

Dynamique du copépode *Eurytemora hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde : effet de la température

Copépode
Dynamique
Température
Estuaire
Gironde

Copepod
Dynamics
Temperature
Estuary
Gironde

Jacques Castel, Claude Courties, Jean-Michel Poli
Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I, 2, rue du Professeur Jolyet,
33120 Arcachon, France.

RÉSUMÉ

Les fluctuations d'abondance du copépode planctonique *Eurytemora hirundoides* ont été étudiées dans l'estuaire de la Gironde pendant 6 ans. Les plus fortes valeurs d'effectifs sont associées à des températures comprises entre 10 et 20 °C. Cependant, pour cette gamme de température, l'abondance est plus élevée au printemps qu'en automne. L'évolution du taux intrinsèque d'accroissement (r_m , déterminé en laboratoire), en fonction de la température du milieu prévoit un pic d'abondance fin mai, ce qui est conforme aux observations. La diminution de r_m à partir de 18 °C n'explique pas entièrement le déclin des populations en été; d'autres facteurs interviennent : tensions en oxygène, compétition.

Deux types d'action de la température, directe au printemps, indirecte en été, doivent être considérés pour évaluer l'impact thermique des rejets d'industries utilisant l'eau de mer comme source d'eau froide.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 57-61.

ABSTRACT

Dynamics of the copepod *Eurytemora hirundoides* in the Gironde estuary : effect of temperature

The seasonal pattern of the abundance of the planktonic copepod *Eurytemora hirundoides* has been studied in the Gironde estuary during a 6-years period. The highest numbers are associated with temperatures between 10 and 20 °C. However, for this temperature range, the abundance is higher in spring than in autumn. The evolution of the intrinsic rate of increase (r_m , determined in laboratory), as a function of the environmental temperature, predicts a peak abundance at the end of May which is consistent with the observations. The decrease of r_m occurring from 18 °C cannot be the only explanation for the decline of the summer population. Other factors are involved : oxygen tension, competition.

Two types of action of the temperature, direct in spring, indirect in summer must be taken into account to evaluate the thermal impact of industries using cooling water from estuaries.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 57-61.

INTRODUCTION

Les organismes zooplanctoniques estuariens présentent une grande variabilité temporelle. Il est souvent difficile de faire la distinction entre une évolution à long terme, une composante saisonnière et des fluctuations aléa-

toires. Des travaux récents mettent en évidence des pas de temps caractéristiques pendant lesquels s'exerce un contrôle physique ou biologique de la distribution des effectifs, en particulier dans le domaine pélagique (Platt Denman, 1975; Lafleur *et al.*, 1979; Colebrook, 1981), mais peu de travaux relient les structures périodiques observées à des résultats d'ordre écophysologique.

Un des paramètres les plus importants du contrôle biologique dans les milieux côtiers et plus particulièrement dans les estuaires, est la température. La survie et le cycle biologique des organismes, notamment des formes incapables de mouvements autonomes importants, dépendent de leur réponse aux fluctuations de la température. La température a une action particulièrement nette sur la vitesse de développement des copépodes planctoniques (Mc Laren, 1963; Heinle, 1969). L'importance de ce facteur est accentuée depuis que l'on pratique des aménagements susceptibles de modifier le régime thermique (centrales électriques).

La présente étude analyse les fluctuations d'abondance du copépode *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888) dans l'estuaire de la Gironde, sur une période de 6 ans et vise à déterminer la valeur explicative du facteur température sur la dynamique de cette espèce.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Prélèvements sur le terrain

Les prélèvements ont été réalisés dans la partie moyenne de l'estuaire de la Gironde (43°35'N, 1°W) dans la zone oligo-mésosaline où *E. hirundoides* présente des populations importantes toute l'année (Castel *et al.*, 1976; Castel, 1981).

