

# LA PRODUCTION CHEZ LES CRUSTACÉS

## RÔLE DANS LES ÉCOSYSTÈMES ET UTILISATIONS

**N.N. KHMELEVA**  
**A.P. GOLOUBEV**

*traduit du russe*  
*par*  
**Ch. BELLON**



**IFREMER**

**N.N. KHMELEVA & A.P. GOLOUBEV**

*Académie des Sciences et Techniques de Biélorussie  
Institut de Zoologie - MINSK.*

# **LA PRODUCTION CHEZ LES CRUSTACÉS RÔLE DANS LES ÉCOSYSTÈMES ET UTILISATIONS**

traduit du russe par

**Chantal BELLON-HUMBERT**

*Chargée de recherche*

*au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS).*



ISBN 2-905 434-09-0, 1986

Ce livre a paru, en URSS, sous les références suivantes :

N.N. KHMELEVA & A.P. GOLOUBEV  
Académie des Sciences et Techniques de Biélorussie  
Institut de Zoologie - MINSK

**PRODUCTION DE CRUSTACÉS POUR L'ALIMENTATION ET L'INDUSTRIE**  
(production germinale et exuviale)

Cette monographie est la première dans la littérature mondiale à établir par une recherche systématique les lois générales qui régissent la production des rejets organiques et structurés par les Crustacés au cours de leur vie. Les indications données concernent le poids des oeufs et les exuvies, leur réserve en énergie, la durée des périodes de reproduction et des cycles de mue, la fécondité, etc. chez les Crustacés d'intérêt commercial, alimentaire ou industriel. Les caractères quantitatifs de ces phénomènes ont été déterminés, c'est-à-dire : la vitesse de la croissance germinale et la vitesse de la croissance exuviale ; les valeurs de la production des oeufs ou de la matière exuviale ont été calculées. La possibilité d'utiliser les lois et les équations établies pour l'élevage, l'acclimatation et la production industrielle de ces Invertébrés a été également démontrée. Cet ouvrage s'adresse aux hydrobiologistes, aux zoologistes, au personnel des fermes et coopératives d'aquaculture, aux professeurs et aux étudiants de Biologie.

*Rédacteur scientifique* : A.F. Karpevitch

*Critiques scientifiques* : A.P. Ostapenia, B.P. Liakhnovitch, Docteurs en Biologie

*Rédacteur* : L.G. Maximova. *Dessinateur* : M.A. Jakhovets.

*Rédacteur illustrateur* : V.A. Jakhovets. *Rédacteur technique* : T.V. Letben.

*Correcteur* : L.B. Choubaeva.

Manuscrit remis le 02.08.83, imprimé par arrêté PUCO, Académie des Sciences de Biélorussie, tirage à 1000 exemplaires, autorisation légale du 17.11.83. ATO 06594. Edition "Sciences et Techniques" de l'Académie des Sciences et du Comité d'Etat de la République Socialiste Soviétique de Biélorussie. 220600 Minsk, avenue Lénine n°68.

X 4002040000 - 017 76-84 Minsk. Editeur Sciences et Techniques, 1984.  
M 316-84

---

Ouvrage traduit du russe par C. Bellon-Humbert, chargée de recherche au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), avec l'autorisation de l'Agence de l'URSS pour les droits d'auteurs (VAAP).

Service de la Documentation  
et des Publications (SDP)  
IFREMER - Centre de Brest  
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX  
Tél. 98 22 40 13 - Téléc 940 627 F

ISBN 2-905434-09-0

© Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, 1986.

## TABLE DES MATIERES

<b>INTRODUCTION</b>	7
<b>CHAPITRE 1 : Poids humide, poids sec, teneur en cendres, réserve en calories des oeufs et des exuvies de Crustacés.</b>	11
- Les oeufs : poids et teneur en cendres.	12
- Réserve en calories.	16
- Exuvies : poids relatif.	17
- Réserve en calories et teneur en cendres.	24
- Evaluation comparée de la matière rejetée d'origine germinale et d'origine exuviale.	26
<b>CHAPITRE 2 : Durée des cycles de reproduction et d'intermue.</b>	43
- Relation entre les cycles de reproduction, de mue et le poids des Crustacés.	44
- Influence de la température sur la durée du cycle germinale et du cycle de mue des Crustacés.	62
<b>CHAPITRE 3 : Fécondité des Crustacés.</b>	77
- Fécondité absolue.	77
- Fécondité relative.	83
<b>CHAPITRE 4 : Vitesse de la croissance germinale et exuviale des Crustacés.</b>	93
- La vitesse comme fonction du poids des Crustacés.	93
- Relation entre la ration alimentaire, les dépenses d'énergie pour la respiration et la croissance germinale et exuviale des Crustacés.	119
- Résolution de l'équation du bilan de la croissance des Crustacés avec le calcul des rejets exuviaux.	121
<b>CHAPITRE 5 : Production germinale et exuviale des Crustacés. Son rôle dans les écosystèmes de bassins aquatiques.</b>	127
- La croissance germinale et exuviale des Crustacés comme base de production germinale et exuviale de leurs populations.	127
- Notions générales sur la production germinale et exuviale.	136
- Bases de calcul des productions germinale et exuviale.	139
- Valeurs des productions germinale et exuviale : facteurs qui les déterminent.	149
- Rôle fonctionnel de la matière structurée rejetée au cours de la vie dans les écosystèmes aquatiques.	161
- Utilisation des règles de la croissance germinale et exuviale des Crustacés dans la pratique de leur élevage intensif, de leur exploitation et de leur acclimatation.	166

## RÉSUMÉ

L'ouvrage de N.N. Khmeleva et A.P. Goloubev est le premier à établir par une étude systématique les règles qui contrôlent le rejet de matière organique structurée, sous forme d'oeufs et d'exuvies, au cours de la vie des Crustacés. Le poids et la valeur énergétique du matériel rejeté sont les critères essentiels choisis pour caractériser la production germinale, relative à la masse d'oeufs émise, et la production exuviale, concernant la fraction organique de l'exosquelette. L'estimation de ces paramètres, au niveau de l'individu ou de la population, tient compte de la place systématique des animaux, de la durée des intermues, de la fécondité et d'autres indices dépendant des facteurs du milieu. La perte de matière et d'énergie liée à la reproduction et à la mue, exprimée sous forme d'équations, est étudiée chez différents Crustacés dont certaines espèces de valeur commerciale. Les données exposées peuvent être utilisées pour une meilleure sélection des Crustacés à des fins commerciales, telles que l'alimentation animale et humaine, la production industrielle de chitosan. Ce livre est destiné aux pêcheurs et producteurs des fermes aquacoles concernés par les problèmes d'exploitation des Crustacés, aux hydrobiologistes, écologistes, biologistes, ainsi qu'aux étudiants et chercheurs en biologie marine.

## ABSTRACT

This monograph is the first to state by a systematic research the rules which control the production of the organic losses in shape of eggs and exoskeletons during the life of Crustacea. The weight and the energy content of the material thrown out are the chief criteria selected to characterize the germinal production, relative to the egg-mass, and the exuvial production, relative to the organic fraction of the exoskeleton. The determination of these parameters, at the level of the organism or of the population, takes into account the systematic position of the animals, the duration of their intermolt periods, fecundity and other indices in relation to environmental factors. The loss of matter and energy with reproduction and molting, studied for different crustaceans and some valuable exploited species, is given in terms of equations. Data obtained can be used for a better selection of commercial crustaceans, in view of animal and human feeding, industrial purposes, such as the production of chitosan. The book is recommended to fishery farmers dealing with problems of crustacean exploitation, hydrobiologists, ecologists, zoologists, students and postgraduates of biological and marine faculties.

