (10°, 15°, 20 °C) et la salinité (à partir de la salinité initiale du milieu en créant expérimentalement une hypo- ou une hypersalinité), sans acclimation préalable des femelles initiales.

Pour évaluer l'importance de la présence du mâle sur la fertilité globale des femelles, au cours de l'Expérience 1, pour chaque condition expérimentale de température-salinité, dans la moitié des coupelles les mâles ont été retirés après la première ponte, alors que dans l'autre moitié, ils ont été gardés et renouvelés en cas de mort.

Résultats

Production d'oeufs et de nauplii

Les résultats individuels par *Eurytemora velox* de l'Expérience 1 (génération d'hiver) sont illustrés dans la Fig. 1 et les résultats moyens de deux expériences sont présentés dans le Tableau 1.

Rythmes individuels de ponte

Les femelles à partir de leur maturité émettent généralement plusieurs sacs ovigères successifs (Fig. 1). Le rythme et l'abondance de ces pontes sont très variables selon les individus et les conditions expérimentales. A l'échelle individuelle, la plupart du temps, il semble que ce soit dans le premier tiers de vie adulte et à partir du 2ème ou 3ème sac que les pontes sont les plus abondantes et les plus rapprochées. En fin de vie, les sacs sont plus espacés et contiennent peu d'oeufs, et il y a souvent arrêt total de ponte quelques jours avant la mort.

Taux d'éclosion

Au cours de l'Expérience 1, nous avons testé l'influence de la présence du mâle sur les paramètres de la fécondité. Lorsque les mâles sont enlevés après le premier sac, la

Tableau 1. *Eurytemora velox*. Effet de la salinité et de la température sur la longévité des femelles, leur activité de ponte et la destinée des oeufs pondus. Valeurs isolées ou moyennes \pm erreur standard de la moyenne (Sm) ($n=5$); -: non calculable

	Expt 1: génération d'hiver				Expt 2: génération de printemps								
	20‰S			30‰S	10‰S			20‰ S			30‰ S		
	10°C	15°C	20°C	20°C	10°C	15°C	20°C	10°C	15°C	20°C	10°C	15°C	20°C
Longévité adulte (jours)	60,0 \pm 10,1 84,8 \pm 5,2 ^a	46,2 \pm 7,7 36,8 \pm 10,2 ^a	27,0 \pm 3,6 30,8 \pm 3,5 ^a	21,6 \pm 3,3	4,8 \pm 2,5	1,0	1,3	18,8 \pm 3,0	7,9 \pm 0,9	5,2 \pm 0,6	13,0 \pm 3,3	10,2 \pm 0,7	3,6 \pm 0,5
No. sacs φ^{-1}	8,4 \pm 1,2 8,8 \pm 1,0 ^a	9,0 \pm 1,8 5,6 \pm 1,5 ^a	6,3 \pm 3,3 4,8 \pm 1,8 ^a	3,0 \pm 1,5	1,0 \pm 1,1	0	0	4,8 \pm 1,7	2,2 \pm 0,8	1,6 \pm 0,5	2,8 \pm 1,1	3,0 \pm 0,3	1,2 \pm 0,4
No. oeufs sac ⁻¹	34,7 \pm 6,8 43,1 \pm 3,1 ^a	34,3 \pm 3,8 39,3 \pm 6,6 ^a	33,4 \pm 2,9 49,9 \pm 10,5 ^a	39,3 \pm 6,2	11,2 \pm 1,1	-	-	22,5 \pm 1,1	23,3 \pm 3,3	34,8 \pm 3,3	26,1 \pm 3,6	23,6 \pm 1,1	29,0 \pm 7,1
No. oeufs φ^{-1}	262 \pm 40 374 \pm 40 ^a	311 \pm 82 261 \pm 89 ^a	208 \pm 37 204 \pm 82 ^a	113 \pm 53	12 \pm 9	-	-	109 \pm 27	48 \pm 17	59 \pm 10	69 \pm 29	71 \pm 9	30 \pm 8
No. oeufs φ^{-1} jour ⁻¹	4,4 \pm 1,0 4,4 \pm 0,4 ^a	6,2 \pm 0,8 6,1 \pm 1,0 ^a	7,6 \pm 0,8 5,8 \pm 1,9 ^a	4,7 \pm 1,6	1,6 \pm 0,9	-	-	5,7 \pm 0,9	6,9 \pm 1,2	11,3 \pm 1,8	6,0 \pm 0,6	7,1 \pm 1,1	9,7 \pm 1,3
% éclosion	40,3 \pm 13,6	63,7 \pm 13,3	14,0 \pm 9,3	41,8 ^b	0	-	-	20,0 \pm 20	0	16,4 \pm 12,3	0	26,5 \pm 16,3	6,9 \pm 6,2
% mortalité larvaire	96,1	91,0	97,2	98,0	-	-	-	13,3	-	48,6	-	94,2	82,3
Sex ratio descendance (No. φ /No. adultes)	0,52	0,38	0,46	0,33	-	-	-	0,57	-	0,41	-	0,40	0,50

^a Mâle enlevé après l'apparition du premier sac^b Moyenne de deux valeurs seulement

