



# CYCLE BIOLOGIQUE D'UN COPÉPODE HARPACTICOIDE DES VASES TERRIGÈNES CÔTIÈRES DE BANYULS-SUR-MER : CLETODES PUSILLUS (SARS)

Jacques Soyer

## ► To cite this version:

Jacques Soyer. CYCLE BIOLOGIQUE D'UN COPÉPODE HARPACTICOIDE DES VASES TERRIGÈNES CÔTIÈRES DE BANYULS-SUR-MER : CLETODES PUSILLUS (SARS). Vie et Milieu / Life & Environment, 1980, pp.35-44. hal-03007867

**HAL Id: hal-03007867**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03007867>**

Submitted on 16 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



## CYCLE BIOLOGIQUE D'UN COPÉPODE HARPACTICOÏDE DES VASES TERRIGÈNES CÔTIÈRES DE BANYULS-SUR-MER : *CLETODES PUSILLUS* (SARS)

Jacques SOYER

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

CYCLE ANNUEL  
COPÉPODE BENTHIQUE

**RÉSUMÉ.** — La dynamique de population des principaux composants de la méiofaune d'une vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer a été étudiée durant 19 mois. Dans cette note, la dynamique d'une des espèces dominantes de Copépodes harpacticoïdes, *C. pusillus*, est étudiée.

L'évolution saisonnière des densités de l'espèce est sensiblement différente de l'évolution globale du peuplement de Copépodes : l'abondance maximale de *C. pusillus* est enregistrée en septembre-octobre et en décembre. La présence constante de femelles ovigères et le recrutement permanent de juvéniles pouvaient faire conclure à une reproduction continue. Par contre, les pics d'abondance des femelles ovigères des stades copépodites et l'évolution des histogrammes de fréquence de taille indiquent des périodes privilégiées de reproduction. Les données *in situ* conduisent à considérer qu'il existe en fait deux populations de la même espèce ayant une évolution annuelle parallèle.

LIFE HISTORY  
BENTHIC COPEPOD

**ABSTRACT.** — To elucidate the population dynamics of meiofauna, a 19 month field study of the major components of meiobenthos was conducted in subtidal muds of Banyuls-sur-mer. The population dynamic of one of the most abundant species of harpacticoid Copepods, *Cletodes pusillus*, was studied.

The seasonal density of this dominant species is obviously different from the abundance cycle of the complete harpacticoid assemblage : the maximum abundance of *C. pusillus* occurs in September-October and in December. The occurrence throughout the year of ovigerous females and the constant input of young stages suggest a continuous breeding. Nevertheless, the abundance pattern of gravid females and copepodite stages, the copepod-size-frequency distributions seem to indicate that *C. pusillus* has a discontinuous breeding. The field data analysis indicates that there would be two populations of the same species having a parallel annual pattern.

### INTRODUCTION

Les travaux de synthèse consacrés au méiobenthos et à son rôle dans l'écosystème benthique mettent en évidence un manque général d'information sur la dynamique des peuplements et sur le potentiel de reproduction réel de ses principaux composants (McIntyre, 1969; Gerlach, 1971, 1978), ce qui interdit toute approche sérieuse de production.

En ce qui concerne les Copépodes harpacticoïdes, l'un des groupes les plus importants de la méiofaune, de nombreux travaux expérimentaux fournissent de précieux renseignements sur leur potentiel de reproduction (Fraser, 1936; Volkmann-Rocco et Fava, 1969; Volkmann-Rocco et Battaglia, 1972; Heip et Smol, 1976; Harris, 1977), mais ces données paraissent très difficilement transposables aux études *in situ* (Heip, 1972). Les espèces étudiées sont généralement des formes exceptionnellement résistantes, vivant naturellement dans des



milieux à forte instabilité, ayant des stratégies démographiques de type opportuniste, placées par ailleurs dans des conditions expérimentales favorables.

Les recherches sur les cycles biologiques *in situ* sont encore rares. Comme l'indique Hicks (1979), les modalités de reproduction sont extrêmement variables d'une espèce à l'autre et peuvent même varier chez la même espèce suivant l'aire géographique considérée.

Dans la présente note, nous étudierons le cycle biologique d'une des formes les plus abondantes des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer, *Cletodes pusillus* (Sars).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude fait partie des recherches que nous poursuivons sur le méiobenthos des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer depuis 1971. La station suivie régulièrement est localisée dans la baie de Banyuls, par 32,5 m de fond, sur un substrat de vase légèrement sableuse.

### Echantillonnage

La composition faunistique du peuplement, les caractéristiques du sédiment, l'évolution annuelle de la température, les fluctuations de densité des principaux taxons et les méthodes utilisées ont été publiées précédemment (Soyer, 1970; de Bovée et Soyer, 1974; de Bovée *et al.*, 1974).

Par rapport aux données antérieures, notre analyse a été affinée de manière à avoir une image aussi précise que possible de la dynamique du peuplement et des populations des espèces principales : le nombre de prélèvements et leur périodicité ont été augmentés, notamment dans les phases de forte croissance des populations. De plus, de trois à cinq échantillons quantitatifs ont été dépouillés pour chaque prélèvement. Enfin, dans le cadre de l'étude de la distribution des histogrammes de fréquence de taille, du matériel supplémentaire a été prélevé afin d'avoir un échantillonnage suffisant.

Les résultats présentés ici portent sur 40 prélèvements s'étalant de juin 1971 à décembre 1972.