Symboles utilisés

$I$	: dimensions linéaires de l'individu.
$\hat{W}_{ov}$	: poids de matière sèche d'un oeuf.
$W_{ov}$	: poids de matière humide d'un oeuf.
$\hat{W}_{ex}$	: poids de matière sèche d'une exuvie.
$W$	: poids de matière humide du corps.
$\hat{W}$	: poids de matière sèche du corps.
$W_g$	: poids de matière humide d'une ponte.
$\hat{W}_g$	: poids de matière sèche d'une ponte.
$K$	: teneur en calories du corps.
$K_{ov}$	: teneur en calories d'un oeuf.
$K_{ex}$	: teneur en calories d'une exuvie.
$C$	: équivalent énergétique du poids sec du corps de l'individu (sans oeufs).
$C_g$	: équivalent énergétique du poids d'une ponte.
$C_{ex}$	: équivalent énergétique du poids des exuvies.
$D_q$	: durée du développement embryonnaire jusqu'à l'éclosion des larves.
$D_{ov}$	: durée du cycle germinale (général).
$D_{ex}$	: durée de l'intermue.
$\mathcal{C}$	: âge, temps.
$E$	: fécondité absolue (nombre d'oeufs d'une ponte).
$\Sigma E$	: fécondité absolue totale.
$F_w, F_{\hat{w}}$	: fécondité relative se référant au poids humide, ou sec.
$F_c$	: fécondité relative se référant à l'équivalent énergétique
$F'_w, F'_{\hat{w}}$	: fécondité relative se référant au poids humide ou sec des femelles avec leur ponte.
$F'_c$	: fécondité relative se référant à l'équivalent énergétique des femelles avec leur ponte.
$P_{ov}$	: vitesse de croissance germinale.
$P'_{ov}$	: intensité de croissance germinale.
$P_g$	: croissance germinale des individus.
$\bar{P}_g$	: production germinale de la population.

---

6

$I_{ex}$  : vitesse de la croissance exuviale.  
 $P_{ex}$  : croissance exuviale des individus.  
 $P_{ex}$  : production exuviale de la population.  
 $P_s$  : croissance somatique d'un individu.  
 $B$  : biomasse de la population.  
 $N$  : nombre d'individus de la population.  
 $R$  : ration.  
 $U^{-1}$  : coefficient d'utilisation digestive.  
 $Q_{ov}$  : vitesse de consommation de l'oxygène des oeufs émis.  
 $T$  : dépenses énergétiques de respiration.  
 $Q_{10}$  : coefficient de température de Vant'Hoff.  
 $t$  : température.  
 $t_0$  : température du 0 biologique.  
 $S$  : somme des degrés/jours.  
 $K$  : coefficient de thermolabilité.  
 $Z$  : coefficient de corrélation.  
 $\sigma$  : écart type.

## INTRODUCTION

Les crustacés vivent dans toutes les eaux où un rôle-clé leur est dévolu dans les processus déterminants de la productivité dans des écosystèmes séparés ou l'ensemble d'un bassin.

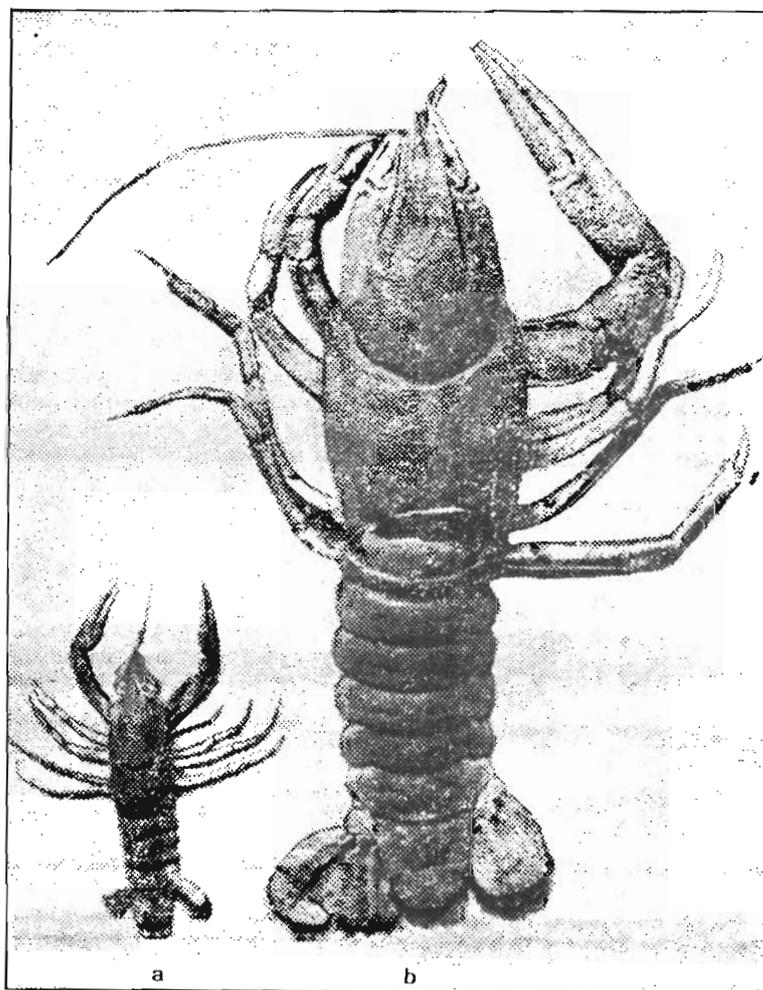
Dans les conditions naturelles, de nombreuses espèces de Crustacés servent de nourriture à d'autres invertébrés et aux poissons, formant un réseau trophique important dans la biosphère aquatique. Chaque année, le nombre de Crustacés concernés par la pêche (krill, homards, langoustes, crevettes) ou par l'aquaculture comme source d'appoint de protéines animales (Anostracés, Cladocères, crevettes, crabes, écrevisses, etc...), augmente. La croissance et la reproduction des Crustacés s'accompagnent d'un rejet périodique dans le milieu extérieur de matière organique structurée sous la forme d'oeufs ou d'exuvies. Il se produit souvent en période de mue massive d'une population de Crustacés planctoniques une "pluie" fort curieuse d'exuvies. Au moment de la reproduction des Crustacés, aussi, un flot continu de matière organique, constitué par les oeufs, se dépose et l'on n'a sur son rôle que des idées très générales.

Jusqu'à présent, en dépit d'une vaste littérature sur les différents aspects de la reproduction et de la mue des Crustacés, les caractères quantitatifs relatifs à la production de matière organique structurée ne sont pas encore établis. Seules quelques règles évidentes ont été vaguement formulées. On manque, en effet, de méthodes générales pour calculer les valeurs de la matière rejetée. Les dépenses de matière et d'énergie impliquées dans la formation des oeufs et des exuvies n'ont été calculées que pour des espèces particulières de Crustacés.

L'évaluation quantitative des processus de rejet de matière au cours de la vie est étroitement liée, chez les Crustacés, à l'étude des différents aspects de leur métabolisme plastique. Ce dernier provient de l'accroissement du poids du corps, c'est-à-dire des tissus mous (croissance somatique), des produits sexuels émis pendant la période de reproduction (croissance germinale) et des exosquelettes rejetés périodiquement (croissance exuviale). Les caractéristiques de ces éléments présentent du point de vue quantitatif un intérêt indubitable pour l'étude des courants de matière et d'énergie au niveau des organismes et des populations. La croissance germinale et exuviale, pour les Crustacés, est donc une base de calcul de la production de matière rejetée par leurs populations.

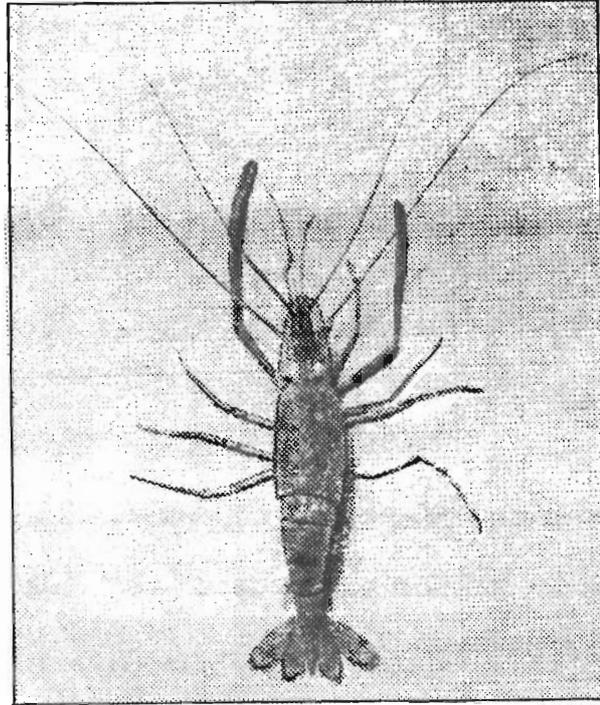
---

noté que le rapport  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  s'accroissait de 1,5 à 2 fois et que la survie des animaux en expérience diminuait. On peut conclure que les températures qui sont favorables à l'activité vitale des Crustacés ne modifient pas, au fond, le poids relatif de l'exosquelette et que les variations sensibles du rapport  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  ne se produisent qu'au delà des températures optimales.