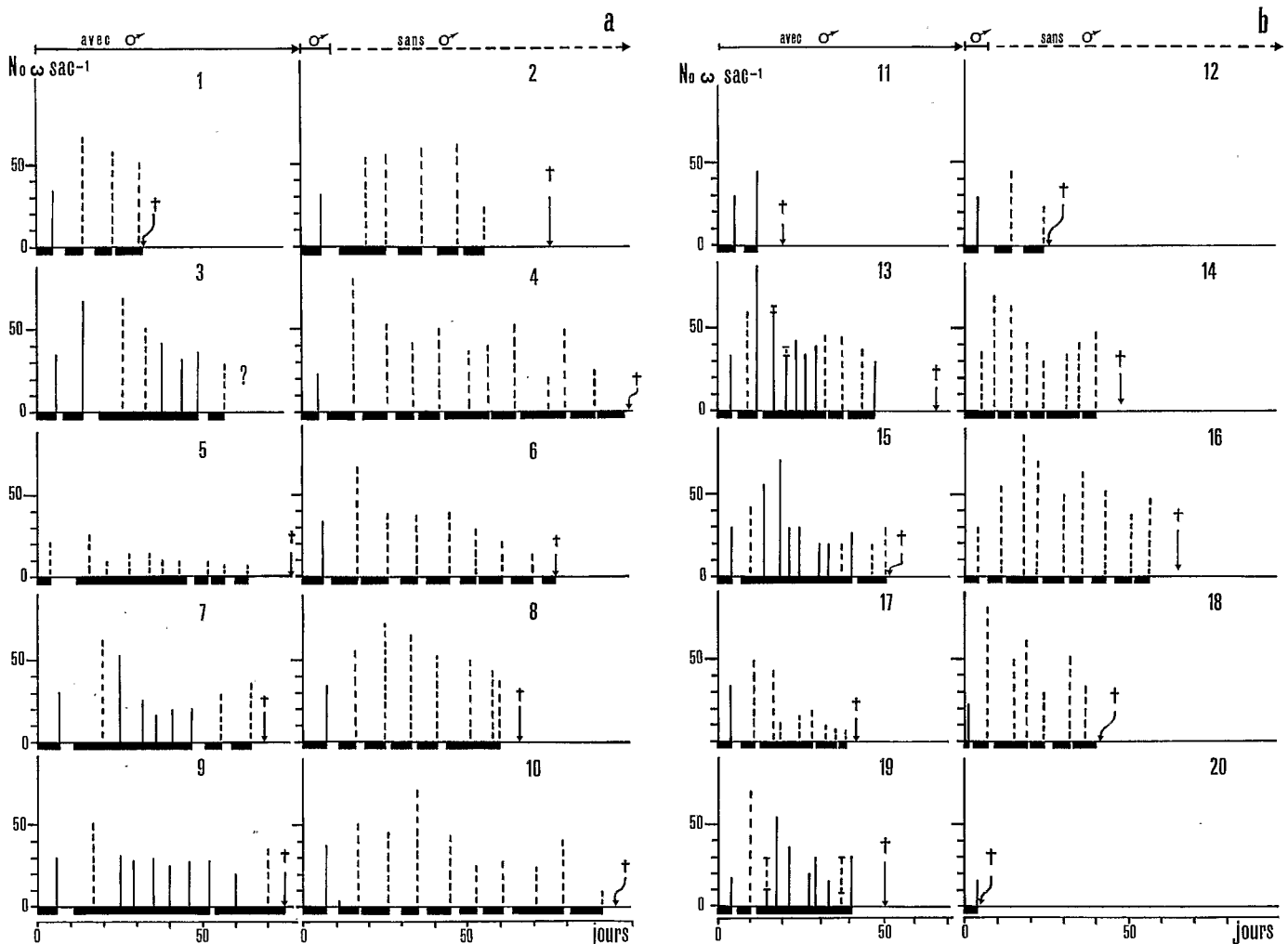


Fig. 1. *Eurytemora velox*. Rhythmes individuels de ponte au cours de la vie adulte de 30 femelles (génération d'hiver). Les traits gras horizontaux sous l'abscisse représentent le temps de présence des sacs ovigères. Les verticaux indiquent le nombre d'oeufs par sac, avec (trait continu) ou sans (trait discontinu) éclosion. Salinité 20‰; température: (a) 10°C, (b) 15°C, (c) 20°C

femelle continue à produire des sacs ovigères, mais plus aucun oeuf n'écloît (Fig. 1, à droite). Par contre, il peut y avoir production d'oeufs fertiles tout au long de la vie chez les femelles demeurant constamment en présence des mâles (Fig. 1, à gauche). Ainsi, l'éclosion des oeufs est étroitement liée à la réussite des accouplements entre chaque émission de sac ovigère, et il apparaît qu'un seul accouplement en début de vie adulte n'est pas suffisant pour assurer la fécondation de tous les sacs ovigères. La réfécundation est donc strictement obligatoire chez *Eurytemora velox*.

Chez les femelles toujours accompagnées de mâles, dans les différentes conditions expérimentales étudiées, il existe une forte variabilité individuelle des pourcentages d'éclosion (cf. Tableau 1). Ceci est vraisemblablement lié à la fertilité intrinsèque des mâles et des femelles utilisés. Nous avons en effet observé des femelles pourtant régulièrement réfécundées (portant des spermatophores) qui ne produisaient aucun oeuf fécond. A cause de cette forte variabilité individuelle, il n'a pas été possible de mettre en évidence une action significative (ANOVA ou

test *t* de Student) de la température ou de la salinité sur les taux d'éclosion. Cependant, il apparaît que, pour les différentes conditions expérimentales, les pourcentages d'éclosion les plus élevés ont été obtenus chez les femelles de la génération d'hiver (Expérience 1): 14 à 64% contre 0 à 26% et une plus grosse variabilité individuelle chez les femelles de printemps (Expérience 2) (Tableau 1).

Influence de la présence des mâles, de la température et de la salinité sur la production d'oeufs

L'influence de la présence du mâle a été testée parallèlement à celle de la température par une analyse de variance à deux facteurs (Tableau 2). La température a une action significative sur la durée de vie et sur la production journalière de femelles; par contre, la présence du mâle n'a aucune action sur les différents paramètres considérés.

Les influences de la température et de la salinité ont été testées pour les deux séries expérimentales par des

