Production et Relations Trophiques dans les Ecosystèmes marins
2e Coll. Franco-Soviétique. YALTA, 1984 - IFREMER Act. Coll. n° 5 - 1987 - p : 137-151

14

NUTRITION CHEZ DES COPEPODES EN MILIEU LAGUNAIRE MEDITERRANEEN EN FONCTION DE LA CONCENTRATION EN PARTICULES ET DE LA TEMPERATURE

R. GAUDY*, M. PAGANO**

* Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy
13288 MARSEILLE CEDEX (FRANCE)
**Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18 ABIDJAN
(COTE D'IVOIRE)

ABSTRACT - The zooplankton of an eutrophic brackish lagoon (étang de Berre), near Marseille (France) was studied during an annual cycle. It was characterized by large populations of a pelagic copepod (*Acartia tonsa*). Grazing on natural particles by this species was investigated. Adults were able to use an extended range of particle sizes, but showed selectivity for particles concentration was observed (14 µm). Temperature and particles concentration appear to modify the selectivity behavior. Juvenile stages could also catch particles of various size but did not show the same selectivity for the peak particles as adults. Daily food ration was high comparatively to open-sea copepods. It was directly related to the particles concentration, without saturation in the observed range and to the temperature, until a critical thermal value was reached. Fecal pellets and egg productive were also related to the food intake. Respiration was strongly increased during feeding activity. Taking into account several results obtained on food ration, egg production and respiration, an energy budget was calculated for two seasons. During summer, this budget was balanced, but during winter, food intake was too low to cover respiration and egg production expenditures. It is suggested that carnivorism could be a complementary way for *Acartia* to complete its energy need in nature.

INTRODUCTION

Le réseau trophique des systèmes lagunaires est généralement moins complexe que celui des régions strictement marines. En effet, la diversité spécifique y est le plus souvent faible, ce qui limite le nombre d'interactions possibles dans le réseau alimentaire. Comme ces systèmes présentent généralement une productivité biologique importante, leur étude peut être une bonne voie d'approche pour mieux comprendre les mécanismes des relations trophiques et les facteurs favorables à une optimisation de la production. Dans cette optique, l'étude de l'étang de Berre, près de Marseille, zone lagunaire fonctionnant comme un bassin de dilution (apports d'eau douce supérieurs à l'évaporation), a été abordée récemment pour analyser la structure et le fonctionnement de la communauté zooplanctonique.

Fonds Documentaire ORSTOM
010019855

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B* 19855 Ex : 1

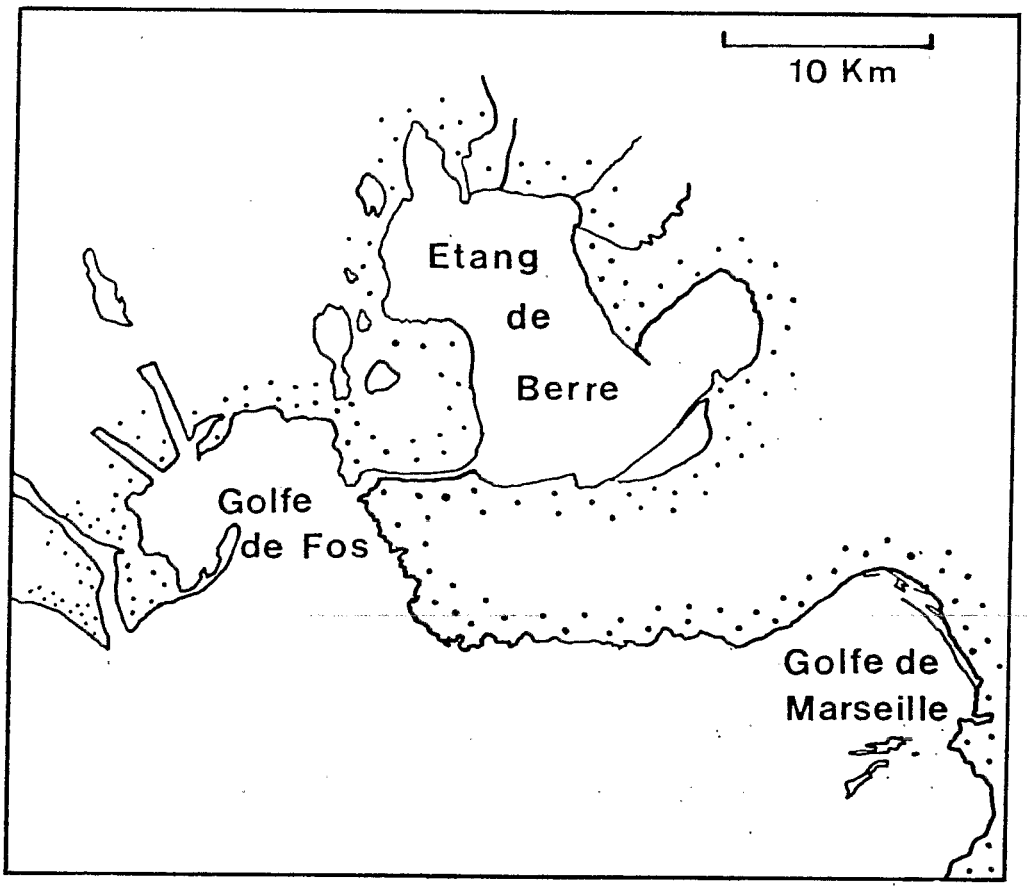

Figure 1 - Carte du site étudié.

Cette note résume les premiers résultats obtenus au cours de cette étude et concernent plus particulièrement l'aspect qualitatif et quantitatif de l'acquisition de nourriture, et son rendement d'utilisation dans le cadre du bilan d'énergie de l'espèce principale, le facteur physique considéré étant la température.

DESCRIPTION DU SITE

L'étang de Berre est un vaste bassin peu profond (6 m en moyenne) communiquant avec la mer (golfe de Fos) par un canal et alimenté en eau douce par plusieurs petites rivières, principalement par le canal de dérivation d'un affluent du Rhône (la Durance), qui s'écoule au nord de l'étang après avoir alimenté une centrale électrique (fig.1). Depuis la mise en marche de la centrale, en 1966, ce canal a provoqué un abaissement considérable de la salinité, qui était initialement de 33‰ environ et se trouve maintenant entre 10 et 16‰ en moyenne, avec parfois des baisses de salinité encore plus importantes (Minas, 1973 ; Kim, 1981).