**Figure 5 :** Exuvies de l'écrevisse *Astacus astacus* :  
a - exuvie d'une écrevisse de 2 ans ;  
b - exuvie d'une écrevisse de 4 ans.

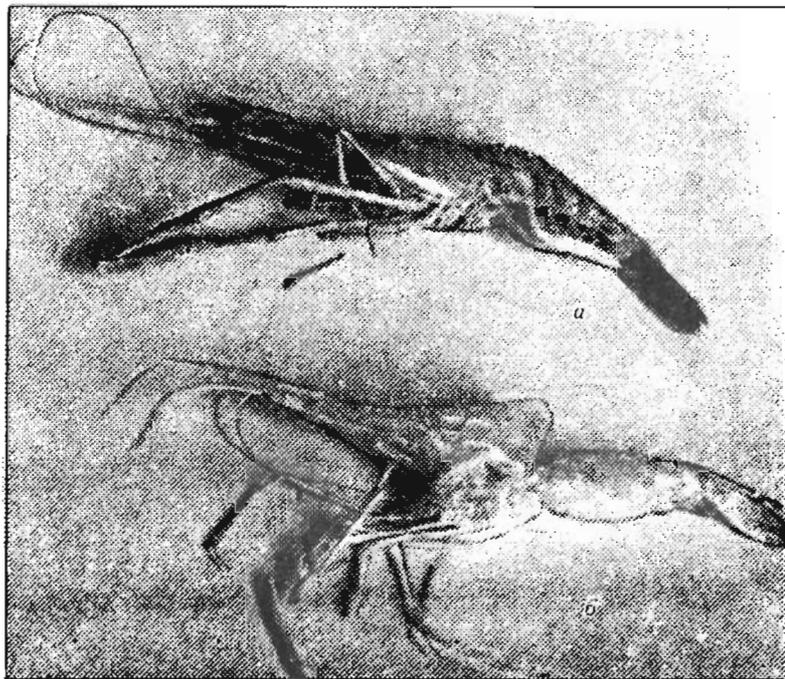
La salinité n'influence pas d'une manière nette le rapport  $\widehat{W}_{ex} / \widehat{W}$ . C'est ainsi que ce paramètre, à la salinité de 74 ‰, chez le Crustacé halophile *Artemia salina*, est très proche de celui des Crustacés d'eau douce *Streptocephalus torvicornis* et *Leptestheria raffinis*. Les valeurs relatives du poids des exuvies sont aussi comparables chez les formes marines et d'eau douce de Mysidacés et de Décapodes.



**Figure 6** : Exuvie de la crevette d'eau douce *Macrobrachium nipponense*.

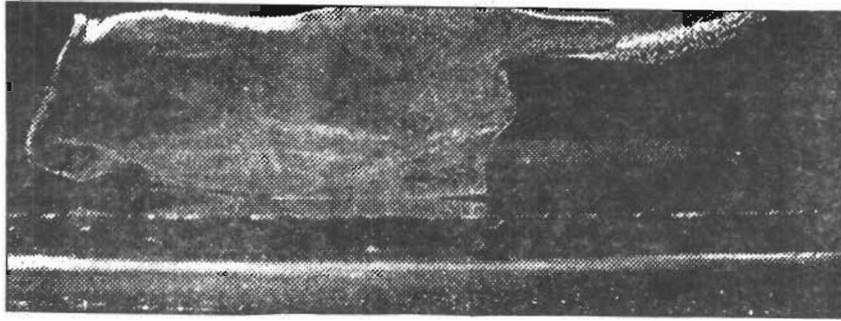
Le jeûne ou l'alimentation insuffisante interviennent également sur l'accroissement de  $\widehat{W}_{ex} / \widehat{W}$ . Le poids relatif augmente par exemple de 1,3 fois chez des crevettes *Palaemon lamarrei* privées de nourriture. Chez *Balanus improvisus* (Cirripède), le poids absolu de l'exuvie ne change plus après 129 jours de jeûne, alors que, pendant ce temps, le poids du corps diminue de plus de 1 fois et demi (Barnes et al., 1963). C'est parce qu'en période de jeûne ce sont essentiellement les substances organiques des

tissus mous du corps qui sont utilisées pour couvrir les besoins métaboliques à l'encontre des substances organiques des téguments où la chitine se trouve structuralement associée à des sels minéraux.

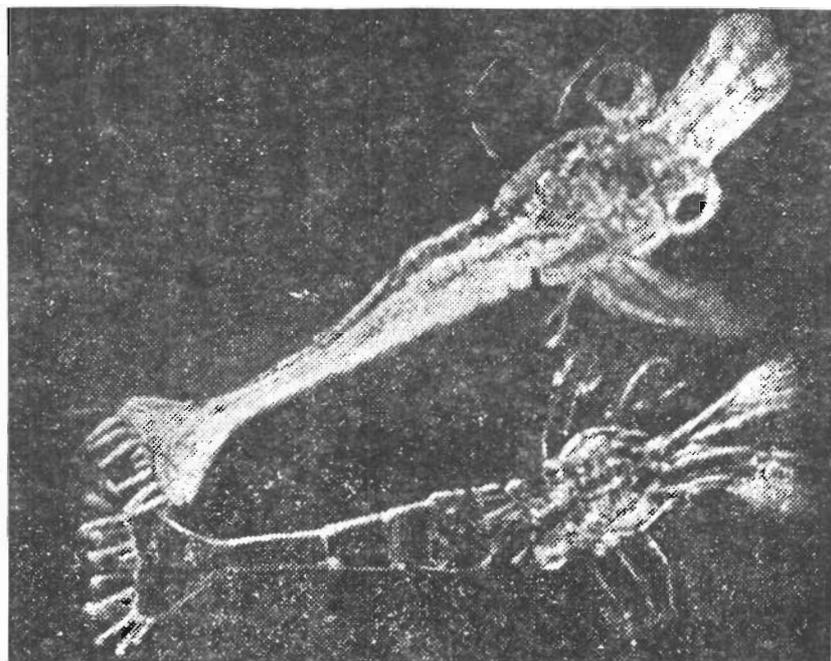


**Figure 7** : Crevette *Macrobrachium nipponense* après sa mue (a), avec l'exuvie rejetée (b).

La composition différente de la nourriture exerce probablement une influence sur la valeur de  $\bar{W}_{ex}/\bar{W}$ . Ainsi, par rapport aux individus provenant de populations naturelles, ce coefficient a diminué de près de 2 fois pour *L. raffinis* et *Astacus astacus* élevés au laboratoire où les conditions alimentaires différaient, évidemment, de celles de la nature.

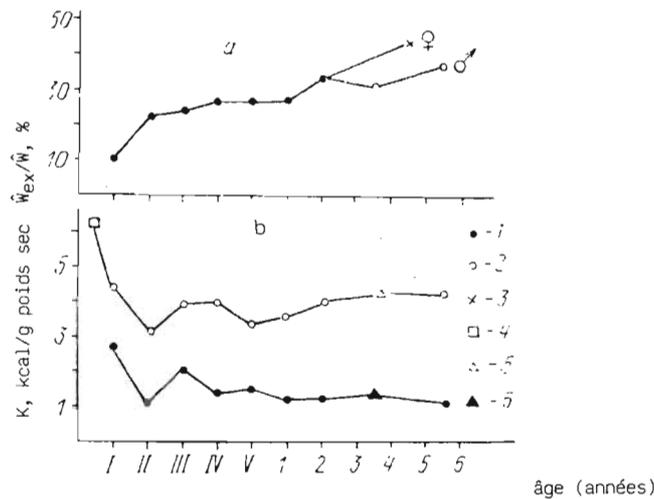


**Figure 8** : Fragment d'exuvie (céphalothorax et rostre) de la crevette Macrobrachium nipponense, permettant de prendre les mesures de l'animal.



**Figure 9** : Larve planctonique de la crevette Macrobrachium nipponense avec son exuvie. On voit nettement que les dimensions de la larve qui vient de muer sont bien supérieures à celles du tégument rejeté (photo de I.G. Guiguiak).