### *Cletodes pusillus*

L'espèce choisie, *C. pusillus*, est une forme limicole tolérante rencontrée à Banyuls depuis 20 m jusqu'à 600 m de profondeur. Elle est présente dans tous les peuplements de substrats envasés du plateau continental mais elle atteint ses densités maximales entre 30 et 50 m de profondeur, sur la vase côtière (Soyer, 1970). La femelle porte un unique sac ovigère contenant un faible

nombre d'œufs (2-3). En élevage à 15°, le développement est relativement long : 60-65 jours pour passer de l'œuf au copépodite et environ 60 jours pour que celui-ci atteigne le stade adulte. La femelle, itéropare, est fécondée au stade V, et paraît pouvoir pondre un sac ovigère trois à cinq fois de suite. Dans les conditions très particulières de l'élevage, une durée de vie de 380 jours a été observée.

L'ensemble de ces données indique que *C. pusillus* présente une stratégie démographique de type K, suivant les critères indiqués par Hicks (1979). Il s'agit par ailleurs d'une espèce à large distribution géographique qui a été récoltée maintes fois sur les substrats envasés de la zone boréale (Por, 1964; Wells, 1965; Soyer, 1970; Moore, 1978).

### Dynamique de population

Seuls les adultes et les copépodites ont été recueillis. Les nauplii n'ont pas été pris en considération du fait d'une identification spécifique impossible vu le nombre d'espèces présentes dans le peuplement. Le sexe des adultes a été déterminé, la présence de spermatophore, de sac ovigère et le nombre d'œufs notés.

Dans le but d'identifier les classes d'âge et de suivre les cohortes, la distribution de taille des copépodites et des adultes a été étudiée. La longueur des individus a été déterminée par observation microscopique et chambre claire. La longueur a été mesurée de la pointe du rostre, très court dans cette espèce, jusqu'à l'extrémité des rames furcales. Un total de 4 742 individus a été examiné.

L'activité reproductrice de *C. pusillus* a été déterminée par l'estimation de la proportion de femelles ovigères par rapport au nombre total de femelles.

### Taux de croissance intrinsèque

De nombreux auteurs ont insisté sur l'importance écologique et évolutionniste du taux de croissance intrinsèque des populations (Andrewartha et Birch, 1954; Slobodkin, 1962; McFadyen, 1963; Cole, 1954; Fenchel, 1968; Barbault, 1976), c'est-à-dire leur potentiel d'accroissement, ou encore la vitesse à laquelle s'accroît une population en l'absence de facteurs limitants, dans une situation où la structure de la population est stable, la reproduction continue et la mortalité nulle. Dans ce cas, l'accroissement de la population est à tout moment proportionnel à sa taille à l'instant considéré : la population s'accroît de manière exponentielle selon  $dN/dT = r_m N$  ou encore  $N_t = N_0 e^{rt}$ , dans lesquels  $N_t$  et  $N_0$  sont les niveaux des populations aux instants  $t_0$  et  $t$ ,  $e$  la base des logarithmes naturels et  $r_m$  le taux d'accroissement de la population.  $r_m$  est alors égal à  $1/t \ln N_t/N_0$ .

Certains auteurs (Heip, 1972, 1974; Castel et Lasserre, 1977) ont utilisé cette expression pour calculer le taux d'accroissement intrinsèque de population de Copé-



podés harpaticoides à partir des données obtenues *in situ*, en considérant comme  $N_0$  la densité avant le pic d'abondance et comme  $N_t$  la valeur du pic d'abondance,  $t$  étant l'intervalle de temps écoulé entre les deux mesures. Ainsi calculé  $r_m$  ne nous paraît pas présenter un très grand intérêt car l'un des paramètres les plus importants,  $D$ , la durée d'une génération ou encore du développement n'est pas intégré. Une autre approche du taux d'accroissement intrinsèque peut être envisagée à partir de données biologiques acquises *in situ* ou en élevage, durée d'une génération, nombre d'œufs émis par la femelle pendant cette durée, etc. (Volkmann-Rocco et Battaglia, 1972; Heip et Smol, 1976).  $r_m$  est alors égal à  $1/t \ln N_t/N_0$  qui devient, en considérant  $t = D$ , le temps de génération,  $r_m = 1/D \ln p NeNs$ , équation dans laquelle  $p$  est le nombre de femelles présentes dans la population,  $Ne$  le nombre d'œufs contenus par sac ovigère et  $Ns$  le nombre de sacs ovigères émis par la femelle pendant le temps  $D$ .

Comme le soulignent Heip et Smol, le nombre de sacs ovigères pondus par chaque femelle n'est généralement pas accessible à partir des données obtenues *in situ* et l'erreur de calcul dans ce cas est moindre en utilisant l'équation  $r_m = 1/D \ln p Ne$ , dans laquelle  $D$  est l'intervalle de temps s'écoulant entre l'apparition de deux générations de femelles ovigères et  $Ne$  le nombre moyen d'œufs contenus dans le ou les sacs ovigères.

### Influence de la température

La durée  $D$  est fortement dépendante de la température, à laquelle elle peut être reliée par l'équation de Belehradek (1935):  $D = a(T - a)^b$  dans laquelle  $T$  est la température et  $a$  et  $b$  des constantes.

Plusieurs auteurs ont analysé et critiqué cette relation (McLaren, 1963, 1966, 1974; McLaren *et al.*, 1969; Corkett et McLaren, 1970; Corkett, 1972; Winberg, 1971; Heip, 1974; Boittrell, 1975). Heip, tout en se fondant sur un test statistique inadapté (Cochran, 1973) montre que la simple équation  $Dl = aT^b$  (cas de  $a = 0$ ) conduit à une bonne approximation.

## RÉSULTATS

### Cycle général

*C. pusillus* montre un cycle saisonnier d'abondance sensiblement différent du cycle du peuplement de copépodes considéré dans son ensemble, alors que l'espèce est l'une des formes dominantes (fig. 1).