La température présente des fluctuations annuelles plus accusées qu'en mer ouverte (5 à 25°C au cours de la période d'étude au lieu de 10 à 22°C dans les eaux côtières. La teneur en sels nutritifs est très élevée (25 $\mu g.l^{-1}$ pour N et 1 $\mu g.l^{-1}$ pour P, en moyenne), ce qui représente environ 10 fois les valeurs du golfe de Fos et 100 fois celles du golfe de Marseille. Le phytoplancton est numériquement très riche, jusqu'à 100 à 150. 10^6 $cell.l^{-1}$ (moyenne 20 à 30), et 12mg de Ch. $a.l^{-1}$. Cependant, la production primaire n'atteint pas les valeurs considérables qu'on pourrait attendre car elle est surtout limitée à la couche superficielle du fait de la turbidité importante des eaux (Minas 1973 ; Kim, 1981).

Le zooplancton est presqu'exclusivement constitué par un copépode, *Acartia tonsa*, espèce estuarienne largement distribuée dans les eaux chaudes, mais dont la présence dans l'étang de Berre correspond à sa première signalisation dans le bassin méditerranéen (Gaudy et Vinas, 1984). Parmi les autres espèces de copépodes, on ne rencontre épisodiquement que quelques copépodes calanoïdes (*Acartia clausi, A. latisetosa, Calanipeda aquaedulcis*), un cyclopoïde (*Mesocyclops sp.*) et un harpacticoïde non déterminé. Le reste du zooplancton est constitué de larves de bivalves, de polychètes et de cirripèdes ; le cladocère *Podon polyphemoides* est très rare, mais les rotifères peuvent présenter de brèves pointes d'abondance. Compte tenu de son abondance et de sa biomasse individuelle, *A. tonsa* est de loin l'élément le plus caractéristique de l'écosystème zooplanctonique et a donc été choisi comme espèce type pour l'expérimentation.

METHODES ET TECHNIQUES

Les copépodes adultes et juvéniles ont été séparés par tamisage et les specimens indésirables éliminés par pipettage.

Les particules du milieu naturel ont été utilisées comme source de nourriture, après tamisage de l'eau sur une soie de 80 µm pour éliminer les gros détritus et les animaux.

Pour l'étude de la nutrition, des flacons de 300 ml remplis d'eau du milieu ont été utilisés, certains servant de témoins, les autres contenant des lots de 100 à 200 individus. Après 24 h d'incubation à l'obscurité, dans les conditions requises de température, 1 ml de formol filtré était ajouté pour arrêter l'expérience et empêcher le développement bactérien et les flacons étaient conservés au froid de un à trois jours jusqu'à l'analyse de l'abondance et du volume des particules des différentes classes de taille. Cette analyse a été effectuée grâce à un ompteur

électronique (Counter Coulter TA II) équipé de sondes de 70 à 200 µm d'ouverture, pour recouvrir un spectre particulaire plus étendu (Loeillet, 1984).

Les données obtenues avec les canaux les plus petits (1 et 2 avec la sonde 70 µm) et les plus grands (15 et 16 avec la sonde 200 µm) ont été écartées car elles sont entachées d'erreurs dues au bruit de fond électronique (petit canaux) ou au nombre statistiquement insuffisant de particules comptées (grands canaux). Les rations alimentaires, calculées en volume, ont été obtenues par différence entre canaux correspondants des lots témoins et des lots expérimentaux.

Dans certaines expériences, la respiration des animaux a été mesurée dans des conditions de jeûne (eau filtrée) ou de nutrition . A l'issue du temps d'incubation, la teneur en oxygène des flacons était mesurée par polarographie (électrode de Clarke), et la respiration déduite par différence en considérant le nombre d'animaux et le volume des flacons.

La production d'oeufs au cours de ces expériences, ainsi que le nombre de pelotes fécales émises, ont été estimés par comptage à l'issue de plusieurs expériences et rapportés au nombre de femelles ou d'individus présents.

Pour établir les termes du bilan d'énergie, les valeurs de ration alimentaire obtenues en volume ont été converties en équivalent carbone. Dans ce but, une relation chlorophylle a - volume particulaire a d'abord été établie par mesure, dans un même échantillon, des volumes au Coulter Counter et de la chlorophylle a par fluorimétrie (Ventsch et Menzel, 1963). Nous avons trouvé la relation :

$$\text{Ch } a = 0.001502\, V - 0.0206 \quad (r = 0.978)$$

(Ch a en $\mu g l^{-1}$; V en $\mu m \,.\, l^{-1}$).

Le rapport Carbone/Ch.a n'a pas été mesuré simultanément, mais Minas (1973) trouve dans l'étang de Berre des valeurs moyennes de 100 (correspondant à la valeur donnée pr Holm Hensen, 1978) à 300. En adoptant la valeur 100, l'utilisation de 1.10 µm de seston correspond à 0,15 µg C, valeur proche de celle calculée par Smayda (1975) (0,12). Toujours à Berre, d'après les données de Kim (1981), le rapport Ch a/Volume cellulaire est de 0,00215, valeur plus élevée que la notre, mais établie à une époque différente (où l'algue caractéristique de cette étude, *Clamydomonas*, était peu abondante) et par un méthodologie différente (estimations de volumes cellulaires par mensurations au microscope). Berland *et al.* (1972) ont établi par mesure du C à l'autoanalyseur et de V au Coulter Counter une relation C/V de 0,2 µg C pour 1.10 µm pour une espèce de *Chlamydomonas* et de 0,12 et 0,35 pour *Tetraselmis* et *Heterothrix*. En définitive, considérant ces différents résultats, l'équivalent en C de 1.10 µm de seston a été choisi entre un minimum de 0,15 et un maximum de 0,22.

L'équivalent en C de la production d'oeufs a été calculé en tenant compte du poids moyen de 0,06 µg C pour les oeufs d'hiver (diamètre 80 µm) et de 0,035 µm C pour les oeufs d'été (diamètre 65 µm), obtenu par dosage à l'autoanalyseur CHN (Perkin Elmer 240) de lots d'oeufs deshydratés, le C représentant 60 % du poids sec et celui-ci 40 % du poids frais.

Les dépenses respiratoires ont été converties en équivalent C en adoptant un de 0,8 (alimentation de type mixte).