Chez certaines espèces, la valeur de  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  change au cours de l'ontogénèse. Nous en avons un exemple frappant avec *Astacus astacus* (fig. 10). Chez les jeunes nouvellement éclos, le poids relatif des exuvies ne dépasse pas 10 %, alors qu'il atteint 37-44 % chez les adultes. Notons aussi que



**Figure 10** : Relation entre le poids relatif des exuvies (a), la teneur en calories des individus après leur mue (b), la teneur en calories des exuvies (b) et l'âge chez *Astacus astacus*. 1 - juvéniles ; 2 - mâles ; 3 - femelles ; 4 - jeunes à l'éclosion ; 5 - individus après la mue ; 6 - exuvies ; I-V - ordre de succession des mues chez les juvéniles au cours de leur première année.

le poids relatif des exuvies est supérieur chez les femelles à celui des mâles. En effet, au moment de leur mue, des résidus de structures germinales, filaments hyalins, enveloppes des oeufs, sont expulsés avec les exuvies. Par contre, chez les jeunes Amphipodes *Hyatella azteca* et *Crangonyx richmodensis occidentalis*, le rapport  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  est considérablement plus élevé que chez les individus sexuellement mûrs (Mathias, 1971). Chez la majorité des autres Crustacés, la valeur de  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  est relativement constante dans un large intervalle.

Quelques auteurs ont, pour déterminer la relation entre le poids de la carapace et celui des tissus mous, réalisé chez quelques Décapodes, un rejet mécanique de la carapace (Souchenia et Klaro, 1966 ; Abolmassova, 1969). Les résultats ainsi obtenus ne peuvent être retenus pour le calcul du poids relatif des exuvies, étant donné qu'une partie des substances minérales de la carapace est résorbée avant la mue et que les exosquelettes rejetés contiennent une quantité importante de mucus, sécrété au cours des processus de mue. Par suite de ce traitement, le poids sec de la carapace atteint presque 81 % du poids total chez le crabe *Menippe mercenaria* (Souchenia et Klaro, 1966), ce qui est, à notre avis, excessif. Les valeurs qui se situent entre 40 et 60 % chez les Décapodes paraissent plus conformes à la réalité (Guyselmann, 1953 ; Hewett, 1974). Les poids relatifs élevés des

exosquelettes et téguments externes, rencontrés chez les Reptantia, s'expliquent par la forte minéralisation de leur puissante carapace. L'existence d'une telle cuirasse est conditionnée par une série de causes : la nécessité d'un accroissement de la densité, en fonction du mode de vie sur le fond, l'isolation osmotique, la protection ou l'agression. A l'inverse des crevettes (S.O. Natantia), les représentants des Reptantia (écrevisses, crabes, homards, langoustes) sont incapables, à l'âge adulte, de nager activement. Pourtant, chez les larves planctoniques des Reptantia marins, le poids relatif des exuvies est notablement plus faible et peut se comparer aux valeurs analogues relevées chez différentes espèces de Crustacés planctoniques et benthoplanctoniques. Ils peuvent, ainsi, se déplacer activement au sein de la masse d'eau pendant un temps assez long, le plus souvent jusqu'à l'achèvement de leur métamorphose qui marque le passage à une forme adaptée à la vie sur le fond. On a, cependant, observé que le crabe adulte *Porcellana platycheles* peut, au stade qui suit la mue, quitter le substrat et parcourir à la nage une certaine distance (Davenport, 1972). Ceci est dû à la diminution de la densité du crabe, qui passe de 1,25 à 1,04 g.ml<sup>-1</sup> après le rejet d'une pesante exuvie, et à une intense absorption d'eau par les tissus.

Chez les Crustacés que nous avons étudiés, les valeurs de  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  varient globalement de 2,1 % chez les Anostracés à 55-61 % chez les crabes benthiques et les homards (tabl. 2). A l'intérieur des ordres et sous-ordres analysés, cet indice est très stable. Chez les espèces planctoniques (Anostracés, Conchostracés, Cladocères, Euphausiacés), dans une majorité de cas, le poids relatif ne dépasse pas 10 %. Nous n'avons pas réussi à trouver dans la bibliographie l'indication de valeurs de  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  pour les Copépodes, qui forment pourtant une vaste sous-classe. On sait néanmoins que chez *Tigriopsis brevicornis* (Harpacticoidé) la perte en azote de l'organisme est, en moyenne, de 6 % à chaque mue et que celle du carbone contenue dans l'exuvie de *Rhincalanus nasutus* (Calanoïde) représente 10 % du carbone total (Harris, 1973). Etant donné que le taux de ces éléments dans l'exuvie est à peu près égal à leur taux dans l'organisme,  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  doit s'établir aux environs de 6 à 10 %. Les Copépodes étant considérés comme des formes planctoniques, ces valeurs de  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  sont dans des limites vraisemblables.

Pour les Crustacés benthoplanctoniques (Notostracés, Mysidacés, Natantia) et pour les formes benthiques (Amphipodes, Isopodes, Reptantia), ce coefficient est respectivement égal à 10-20 % dans le premier cas, et à 20-61 % dans le second. Les valeurs très faibles de  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  chez les Cirripèdes, sont dûes à la présence de l'épaisse coquille calcaire, épargnée lors des mues et qui sert à leur fixation au substrat.

Le poids relatif des exuvies, dans de nombreux cas et pour des espèces particulières, n'est pas un indice stable : il peut, au contraire, varier sous l'influence de divers facteurs, âge, sexe, température, alimentation. Il faut en tenir compte dans les calculs de croissance et de production exuviales. En vue de ces objectifs, il est préférable de déterminer, non pas les valeurs totales  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  pour toutes les classes d'âge, mais d'analyser la dynamique des variations, en fonction des causes indiquées. On peut, cependant, en l'absence de données expérimentales, utiliser les valeurs reportées dans le tableau 2, pour calculer le poids des exuvies pour les représentants des ordres et des groupes écologiques qui y sont signalés.

## RÉSERVE EN CALORIES ET TENEUR EN CENDRES.

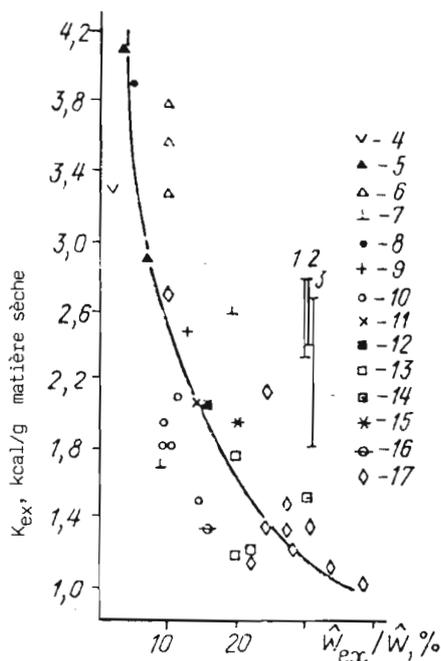
La réserve en calories de la matière sèche des exuvies de Crustacés varie de 1.11 à 4.14 kcal. g<sup>-1</sup> (tabl. 2). Les exuvies les plus riches en calories sont celles des Anostracés, des Phyllopoètes, des stades planctoniques des Décapodes et celles d'autres espèces possédant de fins téguments externes. Les valeurs les plus faibles caractérisent les exuvies massives, telles celles des crabes adultes, des homards et des écrevisses. La valeur énergétique moyenne, pour les exuvies de Crustacés, est de 2.01 kcal. g<sup>-1</sup> de matière sèche. Les valeurs très basses de la réserve en calories des exuvies sont dues à leur forte minéralisation. Comme le montre le tableau 2, le résidu de cendres de la matière exuviale sèche atteint, dans le cas des écrevisses, 61,8-68,3 %. La valeur obtenue est un peu plus faible pour des exuvies d'Euphausiacés, soit 47-54,4 %. Le résidu de cendres tombe à 24,8 % pour les Notostracés. Remarquons au passage que la teneur en cendres du corps entier des Crustacés est comprise, dans la plupart des cas, entre 5 et 30 %. Il en découle qu'une fraction importante de la matière minérale du corps des Crustacés se trouve dans leurs téguments externes. La composante principale en est le Ca CO<sub>3</sub> avec, en petites quantités, du Ca<sub>3</sub> (PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> et du Mg CO<sub>3</sub> (Semenova, 1963). Chez les Cladocères, on trouve aussi des traces de strontium (Smirnov, 1975).