Les échantillonnages sont faits à point fixe, à l'aide d'un filet WP₂ de 200 µm de vide de maille. Deux traits (surface et fond) sont effectués toutes les 2 h, pendant un demi-cycle de marée, le filet étant immergé dans le courant pendant 1 à 2 min. Les volumes filtrés sont estimés avec des volu-compteurs T.S.K. L'échantillonnage a eu lieu de mai 1975 à juillet 1982 (interruption en 1977) avec une fréquence d'une sortie par mois en moyenne.

Élevages en laboratoire

La durée des divers stades du cycle de développement de *E. hirundoides* a été déterminée par des élevages d'individus isolés. Une femelle ovigère ou un couple, récemment prélevé dans le milieu, est placé dans une boîte à culture de 8 cm de diamètre avec de l'eau de l'estuaire (salinité 0 à 5 ‰), le volume disponible étant de 60 ml. La population issue d'une ponte est conservée dans la même boîte tout au long de son développement. La nourriture est constituée de particules détritiques provenant de la Gironde, parfois supplémentée en algues monocellulaires (*Monochrysis lutheri*, *Isochrysis galbana*). Les boîtes à culture sont placées dans un incubateur à température constante (10, 15, 20 et 25 °C) avec une photopériode de 15 h de jour et 9 h de nuit. Les élevages sont contrôlés tous les jours.

RÉSULTATS

Les variations d'abondance du copépode *E. hirundoides* entre 1975 et 1982 sont indiquées figure 1. Le nombre d'individus/m³ est généralement plus important au voisinage du fond qu'en surface. L'évolution des effectifs

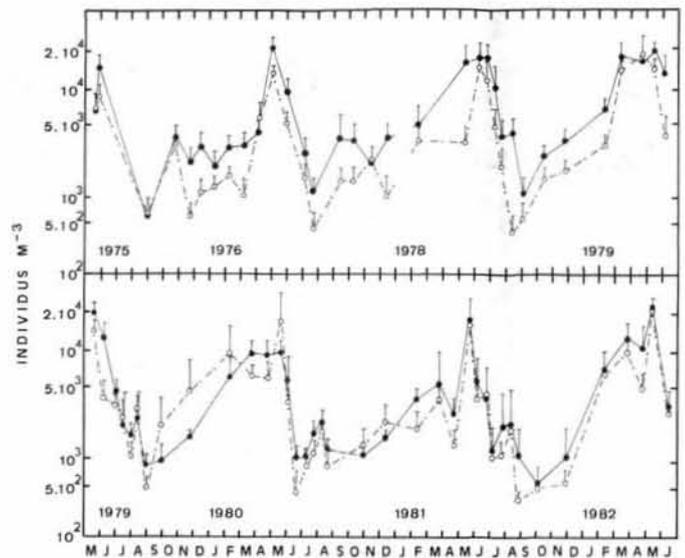


Figure 1

Série temporelle des effectifs de *E. hirundoides* en surface (trait discontinu) et au fond (trait plein) dans l'estuaire de la Gironde. Chaque point représente la moyenne de 4 à 6 prélèvements (\pm erreur standard).

Time series of *E. hirundoides* at the surface (dotted line) and near the bottom (solid line) in the Gironde estuary. Each data point represents the mean of 4-6 samples (\pm standard error).

se révèle assez reproductible d'une année à l'autre avec une période d'abondance entre fin mars et début juin. Le pic annuel d'abondance s'observe en mai-juin pour une température comprise entre 14 et 19 °C, la salinité variant de 0 à 7 ‰ suivant les années. Les effectifs passent par un minimum fin août.

