

**ETUDE DE LA SENSIBILITE THERMIQUE DES LARVES  
DU CRUSTACE DECAPODE :  
*PALAEEMON SERRATUS* (PENNANT)**

par Patrick LASSUS et Pierre MAGGI<sup>(1)</sup>

**Introduction.**

Les travaux présentés ici ont trait à une partie d'une étude générale effectuée à l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes (I.S.T.P.M.) afin de prévoir les effets sur le milieu marin de l'implantation littorale de centrales nucléaires en Manche et sur les côtes atlantiques<sup>(2)</sup>. Dans un premier temps, l'influence de chocs thermiques sur le phytoplancton transitant dans les condenseurs des centrales a été déterminée expérimentalement ; dans ce but un appareillage a été mis au point et un protocole général adopté (MAGGI *et al.*, 1976). Avec une méthodologie très proche, l'étude des effets de chocs thermiques sur le développement larvaire du « bouquet » (*Palaemon serratus*) a été entreprise par la suite.

D'emblée il apparaît que les expériences de chocs thermiques proprement dits — et non de résistance thermique — sont peu nombreuses. On peut rappeler une étude réalisée par MATUTANI (1961) concernant les effets de différentes températures d'acclimatation (5, 10, 20 et 30° C) sur la survie d'un copépode (*Tigriopus japonicus*) dont la température d'élevage est portée à 38,6°. Les résultats mettent en évidence l'importance du passage de la température d'élevage à la température d'acclimatation et de la durée de cette phase préparatoire. La température initiale induisant la plus grande sensibilité au choc thermique est alors de 20° C et les femelles du copépode plus résistantes que les mâles.

Par la suite, GOSSE et BUNTING (1976) citent des travaux similaires sur des crustacés marins ou d'estuaire. Des élévations thermiques ( $\Delta T$ ) de 10° C seraient létales en 48 heures pour les copépodes *Eurytemora affinis* et *Acartia tonsa* avec des températures finales de 25 et 30°, et une élévation de 9° aurait le même effet pour le mysidacé *Mysis relicta* avec une température finale de 16°. Toujours en 1976, GRAS *et al.* testent l'influence de chocs thermiques sur les larves de l'araignée de mer *Maia squinado* ; les températures initiales sont 16, 18, 20, 22 et 24° C, et les  $\Delta T$  : 10, 12 et 17° C. D'après ces travaux, il semblerait que les effets observés soient davan-

---

(1) P. LASSUS et P. MAGGI, I.S.T.P.M., Nantes.

(2) Travail effectué sous contrat E.D.F. (Direction de l'Équipement de Paris).

tage imputables au « choc » reçu par les organismes lors de l'élévation de température, qu'à la durée d'exposition à  $T + \Delta T$ . Des survies supérieures à 50 % ne pourraient être obtenues que pour une température finale inférieure à 31° C.

Une étude importante a été effectuée par PATTEN (1977) sur les larves zoës de 10 espèces de crabes littoraux. Les durées d'exposition sont de 20 minutes et les températures initiales sont celles du milieu aux différentes époques de l'année. Il en ressort que, si un  $\Delta T$  de 12° C est bien supporté par toutes les espèces citées, deux espèces ont une température létale 50 % (TL 50) correspondant à un  $\Delta T$  proche de 15° C, et les autres ne présentent de mortalités significatives que pour des élévations thermiques supérieures à 18° C.

Enfin, plus récemment, CRADDOCK (1979) mesure les effets de chocs thermiques de courte durée (15 minutes) sur la survie d'un euphausiacé (*Euphausia pacifica*) maintenu à une température initiale de 9 ou 11° C ; une température finale de 23-24° C provoque 11 à 53 % de mortalité par effet thermique seul, soit un  $\Delta T$  de 13-14° C.

Nos travaux s'inscrivent donc dans une investigation plus générale ayant trait à la résistance thermique des crustacés planctoniques. D'autre part, ils complètent et vérifient les résultats obtenus par LIORZOU et PÉRONNET (1979). Rappelons en effet que dans le cas de notre travail il s'agit d'élevages individuels tandis que les expérimentations de ces auteurs se rapportent à des élevages en masse, avec des méthodologies différant légèrement en ce qui concerne le conditionnement des larves expérimentées. Ceci nous amène à détailler plus attentivement notre protocole expérimental.

### 1. Méthodologie.

#### a) Obtention des larves.

Il est relativement aisé d'obtenir d'octobre à juin des femelles grainées de *Palaemon serratus* et de les faire pondre en laboratoire (LASSUS et MAGGI, 1977 et 1981). D'autre part, l'élevage des larves à partir du stade 1 jusqu'aux postlarves ne présente pas de difficultés majeures (SOLLAUD, 1923 ; REEVE, 1969 ; FIGUEIREDO, 1973 ; CAMPILLO, 1975) et la technique utilisée au laboratoire est éprouvée depuis 6 ans.

Ces larves se trouvent toute l'année dans le plancton en Manche (GURNEY, 1923 ; LEBOUR, 1947) et en Méditerranée pendant une très longue période de l'année (BOURDILLON-CASANOVA, 1960). Celles qui ont été utilisées proviennent de femelles pêchées au large du Croisic ou de Roscoff<sup>(3)</sup> et placées — pour le transport au laboratoire — en eau de mer oxygénée.

Afin d'obtenir la ponte dans des délais assez brefs, chaque femelle grainée est isolée dans de petits volumes (2 à 4 litres) d'eau de mer filtrée (sur membrane Millipore 0,22 microns) à la température initiale choisie pour l'expérience. Notons que la salinité de l'eau d'élevage est comprise entre 31 et 33 ‰.

#### b) Protocole expérimental et conditions d'élevage.

Dès l'éclosion, les larves sont nourries de nauplii d'*Artemia salina* puis elles sont conservées à la température d'expérience pendant 24 heures afin d'éliminer les individus les moins résistants. Au moment de l'expérimentation, des lots de 60 larves sont constitués, correspondant à chaque essai et aux témoins, et sont ensuite aspirés à travers le montage expérimental (fig. 1) décrit dans les précédents travaux (MAGGI *et al.*, 1976).