Le degré de croissance des téguments externes et le degré de minéralisation de la chitine cuticulaire se définissent donc par la réserve en calories et le poids relatif ( $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$ ) des exosquelettes. L'existence d'une relation entre le poids relatif des exuvies, pour les différentes espèces de Crustacés, et leur réserve en calories en est une conséquence directe (fig. 11). Si l'on ne tient pas compte des Isopodes, on peut dire en toute certitude qu'avec l'accroissement de  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$ , la réserve en calories de l'unité de poids exuvial diminue. Cette loi générale est évidente lorsque l'on observe cette relation chez une espèce comme l'écrevisse (fig. 10). On admet (fig. 11) qu'on peut utiliser la valeur de la teneur en calories de la chitine, égale à 4.0 - 4.1 kcal. g<sup>-1</sup> (Kizevetter, 1973 ; Souchenia, 1975) comme teneur en calories des exuvies, pour les espèces pourvues de téguments faiblement minéralisés. Mais on ne peut, d'un autre côté, assimiler les valeurs minimales de la réserve en calories de la matière sèche (0.2 - 0.3 kcal. g<sup>-1</sup>), obtenues avec des exosquelettes retirés artificiellement à des crabes (Abolmassova, 1973), aux valeurs obtenues pour des exuvies rejetées normalement. Etant donné qu'un retrait partiel des sels minéraux de la carapace avec transfert dans les tissus du corps se produit avant la mue (Mac Whinnie et Corkill, 1964), la réserve en calories de la matière exuviale rejetée est forcément plus grande.

Pour une comparaison, le petit nombre des espèces étudiées ne permet pas de déterminer les limites de variabilité de la réserve en calories des exuvies, à l'intérieur de chaque ordre. On peut seulement remarquer que ces valeurs sont comparables entre elles pour les Mysidacés, Isopodes, Amphipodes et les crevettes.

Chez certaines espèces, un changement dans la réserve en calories des exuvies se produit au cours de l'ontogénèse. Ainsi les téguments exuviaux les plus riches en calories sont rejetés à la première mue par les juvéniles qui viennent d'éclore, chez les écrevisses (fig. 10 b). La réserve en calories tend à diminuer chez les individus plus âgés. Il est intéressant de noter un parallélisme dans les variations, en fonction de l'âge, de la réserve en calories des exuvies et des individus qui muent, en dépit de valeurs absolues différentes (fig. 10 b). Chez tous les Iso-

podés étudiés, un abaissement de la teneur en calories des exuvies a pu être mis en évidence en fonction de l'âge.



**Figure 11:** Relation entre la réserve en calories des exuvies de divers Crustacés et leur poids relatif : 1 - *Idotea baltica* basteri ; 2 - *I. ochotensis* ; 3 - *Cymodoce acuta* ; 4 - *Streptocephalus torvicornis* ; 5 - *Leptestheria raffinis* ; 6 - *Triops cancriformis* ; 7 - *Daphnia magna* ; 8 - *Balanus improvisus* ; 9 - *Metamysidopsis elongata* ; 10 - *Paramysis lacustris* ; 11 - *Hyatella azteca* ; 12 - *Crangonyx richmodensis occidentalis* ; 13 - *Gammarus lacustris* ; 14 - *Pontogammarus robustoides* ; 15 - *Macrobrachium nipponense* ; 16 - *Leander adspersus* ; 17 - *Astacus astacus*.

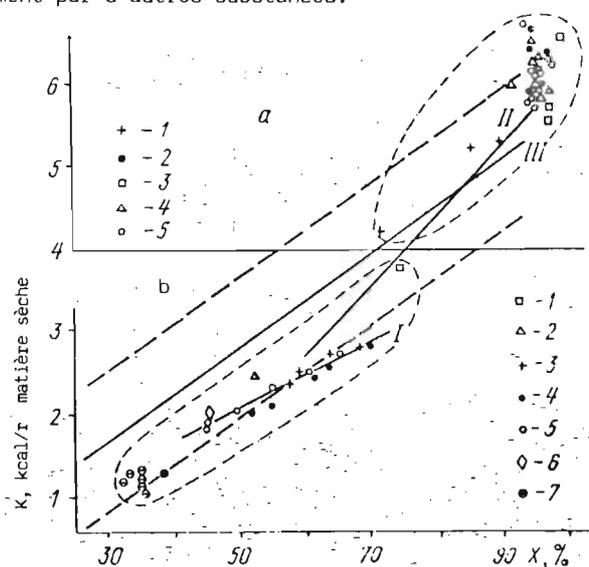
Les auteurs de ces données sont cités dans le tableau 2.

Dans une série de cas, on a observé une relation entre la température de la période de croissance de l'individu et la réserve en calories des exuvies. Celle-ci, par exemple, baisse de 1,7 fois chez *Daphnia magna*, lorsque la température s'élève de 7-10° à 25-30°C. La réserve en calories des exuvies de *P. lacustris* change de manière insignifiante entre 7-10° et 20°C, mais tombe brutalement aux environs de 25°C. On a montré que la teneur en calories du corps entier des Crustacés de zone tempérée était plus basse en été qu'en hiver (Guiguniak, 1979). Pourtant, chez la crevette *Palaemonetes pugio*, l'accroissement de la réserve en calories de la matière organique exuviale va de pair avec l'accroissement de la température entre 14 et 23°C (Anderson, 1977). Nous mêmes, nous avons noté, dans une série de cas et à des températures semblables, chez des Crustacés maintenus en élevage au laboratoire pendant une durée prolongée, un accroissement sensible de la réserve en calories des téguments exuviaux, par rapport aux animaux issus de populations naturelles. A la suite de ces données contradictoires, il paraît nécessaire de compléter les études sur la relation qui peut exister entre la réserve en calories des exuvies et la température. C'est essentiel pour le calcul de la dépense énergétique de la croissance exuviale dans des milieux d'existence soumis à des températures différentes.

## EVALUATION COMPARÉE DE LA MATIÈRE REJETÉE D'ORIGINE GERMINALE ET D'ORIGINE EXUVIALE.

Lorsque l'on compare les valeurs énergétiques des produits sexuels et des exuvies, on constate une différence. Tout d'abord, la réserve énergétique de l'unité de poids sec des oeufs est beaucoup plus grande que celle des exosquelettes. Ensuite, les valeurs minimales de la réserve en calories d'oeufs fraîchement pondus, chez les *Artemia* et les daphnies, dépassent la teneur maximale en calories connue chez les Crustacés pour la matière exuviale.

La réserve en calories de la matière exuviale est beaucoup plus basse que la réserve totale en calories du corps qui s'établit, selon les auteurs, entre 2,67 et 6,0 kcal. g<sup>-1</sup> de matière sèche (Souchenia, 1975). La différence entre le contenu énergétique des oeufs et des exuvies s'explique d'abord par leur teneur inégale en cendres. En second lieu, la différence de la réserve en calories des matières sèches germinale et exuviale est déterminée par la composition biochimique. La partie essentielle de la fraction organique est constituée, dans les oeufs, par des lipides hautement calorifiques et, dans les exosquelettes, par de la chitine et probablement par d'autres substances.



**Figure 12 :** Relation entre la réserve en calories des oeufs et exuvies de Crustacés et leur contenu en matière organique : a - oeufs : 1 - Anostracés (*Artemia salina*) ; 2 - Isopodes ; 3 - Amphipodes ; 4 - Décapodes (Natantia) ; 5 - Décapodes (Reptantia). b - exuvies : 1 - *Triops cancriformis* ; 2 - *Métamysidopsis elongata* ; 3 : *Idotea baltica basteri* ; 4 : *I. ochotensis* ; 5 : *Cymodoce acuta* ; 6 : *Macrobrachium nipponense* ; 7 : *Astacus astacus*. I - d'après l'équation (1), II - relation entre la réserve en calories des crustacés et leur contenu en matière organique ( $K = 0,0857 \cdot X - 2,4844$ , Souchenia, 1975) ; III - relation entre la réserve en calories des organismes aquatiques et leur contenu en matière organique ( $K = 0,0559 \cdot X$ , Ostapenia et Sergueev, 1963). Les lignes --- indiquent l'écart  $\pm 3\sigma$  de la droite III. Les auteurs de ces données sont cités dans les tableaux 1 et 2.

La figure 12 illustre la relation entre la réserve en calories des produits germinaux et des exuvies et le pourcentage de la fraction organique. Le massif de points qui représente la teneur en calories de la matière sèche des oeufs est disposé d'une manière très significative plus haut que le massif de points analogue qui représente les exuvies.