Deux périodes peuvent être considérées. Une première phase, de janvier à début août, est marquée par de faibles densités générales, malgré trois pics d'abondance: la population varie entre 32 individus en moyenne à son niveau le plus bas et 57 à son niveau

maximum ( $m = 39,8 \pm 2,8$  ind./10 cm<sup>2</sup>). La seconde période, qui s'étend du début août à fin décembre-début janvier, correspond à des densités nettement plus élevées ( $m = 86,3 \pm 8,6$  ind./10 cm<sup>2</sup>) et deux pics d'abondance très marqués, le premier intervenant en fin septembre-début octobre en 1971 (121 ind./10 cm<sup>2</sup>) et en fin août 1972 (100 ind./cm<sup>2</sup>), le second en fin décembre (1971: 168 ind./10 cm<sup>2</sup>; 1972: 130 ind./cm<sup>2</sup>). Entre ces deux maximums s'observe un pic de moindre importance en fin novembre (1971) ou fin octobre (1972).

Ce cycle saisonnier est donc nettement décalé par rapport au cycle général: les deux principaux pics d'abondance sont en retard de deux-trois mois sur la dernière période de croissance de la densité générale. Par ailleurs, ce cycle est régulier d'une année sur l'autre, bien que quelques écarts en temps ou en densité, puissent être observés.

### Structure de la population

L'analyse de la structure de la population met en évidence l'existence simultanée et tout au long de l'année de femelles ovigères, de mâles et de juvéniles, ce qui laisserait supposer une reproduction continue (fig. 1).

Les femelles constituent en moyenne 61,6 % de la population adulte. Pendant la période de faible densité, leur importance est nettement plus grande et passe à 71,9 %. Entre août et décembre, cette proportion tombe à 56,6 %. Le sex-ratio tend en effet à s'équilibrer pendant les phases de croissance de la population (8.71 - 11.12.71 - 9.72 - 12.72), c'est-à-dire en fait dans des populations jeunes.

Les femelles ovigères constituent en moyenne 32,2 % des femelles mais elles sont proportionnellement plus abondantes en période de basse densité (34,4 %) que dans les populations de haut niveau (26,13 %). Cette « régulation » a été observée en élevage chez les Calanides (Heinle, 1970) et chez les Harpaticoides dans la nature (Hicks, 1977).

Les copépodites correspondent en moyenne à près d'un tiers de la population totale (28,2 %) mais ce pourcentage varie sensiblement au cours de l'année: il passe de 24,1 % entre janvier et fin juillet à 34,5 % en moyenne en été et en automne, dépassant parfois 40 % dans les pics d'abondance.

### Temps de génération - Influence de la température

La présence tout au long de l'année d'une proportion sensible de femelles ovigères et de juvéniles est généralement considérée comme impliquant une reproduction de type continu (Hulings, 1974; Coull et Vernberg, 1975; Hicks, 1977, 1979). Cependant l'examen de la structure de la population, et en particulier des copépodites, leur apparition étant l'un des meilleurs indicateurs d'une activité reproductrice antérieure d'après Hicks (1977), conduit à considérer l'existence de six périodes annuelles