RESULTATS

1) Spectre d'utilisation de la nourriture

Le spectre particulaire du seston naturel montre presque toujours un pic pour les petits volumes et un autre, bien caractérisé, pour des volumes équivalents à des sphères de 14 à 22 µm de diamètre environ. (fig.2).

Dans les différentes expériences effectuées au cours de l'année on observe que les particules de toutes les classes de taille peuvent être utilisées par les copépodes (soit 1,5 à 72 µm de diamètre), mais que ce sont celles correspondant au pics d'abondance qui sont utilisées préférentiellement. Ce choix est démontré par le calcul des indices de sélectivité pour chaque canal qui comparent la proportion de particule dans la ration obtenue et dans la source de nourriture (fig.2, 3). Cet indice est 0 quand ces proportions sont égales (pas de choix), varie de 0 à 1 en cas de choix et de 0 à - 1 en cas de refus des particules. Il est à noter que ce choix peut être plus ou moins accusé en fonction de différents facteurs, tels que la richesse particulaire ou la température.

L'effet de l'abondance globale des particules a été testé dans une expérience où le phytoplancton naturel a été préalablement enrichi pour permettre d'obtenir, par dilutions successives, une gamme de concentrations encadrant la concentration naturelle, sans modifier la proportion des particules de différentes tailles. La figure 2 montre que le choix est plus large aux concentrations faibles et inclut notamment des particules de petit diamètre alors que, aux concentrations fortes, les copépodes exercent leur sélectivité dans une gamme de tailles plus réduite.

La température joue aussi un rôle sur la sélectivité. Après acclimatisation préalable de 24 h, les expériences réalisées à différentes températures montrent que le choix de capture s'exerce vers les particules de plus grand diamètre aux températures élevées (fig.3).

Les stades juveniles (nauplii et copépodites 1 à 3) utilisent un spectre particulaire aussi étendu que celui des adultes (fig.4). La principale différence observée chez les jeunes est l'absence de sélectivité pour le pic de 14 um de diamètre moyen, alors que des particules plus grandes peuvent être retenues sélectivement.

La nature des particules des différentes tailles n'a pas encore été déterminée systématiquement, sauf au niveau du pic de diamètre moyen (11 à 22 µm) qui correspond à une population de *Prorocentrum minimum*, toujours présente au cours de la durée de cette étude et qui semble être un élément important de la biomasse phytoplanctonique de l'Etang. Le pic de petit diamètre (1,5 à 3 µm semble correspondre à des chlorophycées de très petite taille et à des amas bactériens.

2) Ration journalière ingérée

Le volume de la ration alimentaire dépend directement de la richesse du milieu en particules jusqu'à des concentrations sestoniques très importantes. Ce résultat est obtenu expérimentalement pour une population s'alimentant à partir d'une suspension plus ou moins riche d'un seston de même composition qualitative (fig.5) et apparaît également quand on analyse les données obtenues aux différentes saisons pour une gamme de température analogue, par exemple, les températures inférieures à 17°C (fig.6). Il est bien évident qu'aux températures plus élevées des valeurs encore supérieures sont obtenues. D'après ces courbes, il ne semble pas exister de tendance marquée à un plateau d'ingestion jusqu'à des concentrations de l'ordre de 30.10 µm .ml^{-1} (soit environ 4,5 µg C.l^{-1}).

La température a un effet activateur sur la nutrition comme sur les autres fonctions physiologiques. Dans les conditions expérimentales, pour une période donnée de l'année, la courbe de ration s'élève jusqu'à un maximum pour une température définie, au delà de laquelle elle décroît (fig.7).

3) Destinée de la ration ingérée

La fraction de matière sestonique non assimilée est rejetée sous forme de féces. On observe généralement une proportionnalité directe entre ration ingérée et nombre de pelotes fécales, mais les pentes des équations de regression différent d'une expérience saisonnière à l'autre, ce qui suggère un taux d'assimilation indépendant de l'importance de la ration ingérée à partir d'une suspension particulaire donnée, mais diffèrent selon la qualité de la nourriture qui peut varier d'une expérience à l'autre en fonction de son abondance en matériel inorganique ou de la qualité du substrat organique.

L'énergie acquise par le processus d'assimilation assure les besoins métaboliques et la croissance ou la reproduction.

La respiration est augmentée de 60 % environ chez les animaux nourris par rapport aux animaux à jeûn (tableau 1). D'autre part, elle dépend directement de la température dans la gamme étudiée (10-22°C) avec un Q 10 de 2 à 3 selon les expériences.

La production de matière organique n'a été considérée dans cette note que chez les adultes. Elle se limite essentiellement à la production des produits sexuels et a été évaluée chez les femelles au niveau de la production d'oeufs. Le nombre d'oeufs pondus par jour est directement lié à l'importance de la ration (fig.8), cette dernière dépendant surtout de la richesse trophique et de la température du milieu. Dans les mêmes expériences, les courbes de ration alimentaires et de production d'oeufs en fonction de ces deux paramètres suivent donc une évolution analogue (fig.5, 7). Cependant la relation entre ration et ponte, exprimée par la droite des équations de regression, varie d'une expérience saisonnière à l'autre, en raison probablement des conditions de température, de quantité et de qualité de nourriture, et de l'âge ou de la taille des femelles.

Au cours de l'année, le taux journalier d'oeufs par femelle établi in situ varie de 1,5 à 46, avec une moyenne de 10 environ (fig.9).

Cette évolution annuelle traduit l'influence conjuguée des variations trophiques quantitatives (Ch.a) et de température. On remarque notamment que la ponte n'est importante que si elle correspond à une période où la richesse du milieu atteint une valeur minimale et où la température n'est pas trop basse.

Compte tenu d'observations d'élevage à 15°C dans des conditions de nourriture riche, une femelle pond en moyenne au cours de sa vie adulte (28 j) 170 oeufs, soit 6 oeufs par jour environ.

4) Bilan d'énergie chez les femelles adultes

A partir des calculs de ration alimentaire ingérée, des valeurs de respiration et de production d'oeufs obtenues simultanément dans quelques expériences, il a été possible de faire une estimation des rendements nets de production (K_2) (quotient Ponte/Respiration + Ponte) et du taux d'assimilation théorique (A) (Respiration + Ponte/Ration ingérée). (tableau 2).