Des essais préliminaires réalisés en 1976 ont montré que le choc mécanique subi pendant le passage dans le serpentin et au cours des brassages consécutifs est négligeable (5 jours après le transit la mortalité est inférieure à 10 %). Après retour en 12 heures à la température initiale, les larves sont récupérées, la mortalité évaluée et les survivantes transférées séparément en cristallisoirs pyrex de 15 ml contenant 10 ml d'eau de mer à la température initiale. Nous avons choisi une gamme de températures d'acclimatation selon des critères imposés par "Electricité de France", soit 12, 16, 18, 20, 22 et 24° C.

(3) Nous remercions les pêcheurs caseyeurs du Croisic et le personnel de la Station biologique de Roscoff pour leur approvisionnement en crevettes. Nous remercions également M. CADIOU et M. DELAPORTE pour leur participation au traitement graphique des données.

Les autres conditions expérimentales restent pratiquement inchangées par rapport aux précédents travaux sur le phytoplancton. soit : élévations thermiques : 10, 12, 15 et 17° C et paliers thermiques : 5, 15 et 25 minutes.

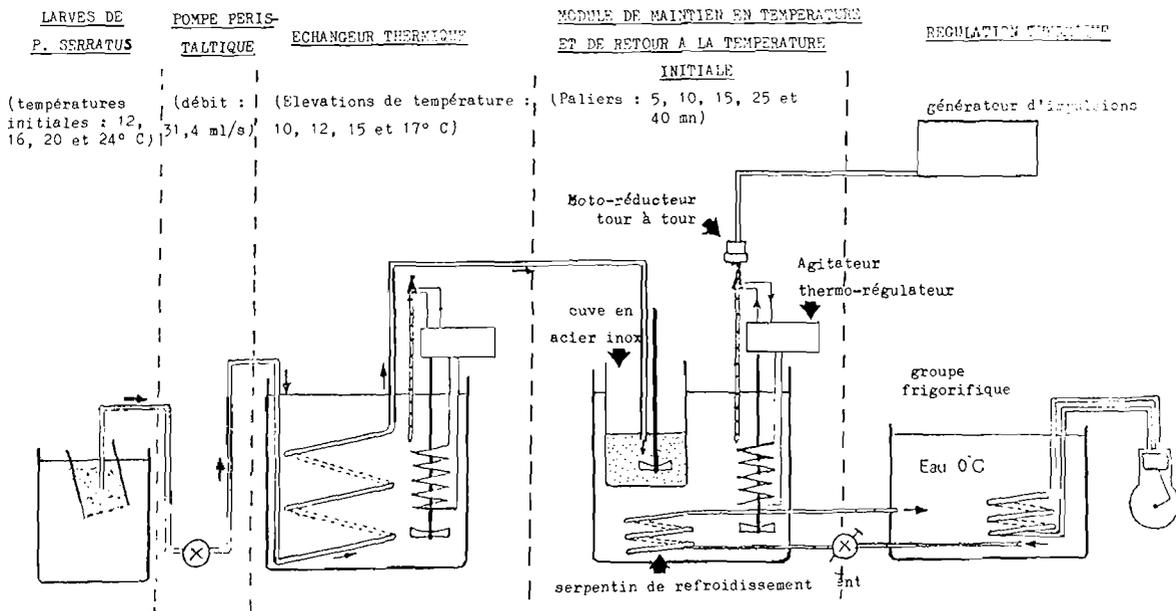


FIG. 1. — Schéma du dispositif expérimental.

Après l'expérience, les larves sont ensuite examinées chaque jour, l'eau de mer étant renouvelée dans tous les cristallisoirs à l'occasion de la distribution d'aliments vivants tous les deux jours. Journallement, nous avons déterminé pour toutes les expériences relatées : les pourcentages de mues et les pourcentages cumulés de survie.

Pour certains essais à long terme, nous avons en outre évalué les pourcentages cumulés de métamorphoses et le nombre moyen de mues précédant ce stade. Cependant, nous avons limité, pour des raisons explicitées plus loin, la durée des expérimentations aux quatre premiers stades larvaires (fig. 2).

## 2. Résultats.

Dans un premier temps, nous avons voulu donner un aperçu des conditions naturelles de développement des stades larvaires de *P. serratus* aux quatre températures initiales imposées. Tous les résultats graphiques ont été effectués grâce au support matériel du Centre de Calcul de Nantes<sup>(3)</sup>.

### a) La survie et la mue larvaires à quatre températures initiales.

Les fréquences des mues, la survie et les pourcentages de métamorphoses ont été représentées sur la figure 3, pour les quatre températures initiales testées, soit : 12, 16, 20 et 24° C.

A 12° C le développement est considérablement ralenti (fig. 3 A), les larves se nourrissent peu des artémies qui leur sont données. Les périodes d'intermue varient de 5 à 10 jours et la survie est faible dès la 3<sup>e</sup> mue (inférieure à 50 %).

A 16° C (fig. 3 B) les intermues sont raccourcies (3 à 4 jours), mais dès le 30<sup>e</sup> jour la survie est de l'ordre de 50 % et continue à diminuer progressivement. Les métamorphoses apparaissent le 42<sup>e</sup> jour et sont complètes au 76<sup>e</sup> jour, soit une période de 34 jours.