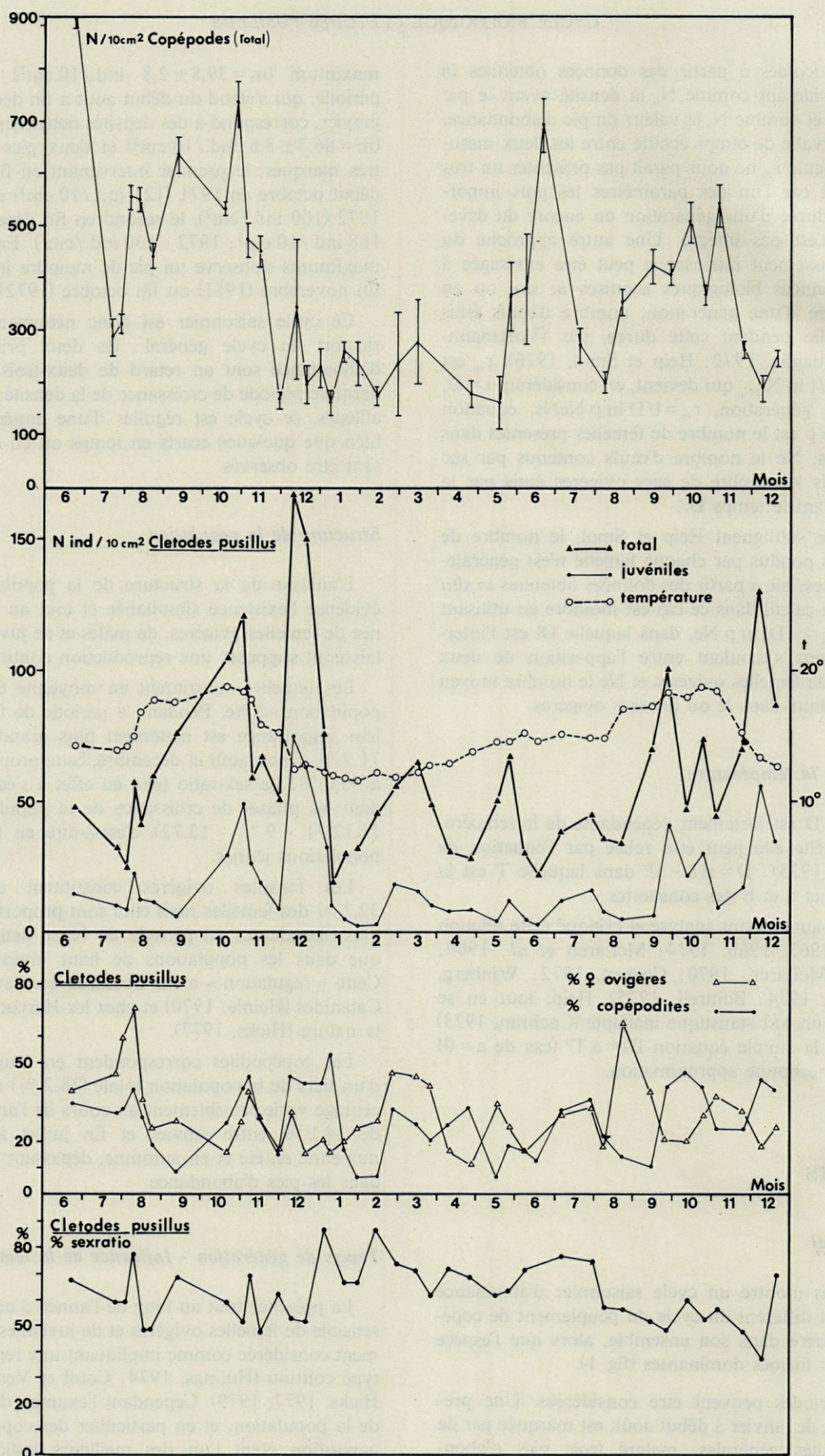


Fig. 1. — Cycle annuel. Densités du peuplement de Copépodes harpacticides (n/10 cm<sup>2</sup>). Densités de *C. pusillus* (n/10 cm<sup>2</sup>) et évolution de la température au niveau du fond. Pourcentages des femelles ovigères et des copépodites. Sex-ratio.

Seasonal changes. Upper panel standing stock (number per 10 cm<sup>2</sup>) of harpacticoid Copepods. Second panel : standing stock of *C. pusillus* (number per 10 cm<sup>2</sup>) and temperature on the sea bottom. Third panel : percentages of ovigerous females and juveniles in the population of *C. pusillus*. Lower panel : sex-ratio of *C. pusillus*.





Fig. 2. - Evolution des histogrammes de fréquence de taille des juvéniles et des femelles en pourcentage de la population correspondante.  
Size frequency distribution of females and juveniles plotted as adjusted per cent measured in each size class.



de recrutement, fin février-début mars, fin mai, juillet, septembre, fin octobre et début décembre. Ces six périodes sont marquées également par une augmentation sensible du niveau général de la population. Pendant ces périodes de fortes densités, il y a présence simultanée au sein de la population d'un lot important de juvéniles et de femelles adultes en activité reproductrice, qui exclut que ces juvéniles, déjà âgés car au stade copépodite, puissent être issus de ces femelles.

L'examen de l'évolution des histogrammes de taille (femelles et juvéniles) montre clairement que les juvéniles d'une première période de forte densité vont donner l'essentiel des adultes de la période suivante (Fig. 2). Il paraît donc raisonnable de penser que la durée de développement du copépodite à l'adulte correspond en fait à l'intervalle séparant deux cohortes, c'est-à-dire en fait deux pics d'abondance. Cet intervalle varie entre 30 (septembre-octobre 1971) et 91 jours (décembre 1971 - fin février - début mars 1972).

Bien que la durée de la phase pré-embryonnaire et des stades nauplii n'ait pu être déterminée directement à partir de nos observations, il est logique de penser qu'elle correspond en moyenne à l'intervalle s'écoulant entre le maximum d'activité reproductrice, marquée par un taux important de femelles ovigères et le recrutement des copépodites, soit de 30-40 jours (novembre-décembre) à 77 jours (décembre-février).

Le rapprochement de ces deux éléments conduit à considérer que la durée totale du développement de *C. pusillus in situ* est comprise entre 84 jours (14.09.72-07.12.72) et 163 jours (13.12.71-25.05.72).

La durée de développement semble directement liée au facteur thermique (Fig. 3). Si l'on considère la température moyenne ayant régné pendant les différentes phases du cycle, on obtient un coefficient de corrélation durée-température de  $-0,87$ . Les coefficients phase nauplius-température et phase copépodite-température sont respectivement de  $-0,93$  et de  $-0,97$ . Ces valeurs supérieures peuvent s'expliquer par la plus grande homogénéité des températures pendant les plus courtes périodes considérées dans le second cas.

Ces données *in situ* sont très comparables à celles que nous avons observées en élevage à  $15^{\circ}$ . Dans les conditions expérimentales, avec une nourriture mixte, composée de *Phaeodactylum* et d'*Isochrysis*, le développement total de *C. pusillus* a été en moyenne de 120-125 jours. La phase nauplius-metanauplius est alors de 55 jours mais montre des écarts importants d'une ponte à l'autre (45 à 70 jours), parfois même à l'intérieur de la même ponte (54 à 63 jours).

L'application de la formule de Belehradek liant température et durée de développement, dans sa formule simplifiée (Heip, 1974) donne :

$$D = 31032 T^{-2,0674} (r = -0,996)$$

équation qui conduit à une bonne correspondance entre les valeurs calculées et les valeurs observées bien que le faible nombre de données n'autorise pas de comparaison statistique valable (Tests de Fisher, de Wilcoxon ou de

Sokal et Rohlf inapplicables) (Tabl. I). A partir de cette équation, il est possible de déterminer que la population de *C. pusillus* que nous avons étudiée, aurait une durée de développement d'un an à  $8^{\circ}$ .