On constate qu'en période hivernale, correspondant à des concentrations assez basses en particules, la ration alimentaire est nettement ou légèrement insuffisante pour assurer les besoins du métabolisme et de la reproduction. Les K_2 sont élevés mais traduisent probablement un état instantané du processus de production, le manque d'énergie acquise ne permettant pas sa poursuite quand les réserves de l'animal sont épuisées. En été, par contre, les rations ingérées permettent d'assurer ces besoins avec des taux d'assimilation de 53 à 99 %. Les K_2 obtenus croissent de 12 à 20°C mais diminuent au delà, du fait d'une réduction relative de la ponte par rapport à la respiration.

DISCUSSION

Le choix manifesté par les *Acartia* adultes pour les tailles de particules correspondant au pic de biomasse est conforme aux observations antérieures de différents auteurs, chez lez copépodes (en particulier, Poulet, 1974 et Richman *et al.*, 1977). La collecte de nourriture par ce copépode ne peut donc s'expliquer par une processus de filtration passive, tel celui envisagé par Nival et Nival (1976), mais suppose un mécanisme probablement complexe où pourrait intervenir la reconnaissance chimique (goût avec rejet des particules indésirables), comme le supposent Poulet et Marsot (1978). Le caractère comportemental de ce choix est indiqué également par ses modifications quand la nourriture est abondante (retrécissement du spectre d'utilisation avec accroissement de la sélectivité au niveau du pic) ou quand la température est plus élevée (choix de particules de plus grande taille). Il est à noter que les juvéniles sont capables de retenir des particules dont l'éventail de taille est aussi large que chez les adultes, conformément aux observations de Uye et Kasahara (1983) chez les copépodites de *Pseudocalanus marinus*. Ces conclusions, à notre avis ne sont, pas forcément valables pour les stades naupliens, non séparés des copépodites dans nos expériences, et représentant une biomasse assez faible dans les échantillons. Malgré cette latitude de captures, le choix des juvéniles n'est pas apparent au niveau du pic de particules plus grandes et moins nombreuses. Ceci pourrait provenir de leur incapacité à capturer les cellules mobiles des chlorophycées en pleine activité de production au niveau du pic, alors que les cellules plus grandes pourraient correspondre à des formes sénescentes, moins actives, ou à d'autres algues moins mobiles. Ces modifications du comportement trophique des adultes et des juvéniles vont dans le sens d'une optimisation du processus d'acquisition d'énergie, une ration plus abondante pouvant être obtenue avec moins de dépenses d'activité de recherche de nourriture (Poulet, 1974).

La ration ingérée peut atteindre par jour 100 à 150 % du poids de carbone des individus de la génération d'été. Ces taux sont beaucoup plus élevés que ceux obtenus chez les copépodes des zones plus strictement marine (Petipa et al., Conover, 1978), mais sont dans la norme chez les espèces vivant dans les zones eutrophes côtières ou estuariennes (Deason, 1980 ; Barthel, 1983). Ainsi, *Eurytemora affinis* peut ingérer jusqu'à 600 fois son poids de nourriture par jour avec certaines qualités d'aliments tels que les ciliés (Berk *et al.*, 1978).

L'effet de la température sur l'élévation de la ration, avec l'existence d'un maximum à une certaine température a déjà été signalée par plusieurs auteurs chez les copépodes (en particulier, Anraku, 1964 ; Deason, 1980). La température où ce maximum est observé correspond probablement à l'optimum thermique de l'espèce, et il est probable qu'elle varie saisonnièrement, mais nous ne possédons pas suffisamment de données pour vérifier ce point dans le biotope étudié, caractérisé, rappelons le, par sa grande amplitude thermique annuelle.

Bien que le taux d'assimilation soit parfois assez faible dans des conditions de nutrition riche en milieu naturel, les espèces des milieux eutrophes emmagasinent de grandes quantités d'énergie qu'elles investissent dans les dépenses respiratoires accrues et au niveau de la production secondaire. L'augmentation du taux respiratoire avec une nourriture abondante par rapport au jeûne a été observées chez plusieurs espèces de copépodes (Conover, 1956 ; Gaudy, 1974 ; Deason, 1980) mais paraît particulièrement marquée chez *Acartia tonsa*, d'après nos résultats. La proportionalité entre production d'oeufs et ration ingérée semble un phénomène classique chez les Acartiidés (Sekiguchi *et al.*, 1980 ; Uye, 1981). Cependant, dans nos conditions expérimentales, le taux journalier de production d'oeufs n'est pas considérable : sa moyenne (10 oeufs.j^{-1}) est du même ordre que celle obtenue dans le golfe de Marseille, dans des conditions trophiques beaucoup plus pauvres (Valentin, 1972), et son maximum (46 oeufs.j^{-1}) inférieur à celui obtenu chez la même espèce en culture (environ 60 oeufs, d'après Parrish et Wilson, 1978). Par contre ces oeufs sont relativement gros puisqu'ils atteignent la dimension des oeufs de *Temora stylifera*, de poids environ quatre fois supérieur. La production journalière obtenue en été est de l'ordre de 0.35 µg C. $ind.^{-1}$ soit environ 10 % du poids de C des femelles. Le maximum observé atteint 50 % de ce poids, soit des taux inférieurs à ceux rapportés par Uye (1981) chez *A. clausi* (70 %).

Les expériences hivernales montrent que la ration acquises aux basses températures, à une époque de relative pauvreté phytoplanctonique, est insuffisante pour équilibrer le métabolisme et la production d'oeufs observée. Si les réserves de l'animal peuvent assurer cette production pendant un temps de courte durée, il est probable que dans la nature l'espèce complète sa ration à partir d'un matériel de nature animale. Le caractère prédateur *d'A. tonsa* mis en présence de proies capturales a été démontré par différents auteurs (Conover, 1956 ; Anraku, 1964 ; Lonsdale *et al.*, 1979). Dans nos propres expériences, nous avons noté que le nombre d'oeufs récupérés au bout de 24 h était supérieur quand la ponte était isolée des femelles par une soie au fond des cristallisoirs, ce qui suggère une ingurgitation possible de ceux-ci par les adultes.

Dans la nature, il est vraisemblable que le régime alimentaire d'*Acartia tonsa* est plus diversifié que dans les expériences où seul le seston de taille inférieure à 80 µm leur est proposé. Les proies de taille supérieure à cette valeur (nauplii, larves de polychètes, rotifères) pourraient être l'objet d'une chasse active, qui expliquerait, entre autres facteurs, la large prépondérance numérique d'*Acartia* tout au long de l'année.