A 20° C les résultats sont apparemment les meilleurs : survie jamais inférieure à 80 % pendant

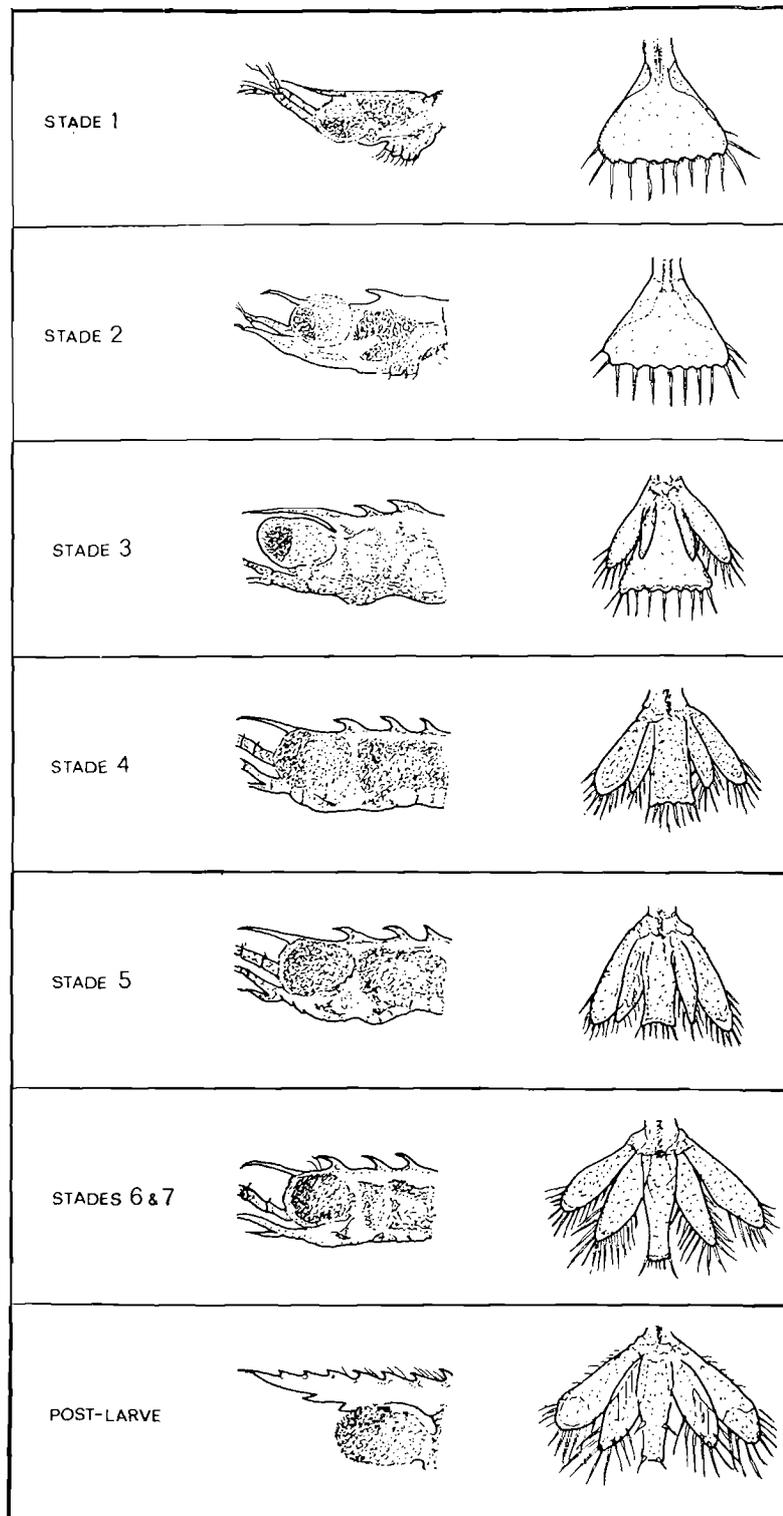


FIG. 2. — Evolution des régions thoracique et caudale au cours du développement larvaire de *Palaemon serratus* (d'après CAMPILLO, 1975).