Le degré de signification de cette évolution est testé par le calcul de la fonction d'autocorrélation. Le détail de la méthode est donné par Legendre et Legendre (1979); elle consiste à faire une corrélation en série des données en décalant progressivement la série par rapport à elle-même. Le décalage correspond ici à un mois (certaines données ont été interpolées, d'autres moyennées de façon à respecter un intervalle de un mois). Les chiffres correspondent aux moyennes entre les prélèvements de surface et de fond effectués pendant un $\frac{1}{2}$ cycle de marée. Les données sont considérées comme suffisamment stationnaires pour qu'il soit inutile d'en extraire la tendance. En revanche, elles sont normalisées par une transformation logarithmique et filtrées grâce au calcul d'une moyenne mobile. Le corrélogramme obtenu est représenté figure 2. Il montre une variabilité cyclique significative de l'abondance de *E. hirundoides* d'une période de 12 mois. Une telle périodicité suggère l'action d'un des facteurs importants dont l'évolution cyclique est évidente : la température.

Cette hypothèse est testée en regroupant les données d'abondances et de températures correspondantes dans un tableau de contingence (tab. 1). Un test de χ^2 montre que la distribution des effectifs n'est pas indépendante ($p < 0,001$) de celle de la température. Du tableau de contingence on tire une matrice des probabilités conditionnelles. La probabilité conditionnelle est obtenue en divisant chaque élément du tableau de contingence par la somme des observations de la

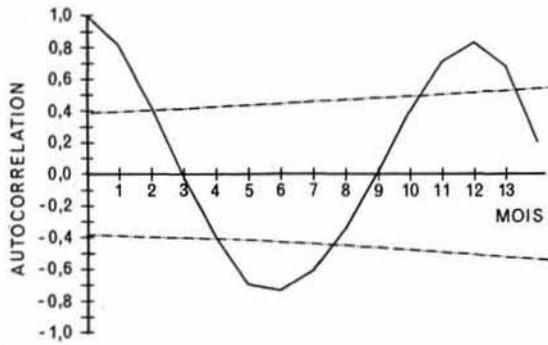


Figure 2

Autocorrélation calculée sur la série filtrée des effectifs de *E. hirundoïdes*. Les lignes pointillées indiquent une valeur de l'autocorrélation significative au seuil 5%.

Autocorrelation computed on filtered *E. hirundoïdes* series. Dashed lines indicate a significant value of the autocorrelation at the 5% significance level.

colonne où il se trouve. Cette probabilité est comparée à celle de tirer au hasard un échantillon de dénombrement d'individus (probabilité inconditionnelle) qui se calcule en divisant la somme de chaque ligne par le nombre total d'observations. Le tableau 1 montre la répartition des probabilités conditionnelles supérieures aux inconditionnelles. Il met en évidence que les plus fortes valeurs d'effectifs sont conditionnellement atteintes pour des températures comprises entre 10 et 20 °C. Des températures relativement faibles (5-10 °C) ou élevées (20-25 °C) affectent significativement l'abondance de *E. hirundoïdes*. Le même calcul a été effectué en éliminant les prélèvements d'automne (c'est-à-dire après le maximum estival). La répartition des effectifs en fonction de la température est globalement identique (tableau 1). Cependant, les probabilités conditionnelles sont sensiblement augmentées pour les classes d'abondance les plus élevées et diminuées pour les classes

d'abondances faibles (0-5 000 ind. m⁻³). Ceci traduit un effet différent de la température au printemps et en automne pour une même gamme de température. Un réchauffement des eaux n'a pas la même action qu'un refroidissement.

L'influence de la température sur la dynamique du copépode *E. hirundoïdes* est évaluée par le calcul du taux intrinsèque d'accroissement naturel à partir d'élevages en laboratoire (des résultats plus complets seront publiés par ailleurs). Ce paramètre mesure la vitesse maximum d'accroissement d'une population en l'absence de facteur limitant. Dans ce cas, la population croît de manière exponentielle :

$$N_t = N_0 e^{r_m t} \quad (1)$$

où N_t est l'effectif au temps t et N_0 l'effectif initial. Pour $t = D$, le temps de génération, la relation (1) devient :