Dans la suite de cette étude, nous espèrons pouvoir apporter quelques nouveaux éléments concrets à ce problème, par une expérimentation à partir de différentes sources de nourriture potentiele présente dans le pélagos.

Anraku, M. : Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusett II. Respiration and feeding. *Limnol. Oceanogr.* 8 : 116-126 (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. Broxnelee, D.R. Heinle, H.J. Kling and R.R. Colwell : Ciliates as a food source of marine planktonic copepods. *Microb. Ecol.* 4 : 27-40 (1978).

Berland, B.R., D.J. Bonin, P.L. Laborde et S.Y. Maestrini : Variations de quelques

facteurs estimatifs de la biomasse, et en particulier de l'ATP, chez plusieurs algues marines planctoniques. *Mar. Biol. 13 : 338-345 (1972).*
Chervin, M.B. : Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coatal copepods. *Mar. Biol.* 49 : 265-275 (1978).
Conover, R.J. : Oceanography of Long Island Sound, 1952-54 VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa. Bull. Bingh. Oceanogr. Coll.* 15 : 156-233 (1956).
Conover, R.J. : Transformation of organic matter, pp. 221-499. *In* : Marine Ecology, Vol. 4 (edit. by O. Kinne), J. Willey & sons, New York (1978).
Deason, E.E. : Grazing of *Acartia hudsoni* (A. clausi) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (U.S.A.). Influence of food concentration and temperature. *Mar. Biol.* 60 : 101-113 (1980).
Gaudy, R. : Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.* 25 : 125-141 (1974).
Gaudy, R. et M.D. Vinas : Première signalisation en Méditerranée du copépode pélagique *Acartia tonsa. Rapp. Proc. verb. Comm. int. explor. sci. Medit.* (sous presse), (1984).
Holm-Hansen, O. : Chlorophyll a determination. Improvement in methodology. *Oikos* 30 : 438-447 (1978).
Kim, K.I. : Le phytoplancton de l'Etang de Berre : composition spécifique , biomasse et production ; relation avec les facteurs hydrologiques, les cours d'eau afférents et le milieu marin voisin (Méditerranée nord-occidentale). Thèse Doct. ès Sciences, Univ. Aix- Marseille II, 243 pp (1981).
Loeillet, Ch. : Etude statistiques des distributions de taille des particules en suspension dans deux zones soumises à l'influence rhodanienne (Darse 1 de Fos, golfe du Lion). Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Aix-Marseille II (1984)
Lonsdale, D.J., D.R. Heinle and C. Siegfried : Carnivorous feeding behavior of the adult calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 36 : 235-248 (1979).
Minas, M. : Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'Etang de Berre. Dynamique et bilans ; rapports avec le régime hydrologique. Thèse Doct. ès Sci. Univ. Aix- Marseille II, 339 pp (1973).
Nival, P. et S. Nival : Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodit stages) : effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.* 21 : 24-38 (1976).
Parrish, K.K. and D.F. Wilson : Fecondity studies on Acartia tonsa (copepoda : calanoida) in standardized culture. *Mar. Biol.* 46 : 65-81 (1978).
Petipa, T.S., E.V. Pavlova and G. Mironov : The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the plankton communicaties. pp. 142-167. *In* : Marine Food Chains (ed. by J.H. Steele), Oliver & Boyd, Edinburgh (1970).
Poulet, S.A. : Seasonal grazing *Pseudocalanus minutus* on particles. *Mar. Biol.* 25 : 109-123 (1974).
Richman, S., D.R. Heinle and R. Huff : Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Cheseapeake Bay. *Mar. Biol.* 42 : 69-84 (1977).
Sekiguchi, H., I.A. McLaren and C.J. Corkett : Relationship between growth rate and egg production in the copepod *Acartia clausi* hudsonica. *Mar. Biol.* 58 : 133-138 (1980).
Smayda, T.J. : A quantitative analysis of phytoplankton of the gulf of Panama 2. On the relationship between C assimilation and the diatom standing crop. *Bull. Inter-amer, Tuna Comm.* 9 : 465-531 (1965).
Uye, S.I. : Fecondity 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).
Uye, S.I. and S. Kasahara : Grazing on various developmental stages of *Pseudocalanus marinus* (Copepoda : Calanoida) on naturally occurring particles.

Valentin, J. : La ponte des œufs chez les copépodes du Golfe de Marseille : cycle annuel et étude expérimentale. *Tethys* 4 : 349-390 (1972).
Yentsch, C.S. and O.Y. Menzel : A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10 : 221-231 (1963).

Température (°C)	Concentration particulaire (10^6 $\mu m^3.ml^{-1}$)	Respiration (μl $O^2.ind.^{-1}.h^{-1}$)
10	0	0,0087
	0	0,0076
	2,53	0,0155
	2,53	0,0124
14	10,9	0,0691
18	0	0,0971
	11,4	0,1207
20	0	0,0770
	7,9	0,1279
22	0	0,1688
	11,8	0,2604

Tableau I - Effet de la température et des conditions nutritielles sur la respiration d'Acartia tonsa (adultes)

	Température (°C)	Concentration particulaire ($10^6 \mu m^3.ml^{-1}$)	Ration	Respiration	Ponte	K2	A (%)
			(μg $C.j^{-1}.ind^{-1}$)				
Hiver	10	2,5	0,10-0,15	0,15	0,44	0,74	-
	10	5,9	0,20-0,29	0,15	0,16	0,61	≃ 100
Eté	12	38,1	1,16-1,74	0,52	0,41	0,44	53-80
	20	38,1	1,95-2,90	0,88	1,02	0,53	65-96
	25	19,4	0,71-1,07	0,54	0,17	0,24	66-99

Tableau II - Bilan d'énergie en termes de Carbone, taux d'efficacité nette de croissance (K2) et taux d'assimilation théorique (A) en fonction de différentes conditions de température et de richesse en particules, chez Acartia tonsa.