Un net accroissement de la réserve en calories de la matière sèche est observé au fur et à mesure qu'augmente la fraction organique (fig. 12). Il n'est pas possible de calculer la relation entre les valeurs indiquées plus haut, puisque le pourcentage de matière organique des oeufs est très voisin pour la majorité des espèces étudiées. L'équation de relation entre le taux de la fraction organique de la matière sèche des exuvies ( $X, \%$ ) et leur réserve en calories ( $K_{ex} \times \text{kcal.g}^{-1}$ ) a la forme suivante chez les Mysidacés, Isopodes et crevettes :

$$K_{ex} = 0,0413 \cdot X \quad (1)$$

Il apparaît très clairement que pour  $X = 100 \%$ ,  $K_{ex} = 4,13 \text{ kcal.g}^{-1}$  ce qui correspond à la réserve en calories de la chitine. On peut utiliser l'équation 1 pour le calcul approximatif de la réserve en calories des exuvies, d'après leur taux (%) en matière organique. Il faut toutefois garder en vue que cette dernière peut s'écarter d'une façon significative de part et d'autre de la valeur moyenne (en calories) de la chitine. Par exemple cette valeur oscille entre 2,87 et 5,51  $\text{kcal.g}^{-1}$  chez la crevette *Palaemonetes pugio*. Chez *Triops cancriformis*, nous avons trouvé des teneurs en calories élevées pour la matière organique : 4,80 - 5,16  $\text{kcal.g}^{-1}$ . Il est évident que de semblables valeurs, dépassant 4.4  $\text{kcal.g}^{-1}$ , indiquent la présence dans les exosquelettes, à côté de la chitine, d'autres composés organiques riches en calories, comme les glucides et les lipides. Au contraire, la teneur en calories de la matière exuviale dépourvue de cendres chez les écrevisses adultes, est à peine de 3,14 - 3,95  $\text{kcal.g}^{-1}$ . La fraction organique des exuvies larvaires de l'insecte diptère aquatique *Herdriodiscus triqui* a une teneur en calories très proche : 3,18  $\text{kcal.g}^{-1}$  (Stockner, 1971). Des chiffres aussi bas, inférieurs aux valeurs énergétiques des hydrates de carbone, ne peuvent s'expliquer par un défaut d'oxydation de la matière exuviale, puisque des déterminations parallèles de leur teneur en calories par la méthode d'oxydation au bichromate et par calorimétrie directe donnent des résultats pratiquement concordants. Ces valeurs insolites, à notre avis, pourraient s'expliquer par la présence dans les téguments externes de ces espèces d'une quantité importante d'acides aminés à basse teneur en calories et qui sont indispensables à la réalisation des processus de régulation osmotique (Prosser, 1977). Le contenu d'acides aminés atteint jusqu'à 30 %, dans la carapace de *Nephrops norvegicus* (Farmer, 1975). Le pouvoir calorifique de beaucoup d'acides aminés, comme l'asparagine, la glycine, la glutamine et la méthionine, varient de 2,89 à 3,76  $\text{kcal.g}^{-1}$ . Puisqu'avant la mue, une part importante de la chitine tégumentaire est retirée de la carapace (chez les larves d'insectes, jusqu'à 70 %), le taux (%) des acides aminés dans l'exosquelette peut encore augmenter. Néanmoins, on n'éclaircira définitivement les causes de cette basse teneur en calories de la matière organique des exuvies, chez bon nombre d'espèces, que par l'étude détaillée de leur composition chimique.

---

Trois niveaux énergétiques, caractérisant la matière germinale, la matière somatique et la matière exuviale des Crustacés, se dégagent de cette analyse de la teneur en calories.

Pour une majorité d'espèces, la teneur en calories des oeufs a une valeur qui dépasse toutes les autres caractérisant la matière somatique et surtout la matière exuviale (fig.12). Une telle différence de la valeur énergétique spécifique est conditionnée par le rôle fonctionnel différent des produits sexuels et des exosquelettes. La réserve importante de lipides dans les oeufs est indispensable au bon développement des embryons dont la survie assure la reproduction et la prospérité des populations. Les carapaces forment chez les Crustacés un squelette externe original, remplissant une fonction importante de soutien et de protection. La réalisation de ces fonctions est autorisée par la présence dans les téguments d'un polymère hautement stable, la chitine, souvent imprégné de sels minéraux. C'est pourquoi la croissance des Crustacés doit s'accompagner de mues périodiques et, pour prévenir une perte inutile de chitine, une partie de celle-ci est résorbée avant la mue et passe de l'exosquelette aux tissus mous du corps. En conséquence, la teneur en calories de l'unité de poids de la matière exuviale tend à diminuer encore plus.

L'étude comparative du poids et de la valeur énergétique des produits sexuels et des exosquelettes indique que la dépense primordiale de l'énergie assimilée se fait au profit de la fonction germinale (ou reproductrice), essentielle à la vie. La valeur énergétique du poids spécifique des oeufs et des exuvies apparaît comme l'un des paramètres-clés pour définir les valeurs de la croissance germinale et exuviale des Crustacés, leur production, mais aussi pour établir le rôle de ces rejets au cours de la vie dans la chaîne de matière et d'énergie des écosystèmes aquatiques.

Tableau 1

Poids humide, poids sec, teneur en cendres, réserve en calories des oeufs de Crustacés.

Espèce, habitat.	Température de reproduction °C	Poids des oeufs mg		% du poids sec au poids humide	% teneur en cendres de la matière sèche	Réserve en calories kcal.g <sup>-1</sup>		Auteurs des données
		Poids humide	Poids sec			mat. sèche	organique	
ORDRE DES ANDOSTRACÉS								
<i>Artemia salina</i> Lac Sivach (Crimée)	24,5—25,5 20,0	0,0165 0,0250	0,0036 0,0100	21,8 40,0	10,4	5,20 5,90	5,80 —	Khmeleva, 1968 Résultats personnels
Bassins de Californie "Oeufs lourds" "Oeufs légers"	25,0 25,0	0,0130 0,0093	0,0040 0,0028	30,0 30,0	28,5 14,2	4,15 5,15	5,80 6,00	Dutrieu, 1960 Dutrieu, 1960
<i>Polyartemia boricopata</i> Bassins de Taimir	14	0,0200	0,0170	85,0	—	4,88	—	Résultats personnels
<i>Streptocephalus torvicornis</i> Etangs piscicoles (esturgeons) de Volgograd 1973 1976 —	21 24 24	0,0080 0,0064 0,0024*	0,0035 0,0033 0,00118	43,8 52,9 48,3	— — —	5,02 6,15 5,92	— — —	Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels
Cultures de laboratoire <i>Branchinecta gigas</i> Bassins du Canada	18—22 12—15	0,0073 —	0,0035 0,0440	47,9 —	—	—	6,06	Daborn, 1975

Suite du tableau 1

Espèce, habitat.	Température de reproduction °C	Poids des oeufs mg		% du poids sec au poids humide	% teneur en cendres de la matière sèche	Réserve en calories kcal.g <sup>-1</sup>		Auteurs des données
		Poids humide	Poids sec			mat. sèche	organique	
<b>ORDRE DES CONCHOSTRACES</b>								
<i>Leptestheria affinis</i> Etangs du district de Krasnoïarsk. Etangs piscicoles (esturgeons de Volgograd	24,5—27,0 24	0,0018 0,00163	0,00073 0,000735	40,0 45,0	— —	5,90 6,12	— —	Khmeleva, 1969 Résultats personnels
<b>ORDRE DES NOTOSTRACES</b>								
<i>Troops canalicornis</i> Etangs de pisciculture d'Astrakhan	20—30	0,0473	0,0191	40,2	—	6,08	—	Résultats personnels
<b>ORDRE DES CLADOCERES</b>								
<i>Daphnia longispina</i> Bassins de Biélorussie	19	0,0122	0,00113	51,4	—	7,46	—	Résultats personnels
<i>D. magna</i> Bassins de Carélie Bassins de Biélorussie	4—22 12—14	0,0220 0,0230	0,0063 0,0059	28,6 23,7	— —	5,06 4,27	— —	Mitsianina, 1978 Mitsianina, 1978
<i>D. pulex</i> Cultures de laboratoire	20	0,0645	0,0023	51,1	—	5,0	—	Richman, 1958