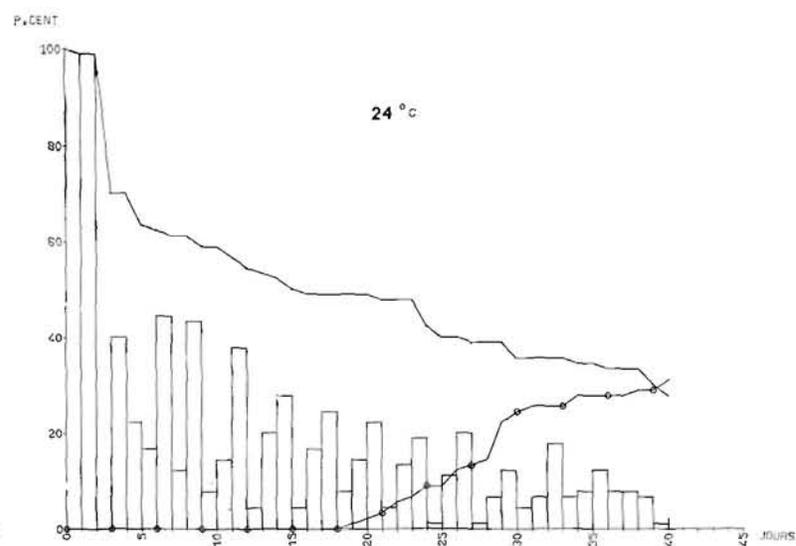
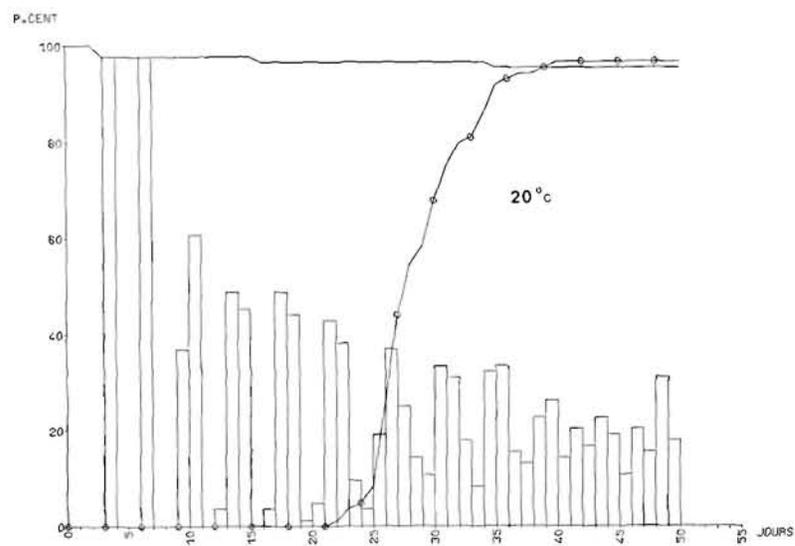
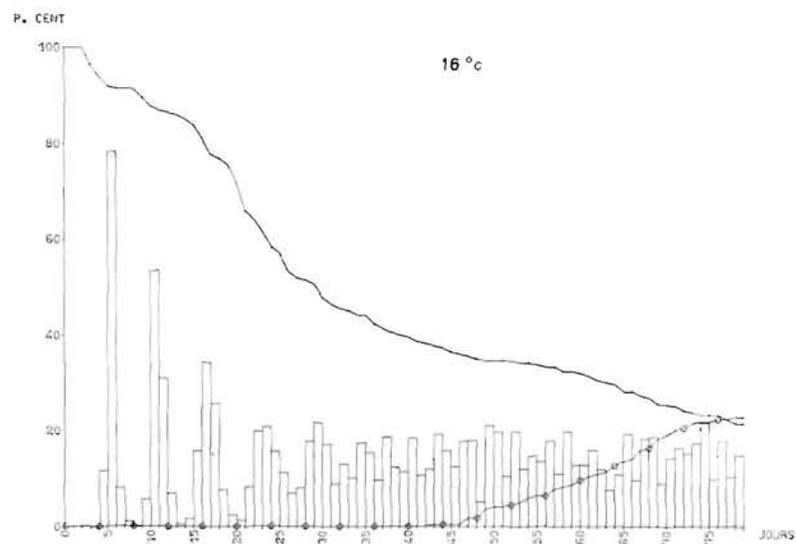
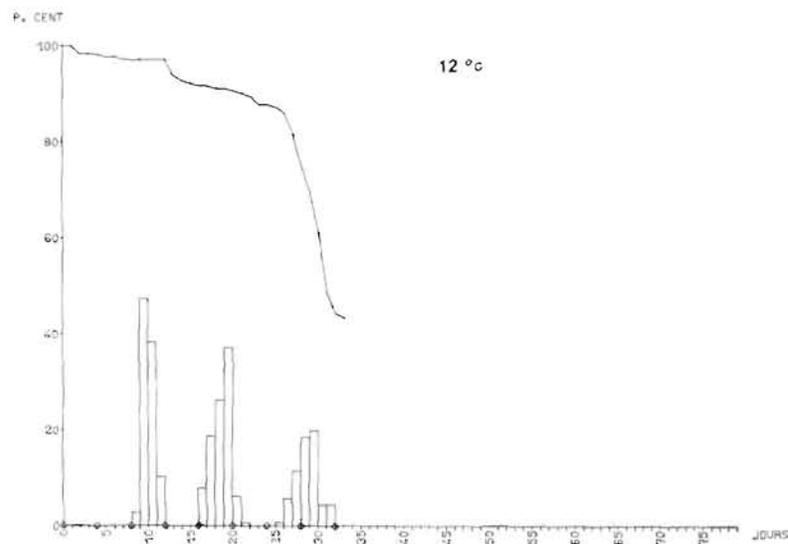


FIG. 3. — Pourcentages de mues (histogrammes), de survies (—) et de métamorphoses (—o—) des larves de *Palaemon serratus* à 12, 16, 20 et 24° C.