$$r_m = \frac{1}{D} \text{Log} \frac{N_D}{N_0} \quad (2)$$

N_D , le nombre d'individus dans la population après une génération, est égal au nombre de jeunes produits par femelle multiplié par la proportion de femelles (p) dans la population adulte. Dans le cas de femelles produisant plusieurs sacs ovigères :

$$N_D = p \times N_0 \times N_e \times N_s \quad (3)$$

avec N_e , le nombre d'œufs par sac ovigère, N_s le nombre de sacs ovigères produits par femelle. Le temps de génération, D , dans le cas où il existe plusieurs pontes successives, peut être défini comme le temps séparant l'éclosion des œufs maternels et l'éclosion de la moitié des œufs filiaux. Les valeurs de ces différents paramètres sont données dans le tableau 2. Le temps de génération est relié à la température par une équation puissance

Tableau 1

Tableau de contingence et probabilités conditionnelles des effectifs de *E. hirundoïdes* pour différentes classes de température (entre parenthèses, chiffres ne tenant pas compte des prélèvements d'automne). Dans chaque cas sont indiquées la fréquence observée (en haut) et sa probabilité conditionnelle (en bas). Les probabilités conditionnelles supérieures aux inconditionnelles sont en caractère gras.

Contingency table and conditional probabilities for each class of abundance of *E. hirundoïdes* for different temperature classes (in brackets, data from the autumnal period are disregarded). In each case the number of observations (upper) and its corresponding probability are presented. Conditional probabilities greater than unconditional ones are written with bold type.

Copépodes (ind. m ⁻³)	Température (°C)								Total
	5,0 7,5	7,5 10,0	10,0 12,5	12,5 15,0	15,0 17,5	17,5 20,0	20,0 22,5	22,5 25,0	
0-1 000	20(20) 0,25(0,27)	38(17) 0,23(0,12)	13(3) 0,15(0,06)	14(5) 0,14(0,07)	18(10) 0,13(0,09)	32(18) 0,21(0,14)	60(60) 0,32(0,32)	42(42) 0,53(0,53)	237(175) 0,24(0,21)
1 000-5 000	47(42) 0,58(0,58)	61(52) 0,36(0,37)	37(15) 0,41(0,28)	40(26) 0,41(0,34)	41(29) 0,30(0,25)	50(40) 0,33(0,32)	83(83) 0,45(0,45)	30(30) 0,38(0,38)	389(317) 0,39(0,38)
5 000-10 000	6(5) 0,07(0,07)	36(36) 0,21(0,26)	21(17) 0,23(0,31)	17(17) 0,17(0,22)	29(28) 0,21(0,24)	29(26) 0,19(0,21)	27(27) 0,15(0,15)	5(5) 0,06(0,06)	170(161) 0,17(0,19)
10 000-20 000	4(3) 0,05(0,04)	26(26) 0,17(0,19)	13(12) 0,14(0,22)	17(17) 0,17(0,22)	33(33) 0,24(0,29)	23(23) 0,15(0,18)	12(12) 0,06(0,06)	2(2) 0,03(0,03)	130(128) 0,13(0,15)
> 20 000	4(3) 0,05(0,04)	8(8) 0,05(0,06)	7(7) 0,08(0,13)	10(10) 0,10(0,13)	14(14) 0,10(0,12)	17(17) 0,11(0,14)	3(3) 0,02(0,02)	0(0)	63(62) 0,06(0,07)
Total	81(73)	169(139)	91(54)	98(76)	135(115)	151(126)	185(185)	79(79)	989(843)

Tableau 2

Paramètres de dynamique des populations de *E. hirundoides* en fonction de la température (* : paramètres estimés). t_f = fécondité; D = temps moyen de génération; r_m = taux intrinsèque d'accroissement; t_2 = temps de doublement de la population.

Parameters of the population dynamics of *E. hirundoides* as a function of temperature (* : estimated parameters). t_f = fecundity; D = mean generation time; r_m = intrinsic rate of increase; t_2 = doubling time.