<i>D. galeata mendotae</i> Bassins d'Amérique du Nord	17	0,0037	---	—	4,0	5,85	6,10	Moshiri et Cummins, 1969
<i>Lepidog. kindtii</i> Lacs d'Amérique du Nord "Oeufs d'été" "Oeufs d'hiver"	14-17	0,0187 0,0263	0,0010 0,0177	52,8 67,4	—	5,72 6,15	—	Moshiri et Cummins, 1969 Moshiri et Cummins, 1969
<i>Moina rectorstris</i> Bassins de Biélorussie	19,0	0,0047	0,00022	46,7	—	5,13	—	Résultats personnels.
<i>Simcephalus vetulus</i> Bassins du Dniepr	20	0,0176	0,00678	38,5	—	5,51	—	Résultats personnels
<i>Sida crystallina</i> Lac Mlouinok (Biélorussie)	22	0,0078	0,0041	52,6	—	5,20	—	Résultats personnels
<i>Eurycerus lamellatus</i> Lac Narotch, Lac Mlaistro (Biélorussie)	19-20	0,0376	0,0230	40,0	—	5,30	—	Babitski et Krioutchkova 1970.
<i>Euchaeta norvegica</i> Bassins du Shetland	10,0	0,024	0,0150	62,5	—	—	—	Hopkins, 1977
<i>Calanus finmarchicus</i> Océan Atlantique	1-2	0,0100	0,0036	36,0	—	7,5	—	Résultats personnels (Prusse) 1970
<i>Centropages kroeyeri</i> Mer Noire	20	0,0007	0,000241	39,4	—	6,0	—	Résultats personnels
<i>Acartia clausi</i> Mer Noire	20	0,0060	0,00214	35,7	—	5,9	—	Résultats personnels

Suite du tableau 1

Espèce, habitat	Température de reproduction °C	Poids des oeufs mg		% du poids sec au poids humide	% teneur en cendres de la matière sèche	Réserve en calories kcal.g <sup>-1</sup>		Auteurs des données
		Poids humide	Poids sec			mat. sèche	orga- nique	
ORDRES DES MYSIDACES								
<i>Mysis relicta</i> Lac Volos (méridional) Biélorussie. Oeufs de petites 0+ Oeufs de grosses 0+	2-4 2-4	0,184 0,209	0,077 0,104	41,8 49,8	— —	7,07 7,06	— —	Résultats personnels Résultats personnels
<i>Palamysis intermedia</i> Réservoir du Kara-Koum	18	0,0414	0,0198	47,8	—	6,72	—	Résultats personnels
<i>P. ulsbyi</i> Réservoir du Kara-Koum	20	0,0936	0,0503	53,7	—	6,78	—	Résultats personnels
<i>P. lacustris</i> Réservoir de Kaunas	17	0,084	0,0418	49,7	—	5,95	—	Résultats personnels
1975 1976 I** II***	14 22	0,0821 0,0885	0,0336 0,0373	40,9 42,2	— —	6,15 6,58	— —	Résultats personnels Résultats personnels
Réservoir du Kara-Koum	14 23	0,0838 0,0731	0,0404 0,0412	48,2 56,1	— —	6,04 6,80	— —	Résultats personnels Résultats personnels

Avant-delta du Don 1978	14,6	0,0497	0,0247	49,7	—	6,73	Résultats personnels
I	18	0,0451	0,0234	51,9	—	6,05	Résultats personnels
II							
Delta de la Volga 1978	13,5	0,0822	0,0375	45,6	—	6,53	Résultats personnels
<i>Metamysidopsis elongata</i>							
Océan Pacifique	17—19	0,0138	0,0055	40,0	—	7,16	Clutter et Theilacker, 1971.
ORDRE DES ISOPODES							
<i>Ascellus aquaticus</i>	11	0,0245	0,0105	54,2	3,2	6,16	Résultats personnels
Forêt de Biélorussie							
<i>Idotea baltica tricuspidata</i>	9	0,0830	0,0320	38,5	—	6,63	Résultats personnels
Mer de Barents							
<i>I. baltica baltica</i>	18	0,0600	0,0210	40,3	3,0	6,34	Khmeleva et Romanova, 1975, 1978.
Mer Baltique							
<i>I. baltica basterii</i>	10—25	0,0440	0,0220	49,7	4,4	6,37	Khmeleva et Romanova, 1978.
Mer Noire	24	0,0450	0,0190	42,2	3,0	6,31	"
Mer Méditerranée							
<i>I. cheilipes</i>	18	0,0408	0,0163	39,9	—	6,15	"
Mer Baltique							
<i>I. aleutica</i>	8	0,720	0,310	43,5	3,6	5,90	"
Mer d'Okhotsk							
<i>I. ochotensis</i>	15	0,200	0,094	47,0	5,4	5,80	"
Mer du Japon							
<i>Cymodoce acuta</i>	0—26	0,160	0,059	37,0	8,0	6,04	Strelnikova, 1974
Mer du Japon							
<i>Mesidotea entomon</i>	4,7	0,788	0,370	47,6	4,6	6,00	Résultats personnels
Mer Baltique							
<i>Antarcturus polaris</i>	—1,2	0,060	0,383	58,1	5,5	7,15	Guigninik, 1975
Antarctique							

Suite du tableau 1

Espèce, habitat	Température de reproduction °C	Poids des oeufs mg		% du poids sec au poids humide	% teneur en cendres de la matière sèche	Réserve en ca- lorie/kcal.g <sup>-1</sup>		Auteurs des données
		Poids humide	Poids sec			mat. sèche	orga- nique	
<b>ORDRE DES AMPHIPODES</b>								
<i>Pontoporeia affinis</i> Lac Volos (méridional) Biélorussie 1975 1976	2,0 2,0	0,036 0,051	0,017 0,019	47,8 37,2	— —	5,55 6,34	— —	Baïtchorov, 1976 Rochine, 1978
<i>Pallasea quadrispinosa</i> Lac Volos (Biélorussie)	5,8—10	0,086	0,041	47,6	—	6,89	—	Résultats personnels
<i>Gammarus lacustris</i> Lac Liadsko (forêt de Biélorussie), 1972, avril 1973, avril 1974, avril 1974, mai 1974, juin 1975, avril 1975, mai 1975, juin 1975, juillet Sources thermales (Kamchatka)	8,5 8,0 10,0 18,0 20,0 12,0 17,5 20 21,0 18,0	0,140 0,148 0,144 0,152 0,133 0,170 0,181 0,160 0,189 0,096	0,061 0,077 0,055 0,060 0,057 0,060 0,063 0,058 0,051 0,035	43,3 38,3 38,2 39,5 42,8 35,3 36,0 36,2 27,0 36,5	— — — — — 4,4 3,8 — — —	6,07 6,10 6,03 6,33 6,02 6,07 6,11 5,90 5,97 6,61	— — — — — 6,27 6,40 — — —	Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels
<i>G. fossatum</i> Bassins de la R.F.A. <i>Gammarillus catenatus</i> Mer Noire	8—14 7—10	— 0,108	0,033 0,038	— 35,2	9,1 3,0	5,82 5,64	6,40 5,81	Pieper, 1978 Khmeleva et Romanova, 1978.

<i>Gammaracanthus lacustris</i> Lac Krivo (Carélie)	4-6	0,259	0,129	10,0	2,0	0,53	0,66	Résultats personnels Kovaltchouk, 1972
<i>Pontogammarus robustoides</i> Réservoir du Dniepr	20	0,065	0,027	49,1	—	6,00	—	Kovaltchouk, 1972
<i>P. maeoticus</i> Réservoir du Dniepr	10	0,070	0,055	50,0	—	6,00	—	Kovaltchouk, 1972
<i>Palaemonetes walbachi</i> Antarctique	(-1,9) (+1,4)	0,080	0,031	12,5	—	5,30	—	Résultats personnels
<i>Cheirimedon jougneti</i> Antarctique	-1,2	0,440	0,216	49,1	10,0	5,95	6,60	Résultats personnels
<i>Rachotropis aculeata</i> Mer de Bering	1,6	0,842	0,319	41,7	2,7	5,66	5,82	Résultats personnels
ORDRE DES DECAPODES								
<i>Astacus astacus</i> Lac Iouodis (Lithuanie)	11,2 7	13,23 13,91	4,96 5,61	35,7 40,0	2,6 5,6	6,18 5,76	6,34 6,13	Rochine, Bakouline, 1977 Résultats personnels Résultats personnels
<i>Macrobrachium nipponense</i> Bassin de refroidissement (région de Moscou)	10 24	10,95 0,140	4,90 0,075	44,8 53,6	4,4 —	5,66 6,45	5,92 —	Résultats personnels Résultats personnels
Bassin de refroidissement (région de Brest) <i>M. rosenbergii</i> Aquaculture	26 28-30	0,143 0,075	0,055 0,032	41,8 12,7	— —	5,5 5,8	— —	Résultats personnels Résultats personnels