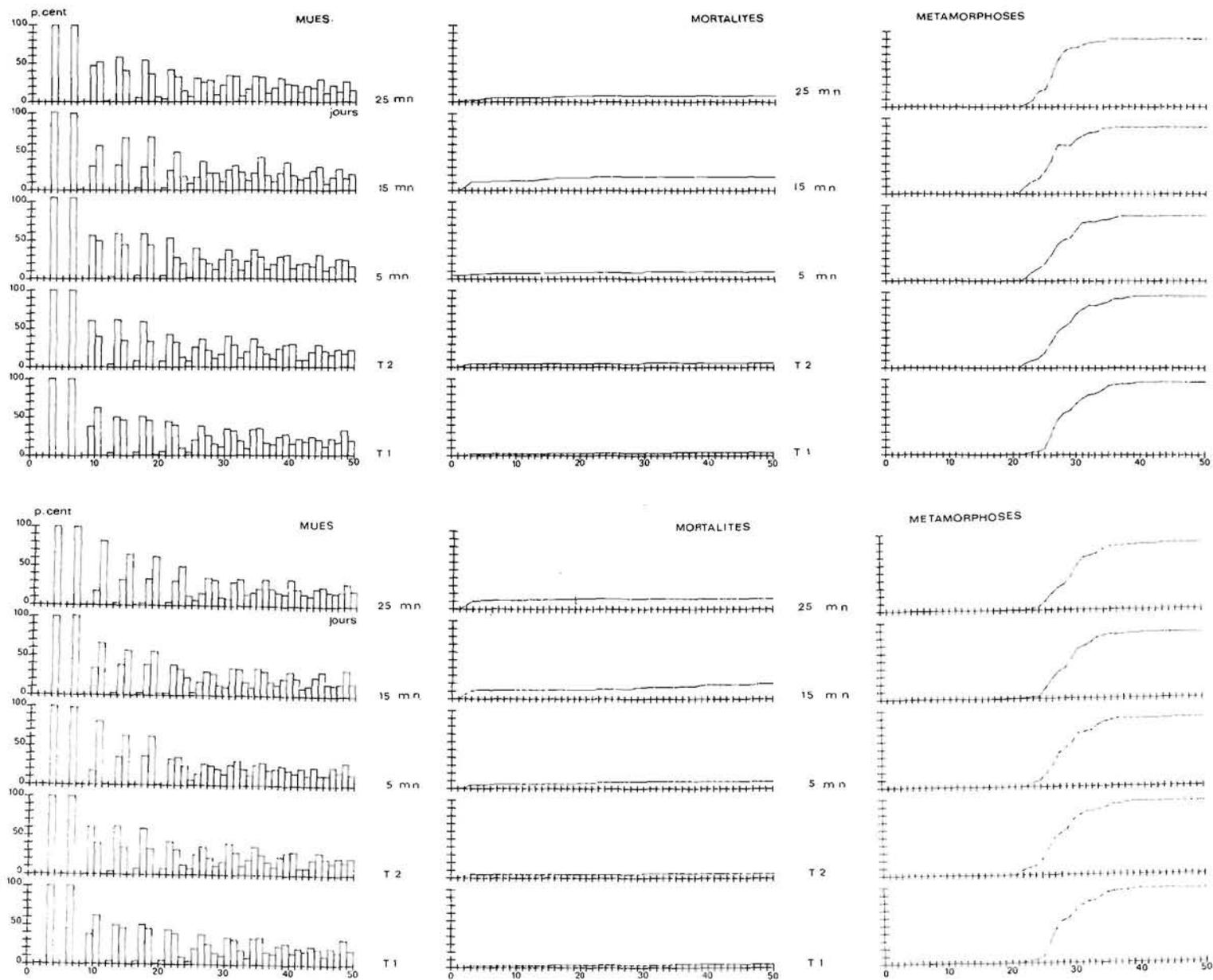


FIG. 4. — Pourcentages de mues, de mortalités et de métamorphoses pour une élévation thermique de 10° C (en haut), pour une élévation thermique de 12° C (en bas).

50 jours, intermues très régulières de 2 jours, apparition des métamorphoses le 21<sup>e</sup> jour et pour une période de 20 jours (fig. 3 C).

A 24° C (fig. 3 D) la survie chute rapidement à la deuxième mue et diminue ensuite graduellement pour être de l'ordre de 50 % vers le 16<sup>e</sup> jour. Les mues sont très rapprochées (1 jour d'intermue) et en revanche les métamorphoses apparaissent tôt, dès le 18<sup>e</sup> jour, pour être complètes au 39<sup>e</sup> jour, soit une période de 21 jours.

De l'ensemble de ces résultats, il apparaît que la température optimale pour le développement — dans nos conditions expérimentales — soit proche de 20° C et que les températures extrêmes : 12 et 24° C conduisent à des développements difficiles en raison d'un métabolisme ralenti ou au contraire accéléré, mais dans tous les cas préjudiciable à la survie des individus moins résistants, facteurs dont il faudra tenir compte lorsque se surajouteront des élévations thermiques.

b) Expériences à long terme de chocs thermiques à 20° C.

Afin de mesurer les effets potentiels à long terme d'un choc thermique sur le développement et l'apparition des métamorphoses à 20° C, nous avons choisi de tester deux élévations thermiques : 10 et 12° C. En effet, les  $\Delta T$  élevés (15 et 17° C) entraînent une mortalité quasi totale en moins de 5 jours comme l'ont montré des essais préliminaires, et il était plus opportun d'essayer d'estimer un effet à plus long terme de  $\Delta T$  faibles.

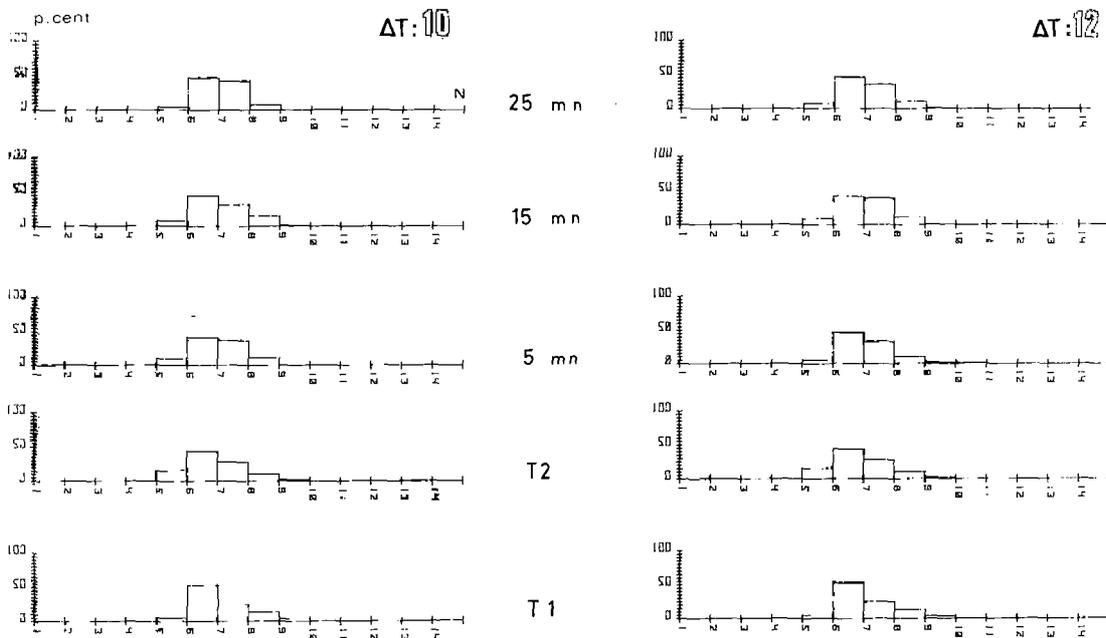


FIG. 5. Distributions des nombres moyens de mues avant la métamorphose.