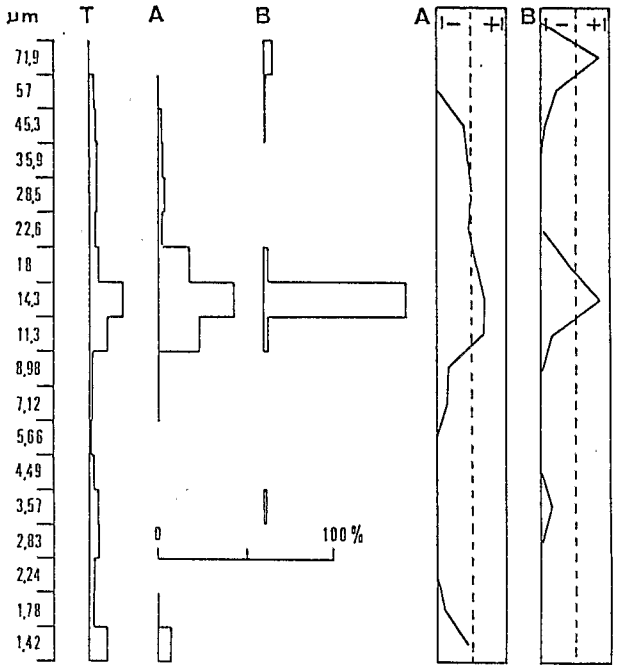

Figure 2 - Spectre particulaire disponible (T) et utilisé par *Acartia tonsa* (adultes) A : à basse concentration ($4{,}5.10^6$ $\mu m^3 . ml^{-1}$) ; B : à haute concentration ($38{,}5.10^6$ $\mu m^3 .ml^{-1}$), en pourcentage du volume total disponible ou utilisé. A droite : coefficients de sélectivité (échelle -1 à +1 ; la ligne pointillée indique l'absence de choix) (14 janvier 1984).

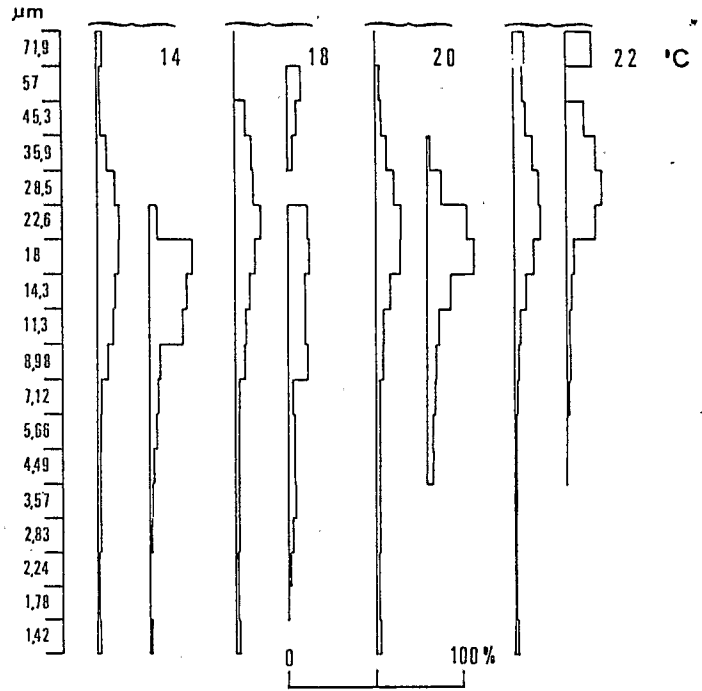

Figure 3 - Spectre particulaire disponible et utilisé par *Acartia tonsa* (adultes) à différentes températures, en pourcentage du volume total disponible ou utilisé. (25 juin 1984).