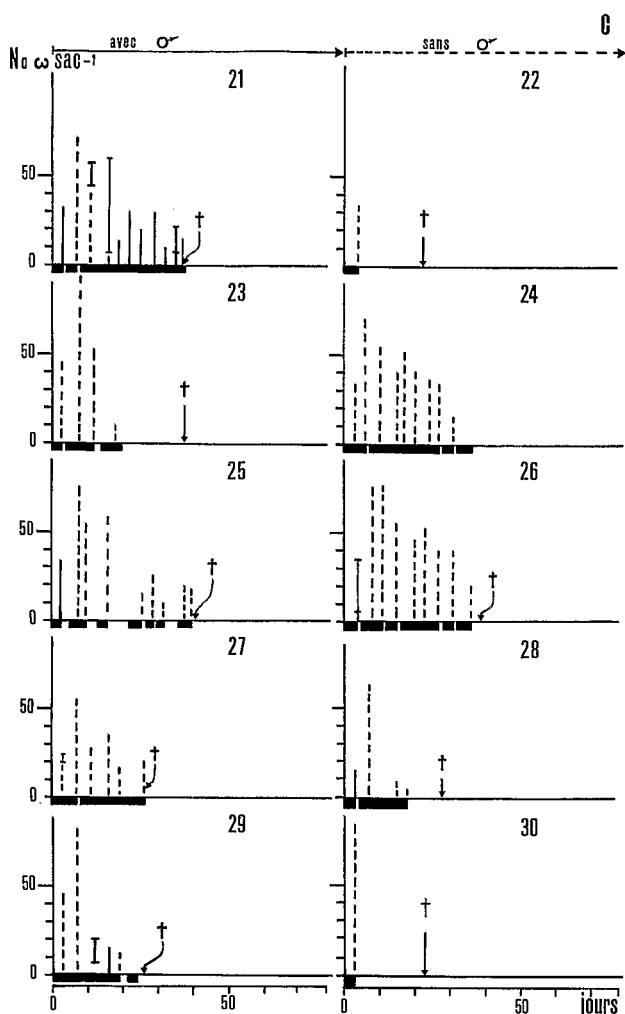


Fig. 1c

analyses de variance à une ou deux entrées (Tableau 3). Pour l'Expérience 1 les résultats concordent avec ceux de l'analyse précédente (Tableau 2) et font apparaître une diminution de la durée de vie ainsi qu'une augmentation de la production journalière significatives lorsque la température augmente entre 10° et 20 °C, alors que le nombre d'oeufs par sac et le nombre de sacs par femelle ne semblent pas être affectés par ce facteur.

Tableau 2. *Eurytemora velox*. ANOVA: influence de la température (T) et de la présence du mâle (δ) sur les paramètres de fertilité pour l'Expérience 1 (hiver). SCE: somme des carrés des écarts

	Source de variation								Test F		
	T		δ		Interaction		Résidu		$F(T)$	$F(\delta)$	F
	ν	SCE	ν	SCE	ν	SCE	ν	SCE			(interaction)
Longévité adulte	2	9 980,47	1	192,53	2	1 358,07	24	6 354,80	18,85**	0,73 ^{NS}	2,56 ^{NS}
No. sacs femelle^{-1}	2	48,87	1	14,70	2	16,20	24	272,40	2,15 ^{NS}	1,30 ^{NS}	0,71 ^{NS}
No. oeufs sac^{-1}	2	67,90	1	543,58	2	31,83	24	4 690,20	0,17 ^{NS}	2,78*	0,08 ^{NS}
No. oeufs $\text{femelle}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	2	28,88	1	1,83	2	5,02	24	131,24	2,64*	0,33 ^{NS}	0,46 ^{NS}

* Significatif à $p \leq 0,05$; ** significatif à $p \leq 0,01$

Pour l'Expérience 2, l'action de la température sur la durée de vie apparaît également très nettement, et il s'y ajoute une action significative (au seuil de risque de 5%) sur le nombre de sacs par femelle et le nombre d'oeufs par sac qui traduit une diminution du nombre de sacs et une augmentation du nombre d'oeufs par sac entre 10° et 20 °C (chez les individus à 20‰ S) ou entre 15° et 20 °C (individus à 30‰ S), d'après le Tableau 1. En conséquence, l'action de la température sur la production journalière apparaît de façon plus nette que pour l'Expérience 1.

L'action de la salinité se traduit dans l'Expérience 1 (comparaison de lots de femelles à 20 et 30‰ S, température de 20 °C) par des diminutions significatives (test t de Student) de la durée de vie, du nombre de sacs et de la production journalière lorsque l'on passe de 20‰ (salinité d'acclimation) à 30‰ (salinité expérimentale: Tableau 1). Dans l'Expérience 2 une augmentation identique de la salinité par rapport à la salinité d'acclimation (passage de 20 à 30‰) ne semble pas avoir eu d'influence sur la production d'oeufs (Tableau 3). Par contre, dans cette même expérience, une diminution de salinité (de 20 à 10‰) a considérablement perturbé les femelles qui présentent une mortalité précoce, et une très faible production, conséquences d'un probable effet de stress (Tableau 1).

Taux de production chez les femelles adultes

Chez les femelles adultes, l'essentiel de la production de matière consiste en la ponte, le grossissement des individus, limité à la formation de réserves lipidiques dans des conditions de milieu particulières, étant généralement négligeable.

Nous pouvons donc estimer le taux de production spécifique (P:B) des femelles à partir des résultats de la ponte sous les différentes conditions expérimentales, en tenant compte de la biomasse des oeufs et des femelles en termes de poids sec (PS) ou de poids de carbone (C).

Les femelles de l'Expérience 1 (hiver) mesurent en moyenne $1\,306 \pm 29 \mu\text{m}$ individu^{-1} et celles de l'Expérience 2 (printemps), $1\,167 \pm 12 \mu\text{m}$ individu^{-1} . D'après la relation longueur-poids et le rapports $C:PS$ préétabli (cf. «Matériel et méthodes»), cela correspond à $32,2 \mu\text{g } PS$,

Tableau 3. *Eurytemora velox*. ANOVA: influence de la température (T) et de la salinité (S) sur les paramètres de fertilité. Action de T pour l'Expérience 1 (hiver; $T=10^\circ, 15^\circ$ et 20°C ; $S=20\text{‰}$) et de T et S pour l'Expérience 2 (printemps; $T=10^\circ, 15^\circ$ et 20°C ; $S=20$ et 30‰). - : non calculable

	Source de variation						Test F				
	T		S		Interaction		Résidu		$F(T)$	$F(S)$	F
	ν	SCE	ν	SCE	ν	SCE	ν	SCE			(interaction)
Expérience 1											
Longévité adulte	2	10 483,80	-	-	-	-	29	8 181,17	18,58**	-	-
No. sacs ♀^{-1}	2	48,03	-	-	-	-	29	317,47	2,19 ^{NS}	-	-
No. oeufs sac^{-1}	2	17,45	-	-	-	-	29	5 643,25	0,04 ^{NS}	-	-
No. oeufs $\text{♀}^{-1}\text{jour}^{-1}$	2	27,73	-	-	-	-	29	144,41	2,78*	-	-
Expérience 2											
Longévité adulte	2	670,07	1	20,83	2	84,07	24	522,40	15,39**	0,96 ^{NS}	1,93 ^{NS}
No. sacs ♀^{-1}	2	28,80	1	2,13	2	9,87	24	68,40	5,05*	0,75 ^{NS}	1,73 ^{NS}
No. oeufs sac^{-1}	2	544,56	1	12,67	2	171,11	24	1 301,56	5,02*	0,23 ^{NS}	1,58 ^{NS}
No. oeufs $\text{♀}^{-1}\text{jour}^{-1}$	2	179,29	1	4,10	2	19,95	24	180,55	11,916**	0,54 ^{NS}	1,33 ^{NS}