TABLEAU I

Comparaison de la relation  $t$  - durée de développement (en jours)

Comparison between the relation  $t$  - development time (days)

$t^{\circ}$	Valeurs observées $D_1$	Valeurs calculées $D = 31032 T^{-2,0674}$
8,6	—	365
10	—	265,7
12,6	163	165,0
13,7	136	137,9
15	120	114,9
15,3	112	110,9
17	88	88,7
17,3	84	85,5
20	—	63,4

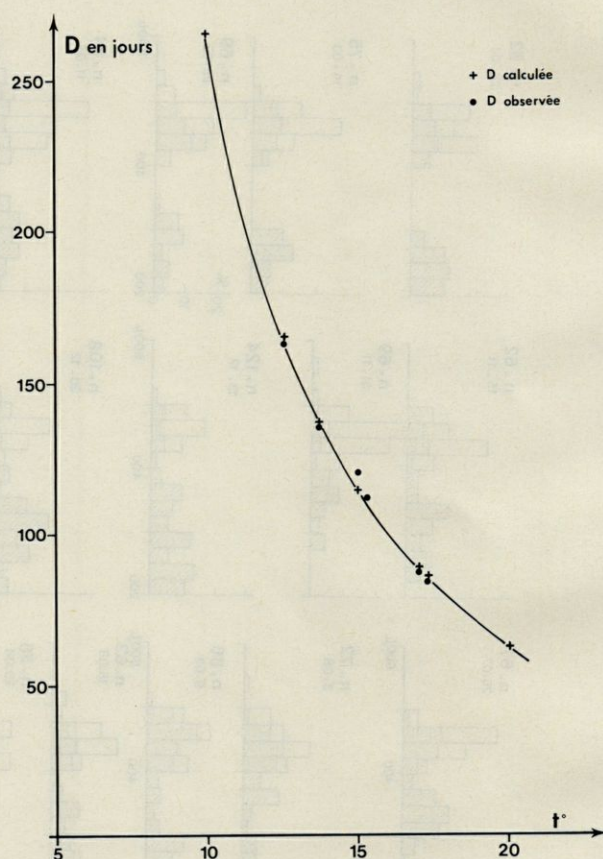


Fig. 3. — *C. pusillus*. Relation entre durée du temps de génération et température. Croix : valeurs calculées (formule de Belehradek) - points : valeurs observées.

*C. pusillus*. Generation time and temperature relationship. Crosses : calculated values (from Belehradek's equation) - black circles : observed values.



### Taux intrinsèque d'accroissement

Calculé par la formule adoptée par Heip et Smol, le taux intrinsèque d'accroissement est de l'ordre de 0,0032 à 15° si l'on considère un temps de développement D1 de 125 jours, un nombre d'œufs par sacs ovigères égal à 3 et un sex-ratio de 50 %, données obtenues en élevage.

Les valeurs moyennes obtenues *in situ* sont nettement plus fortes, de l'ordre de 0,0051, du fait d'un temps de développement plus court (D = 115 jours) et d'un sex ratio réel de 60 % en moyenne.

Il faut remarquer que la valeur du taux intrinsèque varie peu au cours de l'année du fait des fluctuations du sex ratio et de la durée de développement en fonction de la température. En période hivernale, le  $r_m$  est de 0,0056 pour un sex-ratio de 0,72 et un temps de développement de 136 jours. En période chaude, il est de 0,0062, malgré le temps de développement inférieur (84 jours). Ainsi, le pourcentage de femelles plus élevé dans les périodes de faible niveau de la population permettrait le maintien à un niveau normal des possibilités d'accroissement de celle-ci.

### Nombre de générations.

#### Reproduction continue ou discontinue

L'analyse du cycle général de la population de *C. pusillus* tel que nous venons de le décrire se révèle particulièrement délicate d'autant que la durée de vie des adultes en milieu naturel est totalement inconnue; l'examen de l'évolution des histogrammes de fréquence de taille ne fournit aucune information sur ce point, les Copépodes harpacticoides ne s'accroissant plus à maturité.

En début d'année, le stock initial est composé d'adultes et de copépodites. Ce premier stock d'adultes peut avoir une double origine : il peut s'agir d'adultes subsistant de l'importante population de décembre mais plus vraisemblablement, d'après les histogrammes de fréquence de taille, ces adultes sont issus du lot de juvéniles observés également en décembre. L'activité reproductrice des adultes de ce lot initial va se traduire en mai par le recrutement de copépodites qui atteindront le stade adulte en juillet.

Les juvéniles du lot initial, issus vraisemblablement d'une activité reproductrice intervenue en octobre-novembre, vont devenir adultes en mai.

Ce schéma, fondé sur la structure de la population et l'évolution des histogrammes de fréquence de taille, conduit à considérer que la population de *C. pusillus* est constituée de deux lots d'individus ayant une évolution parallèle, avec une activité reproductrice alternée; chaque lot donnerait alors deux générations annuelles d'adultes.

Une telle hypothèse expliquerait la présence permanente de femelles en activité reproductrice et de juvéniles, qui tendrait à faire conclure à une reproduction de type continu présentant six périodes marquées d'activité.

En fait, chaque lot présenterait une reproduction discontinue, limitée dans le temps qui pourrait être masquée partiellement au niveau de l'échantillonnage, soit par des échanges entre eux, soit encore par le recouvrement partiel de deux générations successives issues de lots différents. La permanence d'un tel schéma reste cependant à vérifier.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'analyse précédente conduit à envisager l'ensemble des problèmes soulevés par Hicks (1979) dans son intéressante revue sur la stratégie démographique et les cycles reproducteurs des Copépodes harpacticoides benthiques : variété des stratégies, reproduction continue ou discontinue, relations entre les facteurs physiques et trophiques et la reproduction.