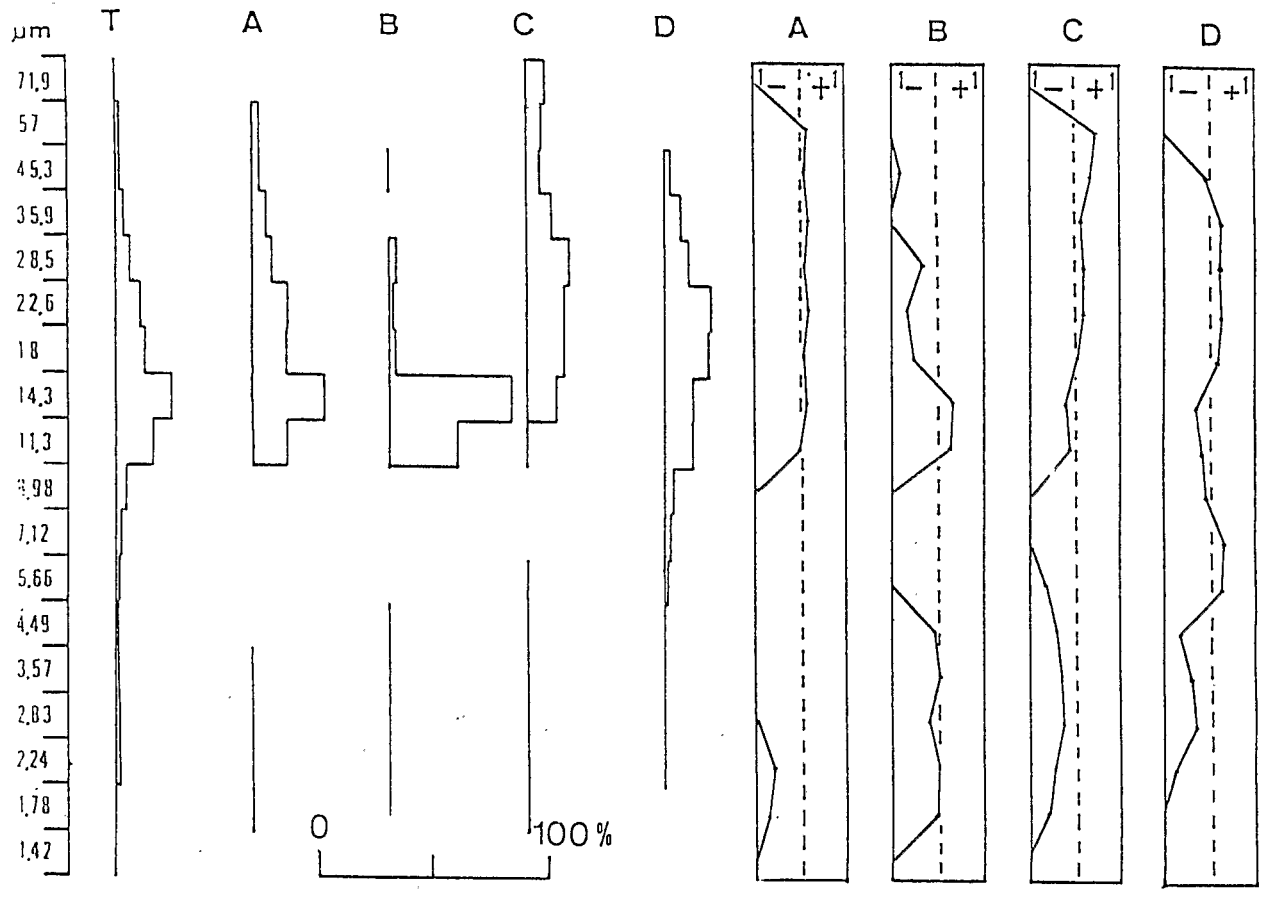

Figure 4 - Spectre particulaire disponible (T) et utilisé par *Acartia tonsa* adultes (A et B) et juvéniles (C et D),en pourcentage du volume total disponible et utilisé. A droite : coefficients de sélectivité correspondants (31 août 1984).

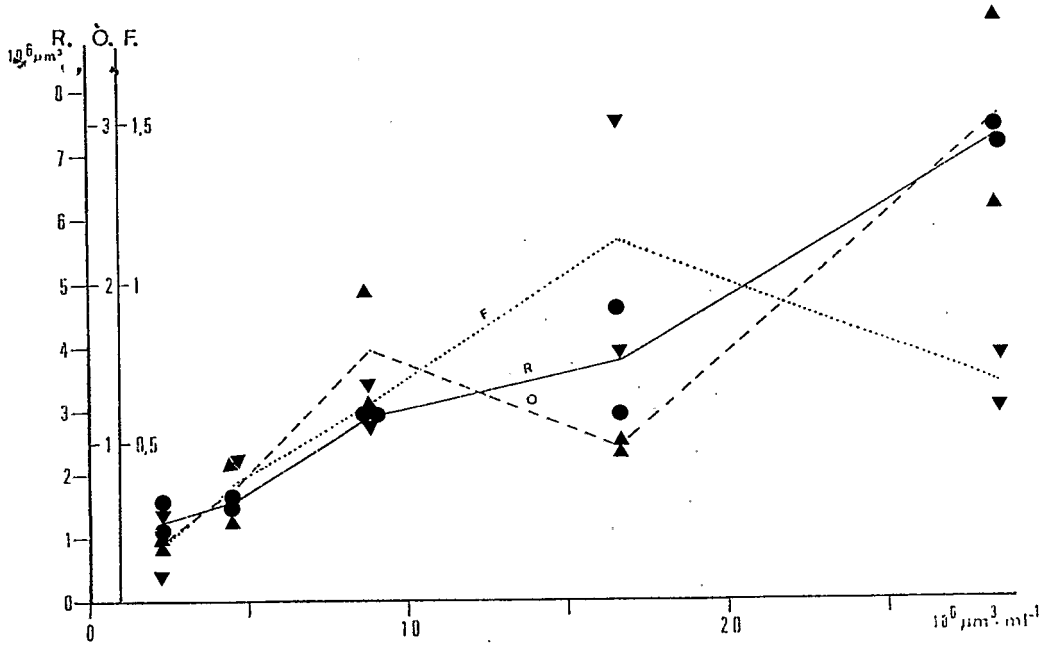

Figure 5 - Relation entre la ration alimentaire (R), le nombre d'oeufs (O) et le nombre de pelotes fécales (F) et la concentration particulaire (14 janvier 1984).

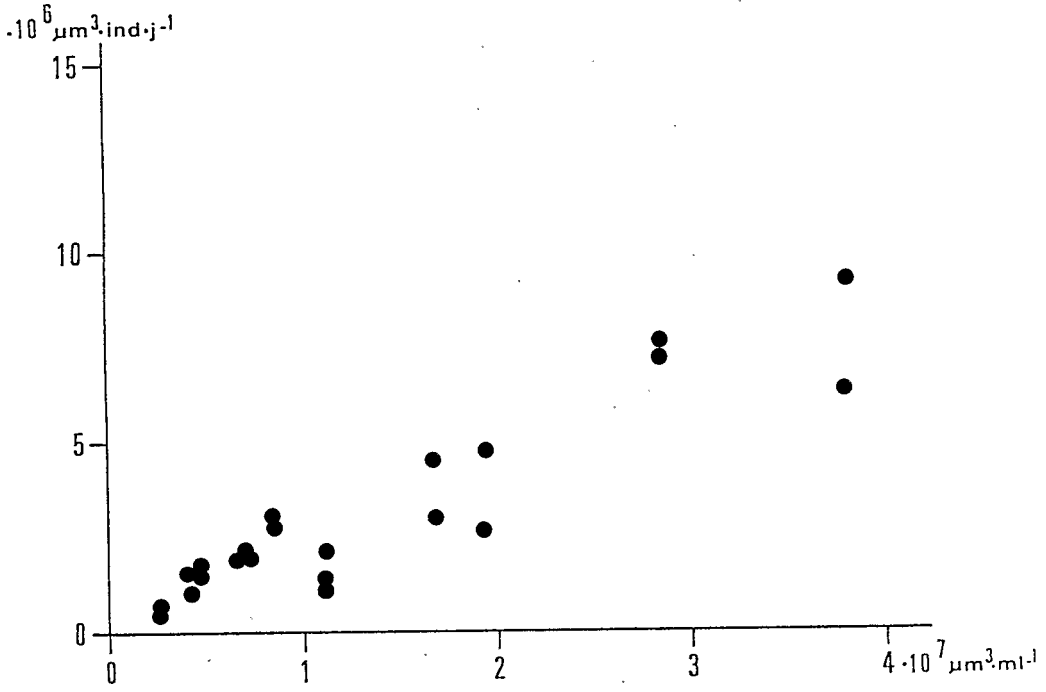

Figure 6 - Relation entre la ration journalière d'*Acartia tonsa* (adultes) et la concentration particulaire du milieu à différentes périodes de l'année (températures expérimentales inférieures à 13°C).