* Significatif à $p \leq 0,05$; ** significatif à $p \leq 0,01$

ou $15 \mu\text{g C individu}^{-1}$ pour la génération d'hiver et à $22,1 \mu\text{g PS}$, ou $10,3 \mu\text{g C individu}^{-1}$ pour la génération de printemps. La biomasse des oeufs (diamètre moyen $108 \mu\text{m}$) a été estimée à $0,240 \mu\text{g PS}$, et $0,135 \mu\text{g C oeuf}^{-1}$ (moyenne sur deux lots). Les variations des taux de production spécifique journalière (P:B) ainsi calculés, en fonction de la température, sont représentées sur la Fig. 2.

Pour la génération d'hiver, les taux augmentent entre 10° et 15°C ($Q_{10}=2,29$) et ont tendance à se stabiliser entre 15° et 20°C ($Q_{10}=1,20$). Par contre, pour la génération de printemps, les Q_{10} sont au contraire plus élevés entre 15° et 20°C ($2,90$) qu'entre 10° et 15°C ($1,13$). Aux différentes températures, les taux de production sont plus élevés pour la génération de printemps (maximum de $0,155$ au lieu de $0,07$ à 20°C : Fig. 2). En effet, bien que les femelles de cette dernière aient une production globale d'oeufs inférieure (moins de sacs et moins d'oeufs par sac), leur production journalière est par contre plus élevée du fait de leur cycle vital plus rapide (plus grande fréquence d'apparition des sacs et durée de vie plus courte Tableau 1).

Mortalité larvaire et sex ratio de la descendance

Les taux de mortalité larvaire sont très élevés pour la première expérience (91 à 98%) et à 30‰ S pour la deuxième expérience (82 et 94%) (Tableau 2); ils sont par contre assez faible pour cette expérience à la salinité de 20‰ , et plus particulièrement à 10°C . Nos observations montrent que cette mortalité s'exerce essentiellement aux dépens des nauplii qui semblent représenter la phase critique du développement.

Le sex ratio, quoique relativement variable compte tenu du faible nombre d'adultes obtenus en élevage, reste toujours voisin de $0,5$ quelles que soient les conditions de température et de salinité.

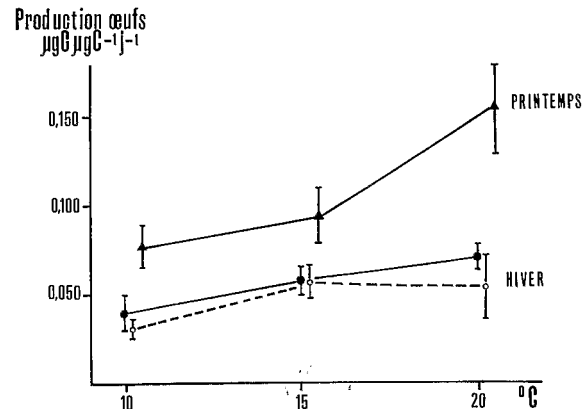


Fig. 2. *Eurytemora velox*. Productivité spécifique journalière (d'après la ponte) en fonction de la température, à la salinité de 20‰ . ▲ : génération de printemps avec mâles; ● : génération d'hiver avec mâles; ○ : génération d'hiver sans mâles. Moyennes \pm Sm

Durée du développement embryonnaire et larvaire

Nous avons observé le développement des oeufs et des larves au cours des deux séries d'expériences réalisées. Le développement embryonnaire (De) correspond au temps séparant l'apparition du sac ovigère et le temps moyen d'éclosion de l'oeuf; chaque valeur s'applique à un même sac ovigère. Le développement larvaire (DI) est la période comprise entre le temps moyen d'éclosion des oeufs et l'apparition des adultes. Chaque valeur correspond à un même individu. Les variations de ces paramètres en fonction de la température sont indiquées sur les Figs. 3 et 4.

Pour l'Expérience 1, nous disposons des résultats obtenus aux trois températures. Nous avons pu tenter un ajustement des valeurs à une fonction de type $D = a(T - \alpha)^b$ (Bělehrádek, 1935), où T est la température et a , α , et b des constantes. Les meilleurs ajustements sont

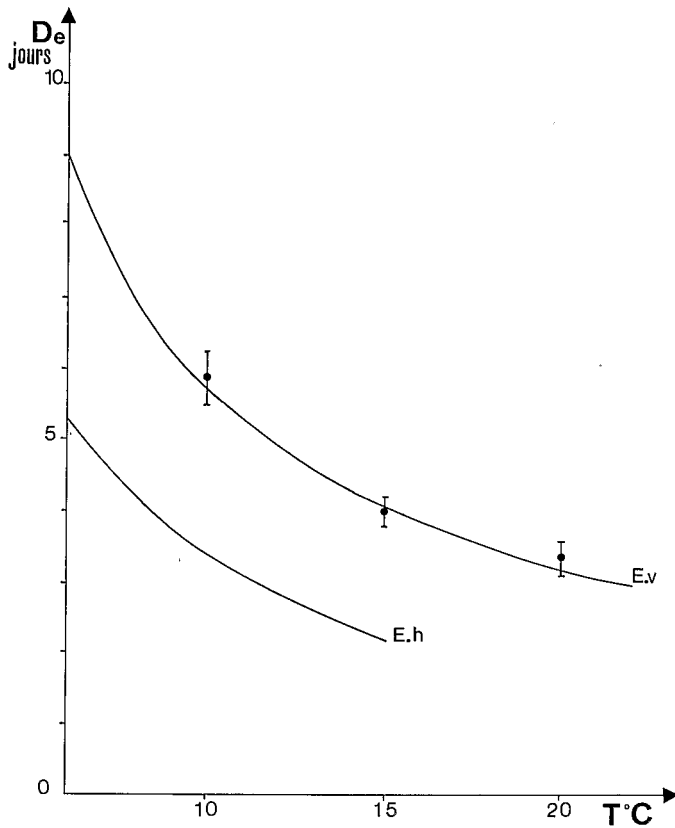


Fig. 3. *Eurytemora velox*. Relation entre la durée du développement embryonnaire (D_e) et la température (génération d'hiver de *E. velox*: Courbe E.v) et comparaison avec la courbe établie pour *E. hirundoides*, d'après McLaren *et al.*, 1969 (Courbe E.h)