Cette expérience a été suivie pendant 50 jours et les résultats concernant les mues, les mortalités et les métamorphoses sont représentés sur la figure 4. Par ailleurs, les fréquences relatives des distributions des nombres de mues observées avant la métamorphose, pour chaque lot de larves considéré, sont représentées sur la figure 5. L'examen de ces graphiques révèle une absence significative de différence sur les 3 paramètres testés entre témoins et essais, et un mode unique pour tous les essais dans la distribution des nombres de mues avant métamorphose (6 mues).

A la suite de ces deux expériences, il nous est paru plus opportun de mesurer les effets du choc thermique à court terme — soit pendant les 4 premiers stades — du fait de l'absence quasi certaine d'actions nocives sur le développement à long terme.

c) Effets de chocs thermiques à court terme appliqués à partir des quatre températures initiales étudiées.

A partir des températures initiales 12, 16, 18, 20, 22 et 24° C, ont été appliquées les élévations thermiques 10, 12, 15 et 17° C. Les résultats sont exprimés en terme de pourcentages de survie pour les 3 paliers testés, soit 5, 15 et 25 mn d'exposition à  $T_i + \Delta T$ . La durée de l'expérimen-

$T_i + \Delta T$ (°C)	$T_i$ (°C)	$\Delta T$ (°C)	Durées des paliers (minutes)		
			5	15	25
22	12	10	85	92	112
24	12	12	106	114	114
26	16	10	86	93	86
27	12	15	110	112	101
28	18	10	106	106	94
28	16	12	93	89	81
29	12	17	110	84	75
30	18	12	103	95	106
30	20	10	89	89	86
31	16	15	88	33	25
32	20	12	75	86	75
32	22	10	92	95	96
33	18	15	85	84	72
33	16	17	66	0	0
34	22	12	100	96	57
34	24	10	51	88	100
35	18	17	53	3	0
35	20	15	6	0	0
36	24	12	0	0	0
37	20	17	0	0	0
37	22	15	0	0	0

TABLE. I. — Pourcentages de survie, par rapport aux témoins, des larves de *P. serratus* parvenues au 4<sup>e</sup> stade, en fonction des différentes conditions thermiques expérimentées ( $T_i$  = température initiale,  $\Delta T$  = élévation thermique).

tation est fonction du temps mis pour obtenir le stade 4, durée qui est évidemment liée à la température d'élevage. Afin d'établir des diagrammes représentatifs de la survie des différents

lots de larves expérimentés, nous avons représenté, sur le tableau 1, les pourcentages de survie, calculés par rapport à ceux des témoins, des larves parvenues au 4<sup>e</sup> stade, en fonction des températures obtenues en fin d'élevation thermique.

En analysant de plus près l'ensemble de ces résultats, il apparaît que, pour des températures finales atteintes ( $T_i + \Delta T$ ) très voisines, les valeurs de survie obtenues peuvent varier nettement, ce qui indiquerait une part importante de l'amplitude de l'élevation thermique dans l'apparition des mortalités. Ainsi des températures finales de 31° C (16 + 15°) et 32° C (20 + 12°) entraînent des survies très dissemblables lorsque le palier est supérieur ou égal à 15 mn. Ces résultats sont encore plus probants pour les températures finales 32° C (20 + 12°) et surtout 33° C (16 + 17° et 18 + 15°) où ces écarts sont maximums. L'ensemble de ces observations confirme