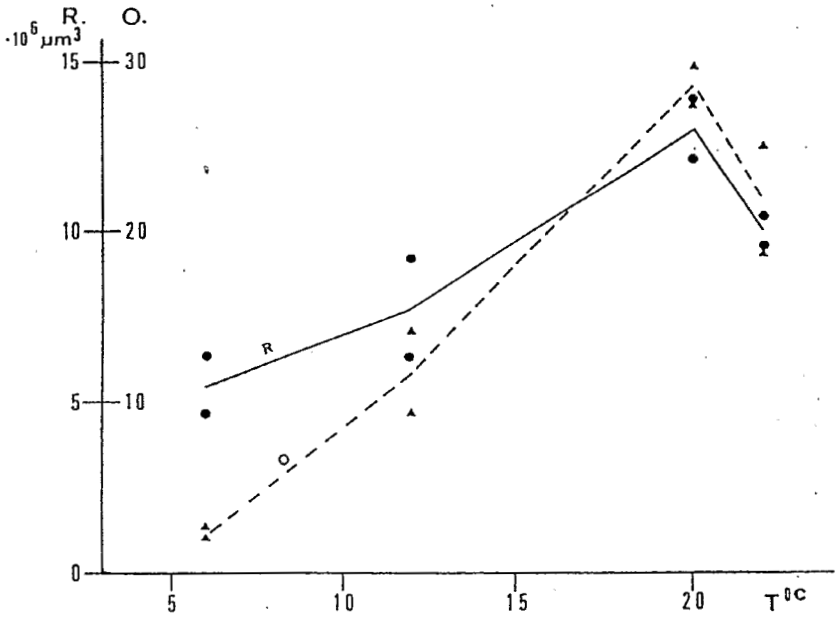

Figure 7 - **Relation entre la ration journalière, la production journalière d'oeufs d'*Acartia tonsa* (adultes) et la température (8 mai 1984).**

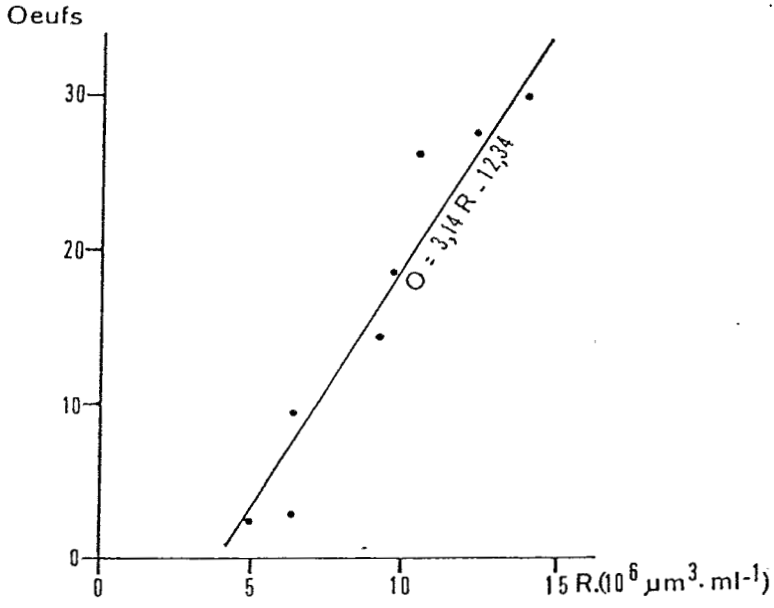

Figure 8 - Corrélation entre la production journalière d'oeufs et la ration journalière chez *Acartia tonsa* (femelles ; 8 mai 1984)

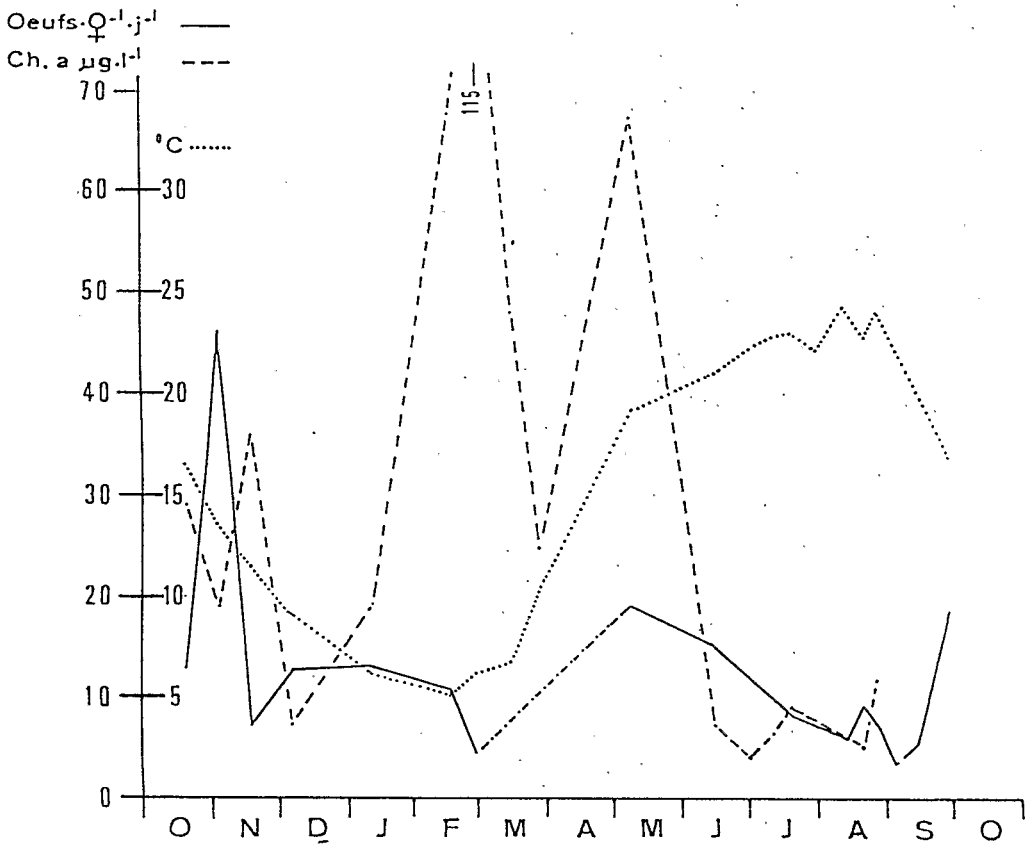

Figure 9 - Cycle annuel de la température (points), de la chlorophylle a (tirets) et du nombre d'oeufs par femelle d'*Acartia tonsa* dans l'étang de Berre (octobre 1983 - septembre 1984).