*C. pusillus*, l'une des espèces dominantes du peuplement des vases terrigènes côtières, présente une stratégie démographique de type K. Son développement lent, le faible nombre d'œufs contenus dans son unique sac ovigère, entraînent un taux d'accroissement intrinsèque de valeur particulièrement basse, compris entre 0,0056 et 0,0062. Il se montre très inférieur à ceux rapportés par Heip et Smol (1976) pour *Tachidiidiscipes* (0,065) et *Paronychocamptus nanus* (0,051), ou encore par Volkmann-Rocco et Fava (1972) pour différentes espèces du genre *Tisbe* (0,088 à 0,291).

Les Copépodes harpacticoides présentent vraisemblablement une très large gamme de stratégies démographiques et doivent suivre la règle générale. D'après les quelques rares données en notre possession, les espèces qui vivent dans des environnements instables ou imprévisibles, montrent des stratégies de type opportuniste : c'est le cas de la plupart des espèces phytales médio- ou infralittorales (Hicks, 1977, 1979) ou encore d'eaux saumâtres (Heip et Smol, 1976; Volkmann-Rocco et Fava, 1977). Au contraire, les formes vivant dans des milieux relativement stables ont une faible fécondité et une durée de développement longue (Barnett, 1970; Lasker *et al.*, 1970; Harris, 1972). Les vases terrigènes côtières appartiennent à ce dernier type de biotope, caractérisé par une diversité spécifique élevée malgré l'homogénéité du substrat (Soyer, 1970).

L'analyse du cycle biologique de *C. pusillus* et de la structure de sa population montre l'existence simultanée et continue de femelles ovigères et de juvéniles. Généralement, ce caractère est considéré par les auteurs comme le signe d'une reproduction de type continu (Hulings, 1974; Coull et Vernberg, 1975; Hicks, 1977, 1979). L'examen attentif de l'évolution quantitative de la population, du pourcentage de femelles ovigères, mais aussi des recrutements de juvéniles, l'un des meilleurs indicateurs de l'activité reproductrice, indique cependant que celle-ci n'est pas constante au cours de l'année. L'évolution des histogrammes de fréquence de taille amène à



considérer l'existence dans la population de deux lots d'individus ayant une évolution parallèle, avec une activité reproductrice alternée. Un schéma semblable a été signalé chez certains Amphipodes Talitridae (Amanieu, 1970). Par ailleurs, des phénomènes proches, présence tout au long de l'année de femelles ovigères et de juvéniles mais aussi augmentation sensible à certaines époques du taux de femelles ovigères et des juvéniles paraissent avoir été observés chez d'autres formes, soit phytophiles (Hicks, 1977), soit psammiques (*Leptastacus macronyx*, Coull et Vernberg, 1975). L'absence de données sur l'évolution des histogrammes de fréquence de taille ne permet cependant pas de conclure.

Hicks (1979) considère que les Copépodes harpacticoides présentent trois grands types de reproduction, continu, discontinu large, discontinu restreint, tout en indiquant fort justement que ces modalités évoluent parfois chez la même espèce suivant les lieux ou la latitude de la localité considérée de l'aire de distribution. Ainsi, en Caroline du Sud, *Microarthridione littorale*, espèce ubiquiste, a une reproduction continue dans la zone subtidale (Coull et Vernberg, 1975) et discontinue dans la zone intertidale (Fleeger, 1979). Dans la région de Marseille, Dinet (1972) et Nodot (1976) signalent des modalités différentes suivant les biotopes pour l'espèce *Halectinosoma herdmanni*.

En fait, le mode de reproduction peut être fortement influencé par des facteurs physiques, la température par exemple, ou trophiques.

L'application de la loi de Belehradek liant température et durée de développement montre déjà que la population de *C. pusillus* que nous avons étudiée ne produirait plus qu'une génération annuelle à une température de 8,7°.

Par ailleurs, en élevage, *C. pusillus* s'est montré capable de pondre successivement plusieurs sacs ovigères, pontes dont la réussite est variable. Il est cependant connu que de nombreux facteurs, souvent d'ordre trophique, influent sur le nombre d'œufs portés par les femelles, comme l'ont montré chez différents organismes Edmonson (1960), Hall (1964), Allan (1971), Van Dolah *et al.*, (1975), et plus récemment Fleeger (1979) chez les Harpacticoides. Si le nombre d'œufs contenus dans l'unique sac ovigère de *C. pusillus* varie peu ( $2,94 \pm 0,07$ ) aucun élément ne permet d'assurer que le nombre de sacs ovigères pondus par chaque femelle n'évolue pas en fonction des conditions plus ou moins favorables du milieu.

Enfin, le niveau de population de *C. pusillus* présente des oscillations régulières d'une année sur l'autre, dont l'amplitude est relativement faible : les valeurs maximales ne sont que rarement supérieures à quatre fois le niveau minimal ( $m = 3,08$ ).

De tels phénomènes fréquemment observés dans la nature ou en élevage posent de nombreux problèmes sur le plan de la dynamique et de la régulation des populations.

A la suite de McIntyre (1971), la plupart des auteurs considèrent que la régulation des populations méioenthiques est moins déterminée par la densité propre de la population ou les sources trophiques, que par la prédation. Cette hypothèse est fondée sur le fait que de nombreux invertébrés ou de jeunes Poissons se nourrissent aux dépens de la méiofaune (Bregnballe, 1961; Braber et de Groot, 1973; Feller et Kaczinski, 1975; Sibert *et al.*, 1977; Bodiou et Villiers, 1978; Villiers, 1979). Les conséquences effectives de cette prédation ont parfois été observées *in situ* (Heip et Smoll, 1975; Sibert, 1979) et expérimentalement (Bell et Coull, 1978; Castel et Lasserre, 1978).