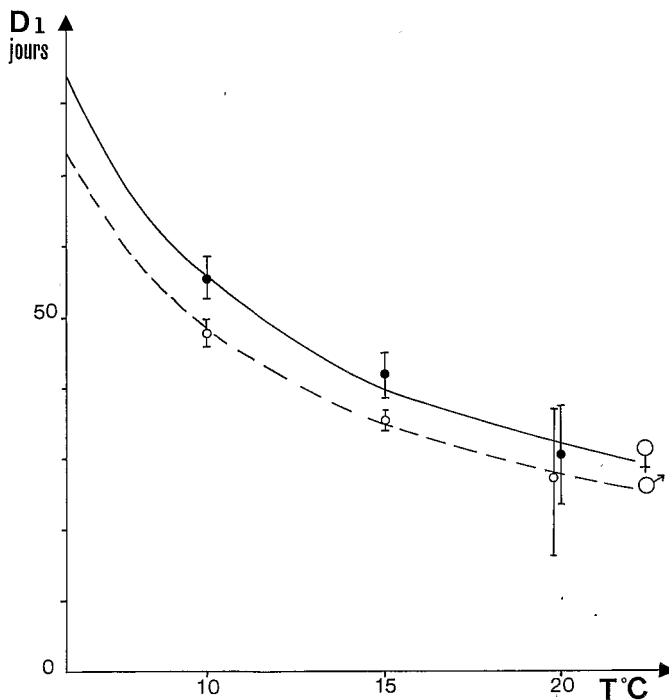


Fig. 4. *Eurytemora velox*. Relation entre la durée du développement larvaire (D_l) et la température (génération d'hiver)

donnés par les équations (D_e et D_l en jours, T en °C):

$$D_e = 36,89 (T - 0,5)^{-0,825} \text{ (développement embryonnaire),}$$

$$D_l = 3111,01 T^{-0,807} \text{ (développement larvaire des mâles),}$$

$$D_l = 355,27 T^{-0,8} \text{ (développement larvaire des femelles)}$$

La vitesse de développement embryonnaire ou larvaire varie donc en raison inverse de la température. Cependant, le développement des femelles est plus long que celui des mâles aux différentes températures, en raison probablement de leur taille adulte très supérieure.

Bilan d'énergie chez les femelles adultes en fonction de la concentration de nourriture

Nous avons utilisé l'équation $I_a = I \cdot A = R + P$ (où I_a = ration assimilée; I = ration ingérée; R = respiration, P = production et A = pourcentage d'assimilation), ces différents paramètres étant établis en termes de carbone. Pour la respiration nous avons admis un quotient respiratoire (RQ) de 1, correspondant à un métabolisme à dominante glucidique (alimentation à partir de cellules algales).

Les bilans ont été calculés à partir de données expérimentales sur la nutrition et le métabolisme obtenues précédemment (Pagano et Gaudy, 1986 a, b), notre but étant de comparer le taux potentiel de production d'œufs d'après le bilan et celui effectivement obtenu dans nos élevages. Pour évaluer I , nous avons utilisé les relations établies en pourcent de carbone corporel chez les femelles adultes en fonction de la concentration C , en mg C l^{-1} (Pagano et Gaudy, 1986 a). Exprimées en $\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ C jour}^{-1}$, ces relations deviennent:

$$I = 0,0423 C + 0,0517 \text{ pour } \textit{Amphidinium} \text{ sp. et}$$

$$I = \frac{2,08 (C - 0,275)}{(1,375 + C)} \text{ pour } \textit{Tetraselmis maculata}$$

(moyenne des Expériences G_5 et G_6 : Pagano et Gaudy, 1986 a). Le taux d'assimilation A a été estimé d'après la Fig. 6 du même travail à 90% (valeur moyenne entre *Chlorella* sp. et *Amphidinium* sp.) et à 70% pour *T. maculata*. La valeur de R est déduite de la relation respiration-ingestion établie pour *T. maculata* d'après Pagano et Gaudy (1986 b):

$$R = 0,174 + 0,652 I$$

$$(R \text{ en } \mu\text{l } \mu\text{g}^{-1} \text{ C jour}^{-1}; I \text{ en } \mu\text{g C jour}^{-1}),$$

$$\text{ou: } R = 0,093 + 0,349 I \text{ (} R \text{ en } \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ C jour}^{-1}\text{).}$$

On supposera que les dépenses métaboliques varient de la même façon avec *Amphidinium* sp.

Ainsi les taux de production (P) et le rendement net de production (K_2) varient en fonction de la concentration du milieu trophique (C) selon les équations:

avec *Amphidinium* sp.

$$P = 0,0233 C - 0,0645$$

$$K_2 = \frac{0,0233 C - 0,0645}{0,0381 C + 0,0465}$$

avec *Tetraselmis maculata*

$$P = \frac{0,636 C - 0,368}{1,375 + C}$$

$$K_2 = \frac{0,636 C - 0,368}{1,455 C - 0,400}$$

Les variations de I_a , de R , de P et de K_2 en fonction de la concentration de nourriture pour les deux algues considérées sont rapportées sur la Fig. 5, sur laquelle nous avons également figuré, sous la forme d'un cadre, les limites minimales et maximales de la production d'oeufs (en termes de carbone par carbone corporel), telle qu'elle