Température	10	15	20	25
Durée d'incubation (jours)	4,9	2,7	1,8	1,3
Nombre de sacs/♀	5*	3	2	1
Nombre d'œufs par sac	27	17	11	7
t_f	5,4	6,2	5,7	5,4
D (jours)	50,2*	32,7	22,4	16,1
r_m	0,081	0,107	0,109	0,070
t_2 (jours)	8,6	6,5	6,4	9,9

conformément à Heip (1974) :

$$D = 863 T^{-1,24} \quad (r = 0,99).$$

Le nombre d'œufs par sac ovigère a été déterminé à partir de prélèvements effectués dans l'estuaire de la Gironde. La meilleure corrélation est obtenue avec une fonction linéaire :

$$N_e = 36,7 - 1,12 T \quad (r = 0,91).$$

Le nombre de sacs ovigères émis par femelle, en élevage, est relié à la température par la relation :

$$N_s = 14,43 e^{-0,11T} \quad (r = 0,99).$$

Il n'a pas été possible de corrélérer de façon satisfaisante la proportion de femelles avec la température. Les variations du sex ratio sont toujours difficiles à interpréter chez cette espèce (Katona, 1970; Heinle, 1970; Castel, 1981). Nous avons admis une proportion de femelles de 50 %.

A partir de ces équations il est possible de calculer les variations de r_m directement en fonction de la température (tableau 2). Le potentiel de reproduction maximum se situe à 17,5 °C ($r_m = 0,111$, ce qui correspond à un temps de doublement de la population de 6,2 jours). En deçà de 15 °C et au-delà de 20 °C, le taux d'accroissement diminue nettement; il serait de 0,041 à 5 °C et de 0 à 28 °C. La fécondité, t_f , calculée comme le nombre d'œufs produits par femelle et par jour est maximum autour de 15 °C (tableau 2).

Classiquement, on représente l'évolution de la température au cours de l'année par une fonction sinusoïdale. Cette relation a été déterminée à partir des moyennes journalières de températures enregistrées entre 1974 et 1981. Le calcul de la régression donne :

$$T = 13,61 + 7,75 \cos(t + 158) \quad (r = 0,97).$$

Cette équation prévoit un maximum de température de 22,3 °C le 21 juillet et un minimum de 6 °C le 21 janvier. Elle permet de suivre l'évolution du taux d'accroissement (r_m) en fonction du temps. D'après ce modèle

le potentiel de reproduction maximum est atteint le 27 mai. Les pics d'abondance sont effectivement observés entre le 4 mai et le 5 juin suivant les années.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'évolution annuelle des effectifs de *E. hirundoides* présente une succession de phases d'abondance (mars-juin) et de déclin (août-septembre). Les plus fortes densités sont associées à des températures comprises entre 10 et 20 °C, les effectifs étant plus importants au printemps qu'en automne. La température a une influence non seulement en valeur absolue mais aussi en fonction de son régime. Ce fait rejoint les résultats de Bradley (1978) montrant que *E. affinis* s'acclimate plus vite à une augmentation de température qu'à une diminution.

L'évolution du potentiel de reproduction de *E. hirundoides* en fonction de la température est de type parabolique (maximum à 17,5 °C). Le seul facteur température peut rendre compte du pic annuel d'abondance mais il ne peut suffire à expliquer le déclin des populations en été. En effet, aux températures maximales enregistrées dans l'estuaire de la Gironde (22-23 °C) le taux d'accroissement, bien qu'en diminution sensible, est identique à celui calculé pour une température de 12 °C alors que les effectifs moyens en été sont trois fois plus faibles.

Les densités sont affectées par une diminution de l'oxygène bien que *E. hirundoides* soit résistant aux faibles concentrations (moins de 1 ml O₂/l d'après Vargo et Sastry, 1978). Nos observations permettent de situer les valeurs critiques autour de 4,5 ml O₂/l à 18 °C et 6 ml O₂/l à 20 °C (pourcentages de saturation de 60-70 % et 80-90 % respectivement). La moyenne de saturation des eaux de la Gironde est de 90 % environ, mais on note couramment des déficits de 20 à 40 % en été. En cette saison la concentration en oxygène est presque toujours un facteur limitant.