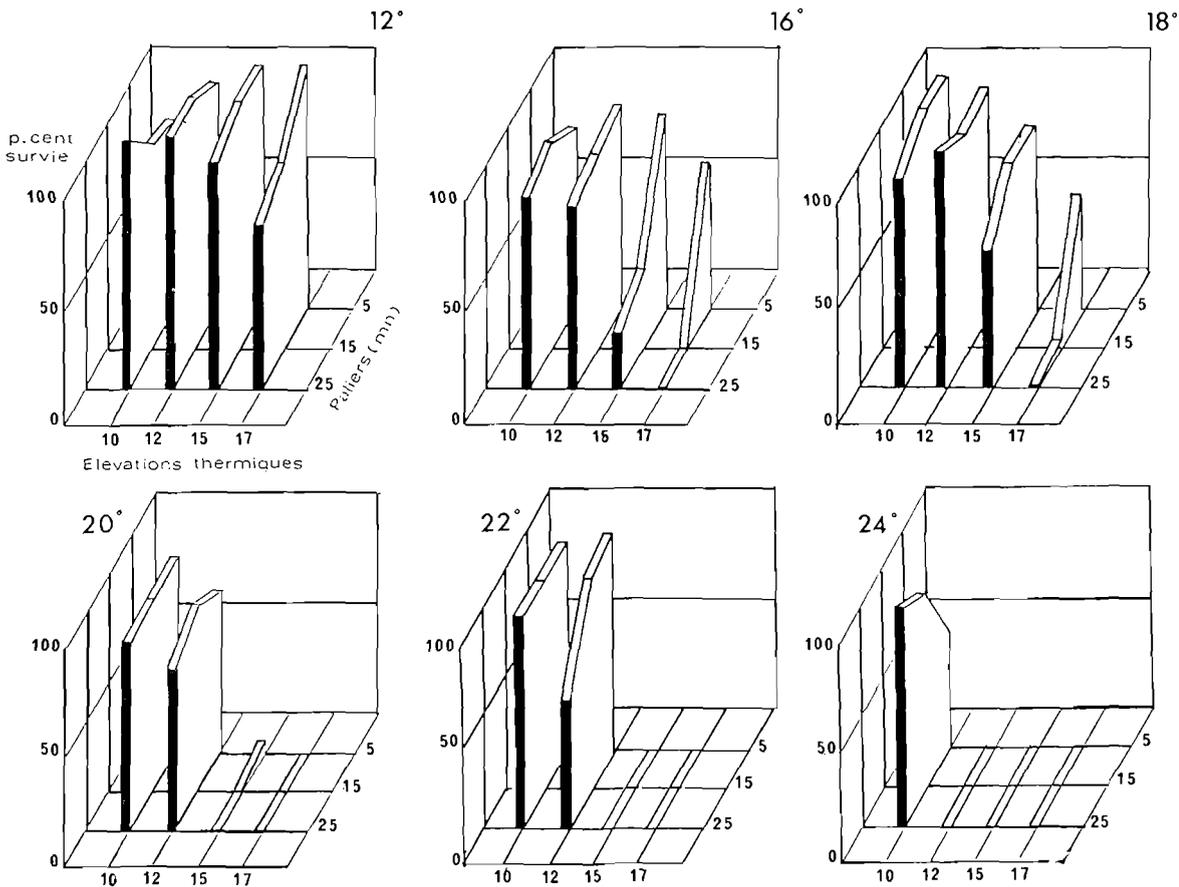


FIG. 6. — Pourcentages de survie, calculés par rapport au témoin, des larves de *P. serratus* parvenues au stade 4 pour chaque conditionnement thermique (températures initiales: 12, 16, 18, 20, 22 et 24° C).

un effet létal partiellement imputable à l'amplitude de l'élevation thermique elle-même, la température initiale intervenant également puisque les premières mortalités importantes sont enregistrées à partir de 33° C (16 + 17°) de température finale.

Nous avons synthétisé graphiquement ces résultats sur la figure 6 en représentant, pour chaque température initiale testée, les pourcentages de survie par rapport au témoin des couples: amplitude de l'élevation thermique — durée du palier thermique. Ce type de représentation cerne de plus près la réalité, car une intégration de l'effet thermique en terme de « quantité de chaleur absorbée » ne permet pas d'apprécier l'équilibre  $T_i + \Delta T$ .

Enfin, nous avons tenté de représenter sur la figure 7 l'évolution globale, pour toutes les expériences réalisées, de la survie larvaire au stade 4 en fonction de la température finale atteinte.

Ainsi, malgré les points extrêmes (31° C) dus à l'effet intrinsèque du  $\Delta T$ , le seuil, voisin de 34° C, paraît inchangé, quelle que soit la durée du palier thermique. Parallèlement, à partir des couples de données : température finale/survie représentés sur la figure 7, nous avons cherché à tracer les droites de corrélations applicables aux températures : 28 à 36° C. C'est en effet à l'intérieur de ces limites que l'essentiel des variations de survie a lieu, soit un rapport de 0 à 100.

Les équations des droites correspondantes sont respectivement :

pour 5 mn :  $y = - 7,6954 x + 326,2426$  (avec un coefficient de sécurité : 99,9 %) ;

pour 15 mn :  $y = - 9,8014 x + 381,0452$  (avec un c.s. : 99 %) ;

pour 25 mn :  $y = - 10,3831 x + 395,4571$  (avec un c.s. : 99 %).

Le tracé de ces droites est représenté dans la figure 8. On note d'emblée qu'elles ont des pentes voisines, au moins pour les paliers 15 et 25 mn. D'autre part, les paramètres de corrélation transformés,  $Z$  (échantillon avec  $n < 30$ ), calculés à partir des coefficients de corrélation

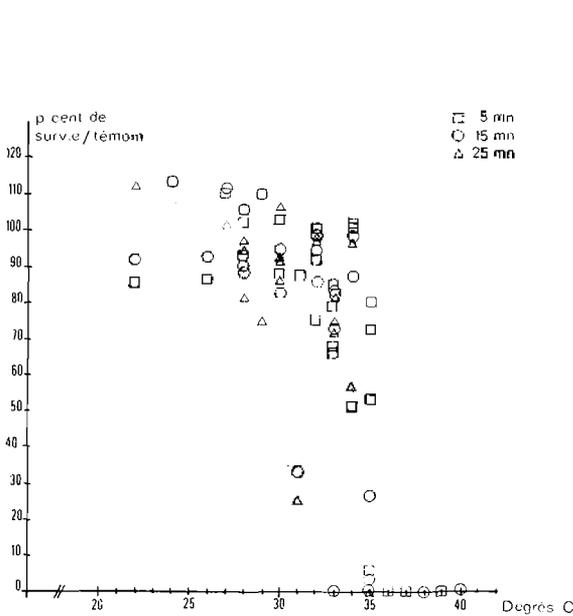


FIG. 7. — Evolution de la survie en fonction de la température atteinte pour 3 durées d'échauffement.

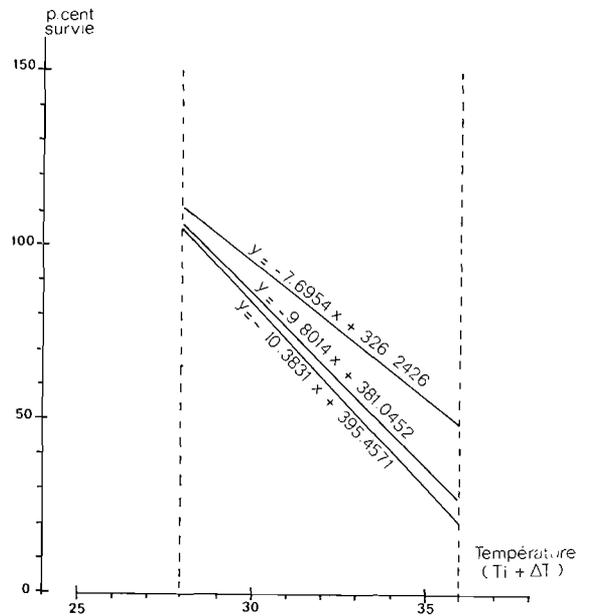


FIG. 8. — Droite de régression pour les couples température/survie à 5, 15 et 25 mn entre 28 et 36° C.

par la formule :  $Z = - \text{Log} \frac{1+r}{1-r}$  ( $r$  : coefficient de corrélation), ont été comparés deux à deux.