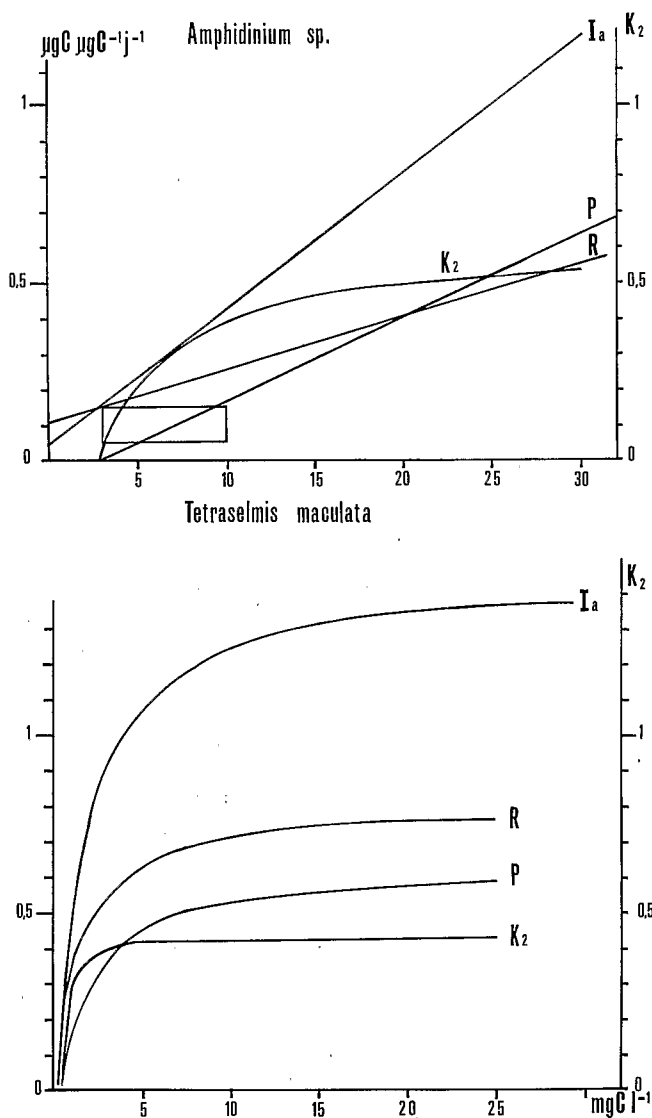


Fig. 5. *Eurytemora velox*. Relation entre la ration assimilée (I_a), la respiration (R), la production d'oeufs (P), le rendement net de croissance (K_2) et la concentration de nourriture. Le cadre représente l'enveloppe des valeurs de ponte obtenues en élevage avec une nourriture à base de *Chlorella* sp. + *Amphidinium* sp. (cf. «Résultats - Bilan d'énergie chez les femelles adultes en fonction de la concentration de nourriture»)

a été observée dans nos expériences de ponte avec une nourriture à *Chlorella* sp. + *Amphidinium* sp. Dans la gamme des concentrations de nourriture utilisées pour ces élevages, les valeurs obtenues sont du même ordre de grandeur que celles déduites de la relation $I_a = R + P$ avec une nourriture à *Amphidinium* (Ligne P , Fig. 5). Il semble donc que le modèle établi décrit assez bien la situation observée, tout au moins dans la gamme de concentrations des expériences de ponte, et ce, malgré les différentes causes d'incertitude d'ordre expérimental ou théorique inhérentes à ce type d'approche.

D'après les modèles, il est possible d'estimer des concentrations optimales d'élevage pour les femelles adultes, qui leur permettent d'utiliser le plus efficacement possible les ressources trophiques disponibles, soit environ 10 mg C l⁻¹ avec *Amphidinium* sp. et 3 mg C l⁻¹ avec *Tetraselmis maculata*. Au delà de ces valeurs, l'augmentation du rendement en fonction de la concentration est négligeable par rapport à la biomasse supplémentaire nécessaire.

Discussion

Taux d'éclosion

Chez certains copépodes, un seul accouplement assure aux femelles une quantité de spermatozoïdes suffisante pour féconder tous les ovules émis au cours de la période de reproduction. C'est le cas des cyclopoïdes (Whitehouse et Lewis, 1973), d'harpacticoides du genre *Tisbe* (Gaudy, observation personnelle), ou de certains calanoïdes (*Calanus finmarchicus*: Marshall et Orr, 1962). Au contraire, d'autres calanoïdes doivent être refécondés une ou plusieurs fois: *Pseudodiaptomus coronatus* (Jacobs, 1961), *Acartia tonsa* (Wilson et Parrish, 1971). Nous avons vu que les femelles d'*Eurytemora velox* doivent être refécondées entre chaque sac ovigère pour qu'elles puissent produire des oeufs fertiles. Ce résultat rejoint les observations faites sur l'espèce voisine, *E. affinis* par Heinle (1970) et Katona (1975). Le processus expérimental de Katona est analogue au nôtre; en effet, après la première ponte, un lot de femelles est isolé des mâles: l'auteur observe encore quelques éclosions au deuxième sac ovigère, mais dans les pontes suivantes, plus aucun oeuf n'écloît. D'autre part, il constate que les femelles en présence des mâles produisent davantage de sacs ovigères, sur une durée de vie adulte plus longue, que les femelles isolées. Ce dernier fait diffère de ce qui est observé chez *E. velox*, chez qui la présence du mâle est sans influence sur le nombre de sacs ovigères, le nombre d'oeufs et la durée de vie adulte.

Le taux d'éclosion dépend des conditions d'élevage (température, salinité) et de la réussite de l'accouplement, mais aussi, sans doute, de la fécondité intrinsèque des adultes. En outre, nos expériences montrent une variation saisonnière des taux d'éclosion, ceux-ci étant nettement plus bas au printemps. Ceci pourrait correspondre à une augmentation de la production d'oeufs de diapause au printemps, mise en évidence par Champeau (1970).

Rythme de ponte et fertilité globale

Nos observations indiquent que la production d'oeufs est plus importante dans le premier tiers de la période de reproduction. L'affaiblissement de la production constaté par la suite pourrait résulter de l'épuisement progressif du stock d'ovocytes. On remarque que la production maximale d'oeufs ne se situe généralement qu'après l'apparition de un ou de deux sacs, phénomène constaté également chez d'autres copépodes élevés au laboratoire comme *Tisbe holothuriae* (Gaudy et Guérin, 1977), *Scottolana canadensis* (Harris, 1977) ou dans le genre *Acartia* (Parrish et Wilson, 1978; Uye, 1981).