Une autre raison du déclin des populations pourrait être d'ordre biologique. En été *E. hirundoides* est confiné dans la zone oligo-mésohaline (0-10 ‰) alors qu'en hiver il peut coloniser tout le domaine mésohalin (0-18 ‰). Pourtant, sa tolérance à la température augmente avec la salinité jusqu'à 15 ‰ (Heinle, 1969; Bradley, 1975). Dans l'estuaire, *E. hirundoides* cohabite, en août-septembre, avec le copépode *Acartia tonsa* parfois abondant et qui présente un taux de croissance très supérieur à celui de *E. hirundoides* (Heinle, 1969). Les températures estivales confèrent à *A. tonsa* un avantage compétitif lui permettant d'élargir son aire de répartition au détriment de *E. hirundoides*.

En conclusion, la température a un rôle moteur direct dans l'établissement du cycle de *E. hirundoides* au printemps. En revanche, son action sur les populations estivales s'exerce de manière indirecte. Tout aménagement dans un estuaire, comme celui de la Gironde, susceptible de modifier le régime de température (centrales nucléaires), doit prendre en compte ce double aspect.

Remerciements

Ce travail a bénéficié du concours financier du CNEXO (Centre National pour l'Exploitation des Océans;

programme « Surveillance écologique du site du Blayais »). Nous remercions MM. De Ressaiguiet et Severac (Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Université de Bordeaux I) pour leur collaboration sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- Bradley B. P.**, 1975. The anomalous influence of salinity on temperature tolerances of summer and winter populations of the copepod *Eurytemora affinis*, *Biol. Bull.*, **148**, 26-34.
- Bradley B. P.**, 1978. Increase in range of temperature tolerance by acclimation in the copepod *Eurytemora affinis*, *Biol. Bull.*, **154**, 177-187.
- Castel J.**, 1981. Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde, *Oceanis*, **6**, 535-577.
- Castel J., Arzul G., Lissalde J. P.**, 1976. Étude préliminaire du plancton de l'estuaire de la Gironde, *J. Rech. Océanogr.*, **1**, 17-24.
- Colebrook J. M.**, 1981. Continuous plankton records : persistence in time-series of annual means of abundance of zooplankton, *Mar. Biol.*, **61**, 143-149.
- Heinle D. R.**, 1969. Temperature and zooplankton, *Chesapeake Sci.*, **10**, 186-209.
- Heinle D. R.**, 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **20**, 360-372.
- Heip C.**, 1974. A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of copepods, *Biol. Jaarb.*, **42**, 121-125.
- Katona S. K.**, 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *Eurytemora herdmanni* in laboratory cultures, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **20**, 373-384.
- Lafleur P. E., Legendre L., Cardinal A.**, 1979. Dynamique d'une population estuarienne de diatomées planctoniques : effet de l'alternance des marées de morte-eau et de vive-eau, *Oceanol. Acta*, **2**, 3, 307-315.
- Legendre L., Legendre P.**, 1979. *Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques*, Masson et Presses de l'Université du Québec, 247 p.
- Mc Laren I. A.**, 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration, *J. Fish. Res. Bd Canada*, **20**, 685-727.
- Platt T., Denman K. L.**, 1975. Spectral analysis in ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 189-210.
- Vargo S. L., Sastry A. N.**, 1978. Interspecific differences in tolerance of *Eurytemora affinis* and *Acartia tonsa* from an estuarine basin to low dissolved oxygen and hydrogen sulfide, in : *Physiology and behaviour of marine organisms* edited by D. S. Mc Lusky and A. J. Berry, Pergamon Press, 219-226.