Le rôle des prédateurs dans la régulation de la population de *C. pusillus*, notamment au niveau des individus les plus grands, les adultes, ne peut être exclu. Mais *C. pusillus* est une forme de petite taille, capable de se déplacer dans les couches superficielles du sédiment et sa prédation sélective est difficile à envisager. De plus, celle-ci s'exercerait davantage en hiver qu'en été, ce qui est peu compatible avec ce que nous savons de la biologie des espèces susceptibles de se nourrir aux dépens de la méiofaune.

L'importance du facteur trophique ne peut être totalement négligée. D'une part, le nombre d'œufs pondus par la femelle paraît en dépendre directement (Fleeger, 1979). Lee *et al.* (1977) ont montré que la méiofaune, et en particulier les Copépodes harpacticoides étaient capables de sélectionner certains types de nourriture. Ivester et Coull (1977) attribuent la présence de deux espèces sympatriques du genre *Enhydrosoma* dans le même biotope à des capacités différentes de récolte de la nourriture. Nous-même, en élevage, avons observé que le développement des métanauplius pouvait être arrêté lorsque la source trophique n'était pas adaptée. A l'heure actuelle, nos connaissances sur la succession des microorganismes dans la nature, sur leur utilisation par la méiofaune, sont trop imparfaites pour qu'il soit possible de rejeter totalement une régulation des populations par l'indisponibilité de sources nutritives appropriées.

Enfin, un dernier élément pourrait résider dans les caractéristiques propres au cycle biologique de l'espèce considérée. Analysant d'un point de vue mathématique les oscillations stables qui affectent fréquemment la dynamique de population *in situ* ou en élevage, dans plusieurs publications, May (1974, 1976) et May *et al.* (1974, 1976) montrent par la modélisation qu'il est possible de passer par tous les cas de figures depuis une population atteignant son équilibre de manière monotone jusqu'à une population ayant des oscillations d'amplitude régulière en jouant sur deux facteurs essentiels, le « temps caractéristique de retour » et le « temps de délai ». Le premier est l'intervalle de temps nécessaire pour que la population retourne à son état d'équilibre, le second peut correspondre soit à une durée telle que le temps de développement, ou le temps de génération, ou encore de manière indirecte au temps nécessaire à la reconstitution des ressources trophiques utilisées pendant la phase de croissance.



L'absence de toute information sur la durée de vie de l'adulte, sur l'importance de la prédation exercée sur *C. pusillus*, sur les ressources alimentaires nécessaires à chaque stade et leur importance dans la nature ne nous permet pas actuellement de trancher ce difficile problème.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLAN J.D., 1971. — Competition and the relative abundance of two cladocerans. Ph. D. Thesis, Ann Arbor : University of Michigan, 110 p.
- AMANIEU M., 1970. — Cycles reproducteurs et fécondité de quelques Crustacés Péracarides littoraux. Déterminisme écologique et comparaisons biogéographiques. *Bull. Soc. Ecol.*, **1**, 4 : 223-232.
- ANDREWARTHA H.G. et L.C. BIRCH, 1954. — The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, 782 p.
- BARBAULT R., 1976. — La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, **7** (4) : 373-390.
- BARNETT P.R.O., 1970. — The life cycle of two species of *Platychelipus* Brady (Harpacticoida) on an intertidal mud-flat. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **55** : 169-195.
- BELL S.S. and B. COULL, 1978. — Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia*, **35** : 141-148.
- BODIOL J.-Y. et L. VILLIERS, 1978. — La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Teleostei, Gobiidae). *Vie Milieu*, **28-29** : (1B) : 143-156.
- BOTTRELL H.H., 1975. — The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the river Thames. Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia*, **18** : 63-84.
- BOVÉE F. de et J. SOYER, 1974. — Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu*, **24** (1B) : 141-157.
- BOVÉE F. de, J. SOYER et P. ALBERT, 1974. — The importance of the mesh size to the extraction of the muddy bottom meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, **19** (2) : 350-354.
- BRABER L. and S.J. de GROOT, 1973. — The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the southern North Sea. *Nethl. J. Sea Res.*, **6** : 133-182.
- BRENNBALLE F., 1961. — Plaice and flounders as consumers of the microscopic bottom fauna. *Medd. Danm. Fisk-og. Havunders.*, N.S., **3** : 133-182.
- CASTEL J. et P. LASSERRE, 1977. — Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles. In : Biology of Benthic organisms : 129-146. Edit. B.F. Keegan, P.O. Cedigh et P.J.S. Boaden.
- COCHRAN W.G., 1973. — Quelques méthodes en vue de renforcer le test de  $X^2$  courant. *Biométrie Praximétrie*, **13** : 75-117.
- COLE L.C., 1954. — The populations consequences of life history phenomena. *Quater. Rev. Biol.*, **29** : 103-137.
- COULL B. and W.B. VERNBERG, 1975. — Reproductive periodicity of meiobenthic copepods : seasonal or continuous ? *Mar. Biol.*, **32** : 289-293.
- DINET A., 1972. — Reproduction, développement et croissance de *Bulbamphiascus imus* (Brady) et *Halectinosoma herdmani* (T. et A. Scott) Copepoda Harpacticoida. *Thetys*, **4** (2) : 437-444.
- EDMONSON W.T., 1960. — Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **12** : 21-77.
- FELLER R.J. and V.W. KACZINSKI, 1975. — Size selective predation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibenthic prey in Puget Sound. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32** : 1419-1429.
- FENCHEL T., 1968. — The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of Ciliates. *Ophelia*, **5** : 123-136.
- FLEEGER J.W., 1979. — Population dynamics of three estuarine meiobenthic harpacticoids (Copepoda) in South Carolina. *Mar. Biol.*, **52** : 147-156.
- FRASER J.H., 1936. — The occurrence, ecology and life history of *Tigriopus fulvus* (Fisher). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **20** : 523-536.
- GERLACH S., 1971. — On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, **6** : 176-190.
- GERLACH S., 1978. — Food chain relationship in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia*, **33** : 55-69.
- HALL D.J., 1964. — An experimental approach to the dynamic of natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, **45** : 94-112.
- HARRIS R.P., 1972. — Reproductive activity of the interstitial copepods of a sandy beach. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **52** : 507-524.
- HARRIS R.P., 1977. — Some aspects of the biology of the harpacticoid copepod *Scottolana canadensis* (Willey) maintained in laboratory culture. *Chesapeake Science*, **18** : 245-252.
- HEINLE D.R., 1970. — Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **20** : 360-372.
- HEIP C., 1972. — The reproductive potential of copepods in brackish water. *Mar. Biol.*, **12** : 219-221.
- HEIP C., 1974. — A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of copepods. *Biol. Jaarb.*, **42** : 121-125.
- HEIP C. and N. SMOL, 1975. — On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations. In : 10th European Symposium on Marine Biology, Ostende.
- HEIP C. and N. SMOL, 1976. — Influence of temperature on the reproductive potential of two Brackish-water Harpacticoids (Crustacea : Copepoda). *Mar. Biol.*, **35** : 327-334.
- HICKS G.R., 1977. — Breeding activity of marine phytal harpacticoid copepods from Cook strait. *N. Z. Journ. Mar. Freshw. Res.*, **11** (4) : 645-666.
- HICKS G.R., 1979. — Pattern and strategy in the reproductive cycle of benthic Harpacticoids Copepods. In : Cyclic phenomena in marine plants and animals. E. Naylor and R.G. Hartnoll Edit. Pergamon Press.
- HULINGS N.C., 1974. — A temporal study of lebanese sand beach meiofauna. *Cah. Biol. Mar.*, **15** : 319-335.
- IVESTER M.S. and B. COULL, 1977. — Niche fractionation studies of two sympatric species of Enhydosoma (Copepoda Harpacticoida). *Mikrofauna Meeresboden*, **61** : 137-151.
- LASKER R., J.B.J. WELLS and A.D. MCINTYRE, 1970. — Growth reproduction, respiration and carbon utilization of the sand dwelling harpacticoid copepod, *Asellopsis intermedia*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **50** : 147-160.
- LEE J.J., J.H. TIETJEN, C. MASTROPAOLO and H. RUBIN, 1977. — Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **30** : 272-282.