Les résultats optimaux obtenus avec *Eurytemora velox* (température de 15 °C en hiver; 20 °C au printemps; salinité 20‰), exposés sur le Tableau 1 peuvent être comparés favorablement avec ceux relatifs à *E. affinis* obtenus à une température de 25 °C par Heinle *et al.* (1977), en ce qui concerne les nombres d'oeufs par sac (28,98) et de sacs par femelle (7,3). L'influence de la température d'élevage plus élevée résulte en un cycle vital plus rapide chez *E. affinis*, si bien que le nombre d'oeufs par femelle et par jour (18,24) est comparativement plus grand.

Effet de la température et de la salinité

La température a par ailleurs une action directe sur la fertilité des copépodes (Uye, 1981; Abou Debs et Nival, 1983). Chez *Eurytemora velox*, la ponte croît également en raison directe de la température. Cependant les variations de Q_{10} observées entre 10° et 15 °C et entre 15° et 20 °C suggèrent une régulation des taux de ponte en fonction de la température saisonnière: en hiver, les Q_{10} réduits dans la gamme des températures supérieures semblent indiquer qu'un optimum de ponte a été dépassé ou est sur le point d'être atteint alors qu'au printemps, le Q_{10} fort dans cette gamme de température suggère que l'optimum thermique se situe à un niveau plus élevé. Chez *Temora stylifera*, Abou Debs et Nival (1983) font des observations analogues: pour une même température (13 °C), les femelles d'hiver pondent plus que celles d'été.

Dans nos expériences, l'accroissement de la salinité réduit le taux de ponte des femelles d'hiver alors qu'il ne l'affecte pas chez les femelles de printemps, ces dernières étant par contre fortement «stressées» par une réduction de la salinité. Ceci pourrait traduire également un effet saisonnier allant dans le sens d'une acclimatation à l'accroissement progressif de la salinité des mares au printemps, tel qu'il apparaît par exemple en Camargue (Pagano, 1981).

L'équation du développement embryonnaire en fonction de la température, établie pour les femelles d'hiver d'*Eurytemora velox*: $De = 36,9 (T - 0,5)^{-0,825}$, diffère de celle établie par McLaren *et al.* (1969) pour l'espèce cogénérique *E. hirundoïdes*: $De = 1\,640 (T + 10,4)^{-2,05}$ (Fig. 3 de la présente étude). De telles différences, si l'on se réfère à l'interprétation de ces auteurs, seraient liées à une adaptation

des copépodes de différentes espèces aux températures de leurs milieux respectifs. Cette adaptation expliquerait surtout les variations des coefficients α (zero biologique) de l'équation $D = a (T - \alpha)^b$. McLaren *et al.* ont en effet établi une relation positive pratiquement linéaire entre les coefficients α de onze espèces de copépodes (dont *E. hirundoïdes*) de différents habitats et la température de leurs milieux respectifs. Le coefficient α de 0,5 trouvé pour *E. velox* correspondrait, selon cette relation (cf. McLaren *et al.*, 1969 et Fig. 3 de la présente étude) à une température d'acclimation de l'ordre de 20 °C, ce qui reflète à peu près la réalité, si l'on considère que les femelles d'hiver ont été pêchées dans une mare où la température moyenne se situait aux alentours de 13 °C, mais qu'ensuite elles ont été placées en acclimation à 19 °C pendant 4 à 5 jours avant l'expérience. On constate que pour la génération d'hiver d'*E. velox*, les valeurs b et α de l'équation de Belheradek calculées pour le développement embryonnaire ($b = -0,825$, $\alpha = +0,5$ °C) sont voisines de celles calculées pour le développement larvaire (-0,803 et 0 °C, respectivement). Cette constatation a déjà été faite pour plusieurs espèces de copépodes, et notamment pour *E. hirundoïdes*, par Corkett et McLaren (1970), pour qui, le développement embryonnaire étant connu, il est ainsi possible d'extrapoler à différentes températures les résultats acquis sur le développement larvaire à une seule température.

Bilan d'énergie

Dans l'établissement du bilan, nous n'avons pas tenu compte d'une éventuelle excrétion du carbone, faute de données personnelles et de références dans la littérature, applicables aux copépodes. Celle ci représenterait jusqu'à 30% du carbone utilisé pour la respiration chez un amphipode étudié par Dagg (1976). Vidal (1980) a adopté cette valeur dans son calcul de bilan chez *Calanus pacificus*. Cependant, si l'existence d'une excrétion carbonée est démontrée chez les copépodes, sous forme d'urée et d'acides aminés, son importance relative par rapport à l'excrétion inorganique est très controversée (Corner et Davies, 1971). L'utilisation d'un taux d'excrétion de carbone de 30% par rapport au carbone du métabolisme respiratoire conduit à abaisser les valeurs de K_2 calculées chez *Eurytemora velox* de 12% environ.

La relation entre les taux de ration ingérée, de respiration et de ponte en fonction de la concentration en carbone du milieu nutritif affecte une forme différente selon les algues employées: elle est linéaire avec *Amphidinium* sp. et asymptotique avec *Tetraselmis maculata*, ceci provenant du choix de modèle d'ingestion, une saturation s'observant avec *T. maculata* dans la gamme des concentrations utilisées (Pagano et Gaudy, 1986a). Compte tenu de la forme des courbes, il apparaît que la ponte potentielle pour les concentrations inférieures à 10 mg C l⁻¹ est nettement supérieure avec *T. maculata*, nourriture mieux ingérée que *Amphidinium* sp. Urry (1965) avait classé *Amphidinium* sp. parmi les algues non satisfaisantes pour

l'élevage de *Pseudocalanus elongatus*. Nous ne pouvons malheureusement pas vérifier ce fait par une estimation directe de la ponte, faute d'expériences de ponte avec *T. maculata*. Nassogne (1970), Gaudy (1971) et Abou Debs et Nival (1983) ont démontré que chez les copépodes la ponte dépendait beaucoup de la qualité des algues proposées. De plus, Nassogne montre qu'une algue ingérée avec une haute efficacité n'est pas forcément propice à une ponte optimale. Notre relation ration-ponte, établie avec *Amphidinium* sp. n'est donc pas forcément valable pour d'autres nourritures utilisables par *Eurytemora velox*.