Nous avons voulu ainsi déterminer l'existence d'une différence significative entre les couples : température/survie pour 5, 15 et 25 mn.

Pour ce faire, nous calculons dans un premier temps :  $d_z = Z_5 - Z_{15}$ , ou  $Z_5 - Z_{25}$ , ou  $Z_{15} - Z_{25}$ , et l'écart-type :

$$S_{d_z} = \sqrt{\frac{1}{n_5 - 3} + \frac{1}{n_{15} - 3}} \quad (\text{pour } d_z = Z_5 - Z_{15} \text{ par exemple})$$

Cette formule s'appliquant aux deux autres comparaisons.

Le rapport  $\frac{d_z}{S_{d_z}}$ , s'il est inférieur à 2 (c.s. : 95 %), ce qui est le cas pour nos trois propositions,

permet d'affirmer qu'il n'y a pas de différence significative entre ces trois coefficients de corrélation. D'autre part, l'application du test de Wilcoxon montre — au vu des variabilités propres

aux données analysées — qu'on ne peut mettre en évidence de différence significative entre les 3 paliers testés, comparés 2 à 2.

De l'ensemble de ces données, il semble se dégager que le facteur « durée d'échauffement » n'intervient dans la survie qu'à partir d'une valeur  $x$  qu'il faudrait estimer et à partir de laquelle toute augmentation du palier ne modifiera que très peu les réductions de survie observées.

### Conclusion.

L'ensemble des expérimentations réalisées à partir de contraintes thermiques variables sur le développement larvaire de *P. serratus*, permet d'aboutir aux constatations suivantes :

des élevages individuels permettent d'obtenir les meilleurs taux de survie chez les groupes-témoins et de neutraliser, par une nourriture dense et l'absence de cannibalisme intraspécifique, des facteurs pouvant interférer avec les résultats imputables uniquement aux expériences ;

des élévations thermiques faibles (10 et 12° C) n'entraînent pas d'effets secondaires sur les post-larves lorsque le développement a lieu à 20° C :

si la TL 50 est voisine de 34° C, des effets létaux sont néanmoins constatés dès une température finale de 31° C, d'autant plus accentués que le  $\Delta T$  est élevé ;

quelle que soit la durée de l'échauffement, la relation : mortalités/température atteinte est semblable et ce facteur « durée » ne semble pas jouer un rôle prépondérant dans les mortalités observées, ce qui accrédirait une réponse physiologique très rapide de la part des organismes.

Ces observations tendent à montrer la nécessité d'approfondir davantage les effets thermiques des centrales sur le méroplancton « crustacé » à mues fréquentes.

### BIBLIOGRAPHIE

- BOURDILLON-CASANOVA (L.), 1960. — Le méroplancton du golfe de Marseille. Les larves de crustacés décapodes. — *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, **30** (18) : 286.
- CAMPILLO (A.), 1975. — Données pratiques sur l'élevage au laboratoire des larves de *Palaemon serratus* (Pennant). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **39** (4) : 381-394.
- CRADDOCK (D.), 1979. — Effect of thermal increases of short duration on survival of *Euphausia pacifica*. — *Fish Bull.*, **76** : 895-900.
- FIGUEIREDO (M.J.), 1973. — Some food studies in the larval rearing of *Palaemon serratus* (Pennant). — *Cons. int. Explor. Mer. CM.* 1973/K : 5.
- GOSS (L.B.) et BUNTING (D.L.), 1976. — Thermal tolerance of zooplankton. — *Wat. Res.*, **10** : 387-398.
- GRAS (H.), MÉCHIN (P.), TARAUD (R.) et AUDINEAU (P.), 1977. — Note préliminaire concernant l'influence des chocs thermiques sur les larves de l'araignée de mer *Maia squinado* L. Journées de la thermoécologie, Brest, 15-16 novembre 1976. Publ. spéc. 203-214.
- GURNEY (R.), 1923. — Some notes on *Leander longirostris* Milne Edwards and other British prawns. — *Proc. zool. Soc. London* : 97-123.
- LASSUS (P.) et MAGGI (P.), 1977. — Etude des effets d'effluents de fabrication de dioxyde de titane sur le développement larvaire d'un crustacé décapode : *Palaemon serratus* (Pennant). — *Rev. trav. Inst. Pêches marit.*, **41** (4) : 325-374.
- 1981. — Utilisation des larves de la crevette rose [*Palaemon serratus* (Pennant)] pour le contrôle de l'impact biologique des nuisances sur le milieu marin. — *Journ. français d'hydrobiologie* (sous presse).
- LEBOUR (M.V.), 1947. — Notes on the inshore plankton of Plymouth. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **26** (4) : 527-547.
- LORZOU (B.) et PÉRONNET (I.), 1979. — Etude expérimentale de chocs thermiques appliqués à des larves de *Palaemon serratus*. — Journées de la thermoécologie, Nantes, 14 et 15 novembre 1979.
- MAGGI (P.), LASSUS (P.) et ABARNOU (A.), 1977. — Influence de chocs thermiques sur la croissance d'une diatomée : *Phaeodactylum tricornerutum* Bohi. — Journées de la thermoécologie, Brest, 15 et 16 novembre 1976.

- MATUTANI (K.), 1961. — Studies on the heat resistance of *Tigriopus japonicus*. — *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **9** (2) : 133-165.
- PATTEN (B.G.), 1977. — Short-term thermal resistance of zoeae of 10 species of crabs from Puget Sound. — *Fish Bull.*, **75** (3) : 555-559.
- REEVE (M.R.), 1969. — The laboratory culture of the prawn *Palaemon serratus*. — *Fish. Invest. London*, Ser. II, **26** (1) : 37.
- SOLLAUD (E.), 1923. — Le développement larvaire des Palaemonidae. — *Bull. biol. France. Belgique*, **57** : 509-603.