- MAY R.M., 1974. — Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, **186**, 4164 : 645-647.
- MAY R.M., G.R. CONWAY, M.P. HASSEL and T.R.E. SOUTHWOOD, 1974. — Time delays, density-dependance and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.*, **43** : 747-770.
- MAY R.M. and G.F. OSTER, 1976. — Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Am. Nat.*, **110** : 573-599.
- McFADYEN A., 1963. — Animal ecology, aims and methods. 344 p. London; Sir Isaac Pitman and Sons.
- McINTYRE A.D., 1969. — Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, **44** : 245-286.
- McLAREN I.A., 1963. — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **20** : 285-727.
- McLAREN I.A., 1974. — Demography strategy of vertical migration by a marine copepod. *Amer. Nat.*, **108** : 91-102.
- McLAREN, 1966. — Predicting development rate of copepod eggs. *Biol. Bull.*, **131** : 457-469.
- McLAREN I.A., C.J. CORKETT and E.J. ZILLIOUS, 1969. — Temperature adaptation of copepod eggs from the arctic to the tropics. *Biol. Bull.*, **137** : 486-493.
- MOORE C.G., 1978. — Meiobenthic associations of the Irish Sea. II. Analysis of the associations of Copepoda (sous presse).
- NODOT C., 1976 (1978). — Cycles biologiques de quelques espèces de copépodes harpacticoides psammiques. *Thetys*, **8** (3) : 241-248.
- POR F.D., 1964. — Les Harpacticoides des fonds meubles du Skagerak. *Cah. Biol. Mar.*, **3** : 233-270.
- SIBERT J.R., 1979. — Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo estuary. II. Meiofauna available as food to juvenile chum salmon (*Onchorynchus keta*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **36** (5) : 497-503.
- SIBERT J., T.J. BROWN, M.C. HEALY, B.A. KASK and R.J. NAIMAN, 1977. — Detritus-based food webs: exploitation by juvenile chum salmon (*Onchorynchus keta*). *Science*, **196** : 649-650.
- SLOBODKIN L.B., 1962. — Growth and regulation of animal populations. 184 p. New York, Holt, Rinehard and Winston.
- SOYER J., 1970. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes harpacticoides. *Vie Milieu*, **21** (3B) : 337-511.
- Van DOLAH R.F., L.E. SHAPIRO and C.P. REES, 1975. — Analysis of an intertidal population of the amphipod *Gammarus palustris* using a modified version of the egg-ratio method. *Mar. Biol.*, **33** : 323-330.
- VILLIERS L., 1979. — Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Pisces: Gobiidae). Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Univ. P. et M. Curie, 175 p.
- VOLKMANN-ROCCO B. and B. BATTAGLIA, 1972. — A new case of sibling species in the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). In: Fifth European Marine Biology Symposium: 67-80. Ed. B. Battaglia, Padova, Piccin Editore 1972.
- WELLS J.C.J., 1965. — Copepoda (Crustacea) from the meiobenthos of some Scottish marine sub-littoral muds. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **B**, **69** (1-1) : 1-33.
- WINBERG G.G., 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, 175 p.

Accepté le 12 décembre 1980.