Les valeurs maximales de K_2 atteignent 0,53 avec *Amphidinium* sp. et 0,43 avec *Tetraselmis maculata*. Compte tenu des taux d'assimilation (90 et 70%, respectivement), elles correspondent à des K_1 de 0,48 et de 0,30. Ces valeurs se situent parmi les plus hautes calculées chez les copépodes au cours de la phase de production d'oeufs: K_2 de 0,29 (en termes d'azote) chez *Tigriopus brevicornis* (Harris, 1973), de 0,31 (en termes de carbone) chez *Tisbe holothuriae* (Gaudy et Guérin, 1978), de 0,47 chez *Calanus pacificus* (en termes de carbone, à 8 °C et sous conditions trophiques riches: Vidal, 1980); K_1 de 0,19 à 0,34 (en termes d'azote) chez *C. helgolandicus* (Butler et al., 1969) et de 0,14 (en termes de carbone) chez *Temora longicornis* (Harris et Paffenhöfer, 1976).

Les valeurs de production spécifique et de K_2 des femelles indiquent une aptitude théorique de l'espèce à un recrutement important avec un coût d'énergie minimal. Dans la nature, *Eurytemora velox* constitue effectivement des populations denses en période hivernale, éliminant pratiquement les autres compétiteurs (Pagano, 1981). D'après nos expériences, le recrutement apparaît toutefois limité par la faiblesse des taux d'éclosion et par l'importance de la mortalité larvaire. Cette dernière traduit probablement des conditions d'élevage peu adaptées à la survie des nauplii. Par contre, la réduction des taux d'éclosion, encore plus accusée au printemps, peut s'expliquer par la formation d'un certain pourcentage d'oeufs de repos. Leur abondance dans le sédiment des mares où vit l'espèce s'accroît au fur et à mesure que l'on se rapproche de la période de dessèchement estival (Champeau, 1970). Dans ce cas, le recrutement des populations nageuses est différé de plusieurs mois. Parmi les sujets d'étude à développer sur l'écologie de l'espèce, il serait intéressant d'examiner, dans une optique démographique, les conséquences de cette phase de quiescence sur les paramètres de dynamique de population.

Littérature citée

- Abou Debs C. et P. Nival: Etude de la ponte et du développement embryonnaire en relation avec la température et la nourriture chez *Temora stylifera* Dana (Copepoda: Calanoida). J. exp. mar. Biol. Ecol. 72, 125-145 (1983)
- Bělehrádek, J.: Temperature and living matter. Protoplasma-Monogr. 8, 1-277 (1935)
- Butler, E. I., E. D. S. Corner and S. M. Marshall: On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. J. mar. biol. Ass. U.K. 49, 977-1001 (1969)
- 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 des Sciences, Université Aix-Marseille 1970
- Corkett, C. J. and I. A. McLaren: Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods. J. mar. biol. Ass. U.K. 50, 161-168 (1970)
- Corner, E. D. S. and A. G. Davies: Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. Adv. mar. Biol. 9, 101-204 (1971)
- Dagg, M. J.: Complete carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod *Calliopius laeviusculus* (Krøyer). Int. Revue ges. Hydrobiol. 61, 297-357 (1976)
- Gaudy, R.: Etude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*). Mar. Biol. 9, 65-70 (1971)
- 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)
- Gaudy, R. et J. P. Guérin: Etude expérimentale de la respiration, de la croissance, de la fécondité de *Tisbe holothuriae* (Copepode: Harpacticoida) élevé à des températures différentes. In: Physiology and behaviour of marine organisms, pp 31-38. Ed. by D. S. McLusky and A. J. Berry. Oxford, New York: Pergamon Press 1978
- Harris, R. P.: Feeding, growth, reproduction and nitrogen utilization by the harpacticoid copepod *Trigriopus brevicornis*. J. mar. biol. Ass. U.K. 53, 785-800 (1973)
- Harris, R. P.: Some aspects of the biology of the harpacticoid copepod *Scottolana canadensis* (Willey) maintained in laboratory culture. Chesapeake Sci. 18, 45-252 (1977)
- Harris, R. P. and G.-A. Paffenhöfer: The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small planktonic copepods. J. mar. biol. Ass. U.K. 56, 875-888 (1976)
- Heinle, D. R.: Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. Helgoländer wiss. Meeresunters. 20, 360-372 (1970)
- 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)
- Jacobs, J.: Laboratory cultivation of the marine copepod *Pseudodiaptomus coronatus*, Willams. Limnol. Oceanogr. 6, 443-446 (1961)
- Katona, S. K.: Copulation in the copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880). Crustaceana 28, 89-95 (1975)
- Marshall, S. M. and A. P. Orr: Food and feeding in copepods. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer 153, 92-98 (1962)
- McLaren, I. A., C. J. Corkett and E. J. Zillioux: Temperature adaptation of copepod eggs from arctic to the tropics. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 137, 486-493 (1969)
- Nassogne, A.: Influence of food organisms, on the development and culture of pelagic copepods. Helgoländer wiss. Meeresunters. 20, 333-345 (1970)
- Pagano, M.: Observations sur le cycle annuel d'*Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853), copépode calanoïde 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 a)
- Pagano, M. et R. Gaudy: Biologie d'un copépode des mares temporaires du littoral méditerranéen français: *Eurytemora velox*. II. Respiration et excréation. Mar. Biol. 93, 127-136 (1986 b)
- Parrish, K. K. and D. F. Wilson: Fecundity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) in standardized culture. Mar. Biol. 46, 65-81 (1978)

- Urry, D. L.: Observations on the relationship between food and survival of *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory. J. mar. biol. Ass. U.K. 45, 49–58 (1965)
- Uye, S. I.: Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production. J. exp. mar. Biol. Ecol. 50, 255–271 (1981)
- Vidal, J.: Physioecology of zooplankton. IV. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the net production efficiency of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 56, 203–211 (1980)
- Whitehouse, J. W. and B. G. Lewis: The effect of diet and density on development size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars, 1863 (Copepoda: Cyclopoïda). Crustaceana 25, 215–236 (1973)
- Wilson, D. F. and K. K. Parrish: Remating in a planktonic marine calanoid copepod. Mar. Biol. 9, 202–204 (1971)

Date of final manuscript acceptance: November 14, 1986.
Communicated by J. M. Pérès, Marseille