Suite du tableau 2

Ordre, Espèce.	Température aux périodes de mue, °C.	Teneur en calories des exuvies, kcal.g <sup>-1</sup> du poids sec.	Teneur en cendres de la matière sèche des exuvies, %.	Teneur en calories de la matière organique des exuvies (kcal.g <sup>-1</sup> ).	Rapport Poids sec de l'exuvie/ la mue, %.	Observations	Auteurs des données
<b>AMPHIPODES</b>							
<i>Gammarus fossatum</i>	4-16	0,87	66,3	2,60	19,7	Juvéniles et adultes	Pieper, 1978
<i>G. lacustris</i>	20	1,21	—	—	21,5	Juvéniles, 2-5 mues.	Résultats personnels
	20	1,76	—	—	20,4	Juvéniles, 6-9 mues.	Résultats personnels
	15-20	1,19	—	—	19,7	Mâles	Résultats personnels
	15-20	1,44	—	—	—	Femelles	Résultats personnels
<i>Pontogammarus robustoides</i>	20	1,56	—	—	30,1	Juvéniles et mâles.	Résultats personnels
<i>P. macoticus</i>	20	1,26	—	—	—	Adultes	Soldatova, 1970
<i>Hyatella azteca</i>	10-23	2,05	—	—	26,1	Juvéniles	Mathias, 1971
	10-23	2,05	—	—	11,3	Adultes	Mathias, 1971
<i>Changonyx richmodensis</i>	10-23	2,05	—	—	42,3	Juvéniles	Mathias, 1971
<i>occidentalis</i>	10-23	2,05	—	—	15,4	Adultes	Mathias, 1971
<b>EUPHAUSIACES</b>							
<i>Euphausia pacifica</i>	9-19	—	51,4	—	9,4	Juvéniles et adultes	Lasker, 1964
	8-12	—	47,5	—	10,0	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966
	12-15	—	—	—	8,6	Juvéniles et adultes	Paranjare, 1967

<i>E. eximia</i>	11-18	—	—	—	—	6,0	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966	
<i>E. gibboides</i>	8-12	—	—	—	—	7,1	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966	
<i>E. recurva</i>	8-12	—	25,5	—	—	9,2	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966	
<i>Thysanocessa spinifera</i>	12-15	—	26,2	—	—	8,1	Juvéniles et adultes	Paranjare, 1967	
	8-12	—	48,2	—	—	10,5	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966	
<i>T. raschii</i>	12-15	—	19,4	—	—	5,6	Juvéniles et adultes	Paranjare, 1967	
	—	—	—	—	—	4,9	Juvéniles et adultes	Sameoto, 1976	
<i>T. aequalis</i>	8-12	—	26,4	—	—	5,0	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966	
<i>T. inermis</i>	—	—	—	—	—	5,4	Juvéniles et adultes	Sameoto, 1976	
<i>Nyctophanes implex</i>	8-12	—	—	—	—	11,3	Juvéniles et adultes	Jerde et Lasker, 1966	
<i>Meganyc-tiphanes megalops</i>	—	—	—	—	—	5,8	Juvéniles et adultes	Sameoto, 1976	
<u>DECAPODES NATANTIA</u>									
<i>Palaeomon lamareii</i>	25	—	—	—	—	17,8	Adultes à jeun	Katre et Reddi 1976	
	25	—	—	—	—	13,6	Adultes alimentés	Katre et Reddi 1976	
<i>Leander adspersus</i>	7	1,15	—	—	—	15,4	Juvéniles	Ivleva, 1970	
	10	1,17	—	—	—	15,4	Juvéniles	Ivleva, 1970	
	13	1,08	—	—	—	13,4	Juvéniles	Ivleva, 1970	
	18	1,16	—	—	—	15,4	Juvéniles	Ivleva, 1970	
	20	1,33	—	—	—	15,4	Juvéniles	Ivleva, 1970	
<i>Macrobrachium nipponense</i>	20-25	1,96	50,3	—	4,49	19,9	Juvéniles	Résultats personnels	
<i>H. rosenbergii</i>	28	1,63	43,0	—	2,77	20,0	Juvéniles	Nelson et al., 1977	
<u>DECAPODES REPTANTIA</u>									
<i>Astacus astacus</i>	23	2,68	—	—	—	9,8	Juvéniles, 1 mue	Résultats personnels	
	19-24	1,16	—	—	—	22,1	Juvéniles, 2 mues	Résultats personnels	
	19-24	2,16	—	—	—	24,2	Juvéniles, 3 mues	Résultats personnels	
	19-24	1,33	—	—	—	27,0	Juvéniles, 4 mues	Résultats personnels	
	19-24	1,48	—	—	—	26,7	Juvéniles, 5 mues	Résultats personnels	
	17-24	1,20	67,6	—	3,72	27,3	Individus d'un an	Résultats personnels	

Suite du tableau 2

Ordre, Espèce	Température aux périodes de mue, °C.	Teneur en calories des exuvies 'kcal.g <sup>-1</sup> du poids sec.	Teneur en cendres de la matière sèche des exuvies. %	Teneur en calories de la ma- tière organique des exuvies. (kcal.g <sup>-1</sup> ).	Rapport poids sec de l'exuvie/ Poids sec de l'individu avant la mue. %.	Observations	Auteurs des données citées.
<i>Asiacus astacus</i>	17-24 17-24 17-24 17-24 20	1,15 1,35 1,11 -- 1,35	65,0 61,8 64,6 -- 65,8	3,29 3,53 3,14 -- 3,95	33,2 31,2 37,4 44,3 23,5	Individus de 2 ans Mâles de 3-4 ans Mâles de 5-6 ans Femelles de 4-5 ans Juvéniles, conditions du laboratoire.	Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels
<i>Orconectes propinquus</i>	---	--	68,3	--	50,0	Juvéniles	Stein et Murphy., 1976
<i>Palinurus argus</i>	10	--	--	--	35,8	Adultes	Travis, 1954
<i>Uca pugilator</i>	---	--	--	--	56,9	Juvéniles	Guysselman, 1953
<i>Carcinus maenas</i>	10-18	--	--	--	14,3	Juvéniles	Friksson et Fdlund, 1977
<i>Menippe mercenaria</i>	---	1,30	--	--	--	Exuvies	Mootz, Epifanio, 1974
<i>Homarus americanus</i>	22	2,09	--	--	--	Exuvies	Logan, Epifanio, 1978
	22	1,18	--	--	--	Juvéniles	Logan, Epifanio, 1978
<i>H. vulgaris</i>	10	--	--	--	60,8	Juvéniles et adultes	Hewett, 1974

Remarques : 1 - matériel utilisé par V.M. Strelnikova.

## CHAPITRE 2

### DUREE DES CYCLES DE REPRODUCTION ET D'INTERMUE

La durée de la formation de la ponte et des intermues apparaît dans l'ontogénèse des Crustacés comme un paramètre indispensable aux calculs de leur croissance germinale et exuviale. Les valeurs de la vitesse de ces croissances dépendent, en effet, du temps écoulé entre les actes proprement dits de rejet des structures formées, c'est-à-dire des pontes ou des exuvies. Pour les étapes de la croissance, les cycles d'intermue sont seuls caractéristiques et pour la reproduction, les cycles sexuels comme les cycles d'intermue.

Nous avons désigné, pour un cycle de reproduction, la période de formation d'une ponte pour une femelle comme étant  $D_{ov}$ . La détermination de cet indice est soumise à une série de difficultés techniques, en particulier pour les espèces monocycliques. D'abord, on ne connaît pas très clairement l'étape de croissance somatique, pendant la maturité sexuelle, où se produit l'accumulation de vitellus dans les ovocytes, c'est-à-dire au cours de laquelle se produit une nouvelle répartition de l'énergie avec pour but essentiel la synthèse de la matière germinale. Après l'unique ponte, chez les espèces monocycliques, les animaux périssent, soit d'un seul coup s'ils dispersent leurs oeufs dans l'eau, soit après l'éclosion des jeunes s'ils les incubent dans un marsupium, sur les pléopodes, etc. Des recherches histologiques, physiologiques et biochimiques sont nécessaires pour déterminer la durée du cycle de reproduction des espèces monocycliques, mais, jusqu'à présent, les méthodes ne sont pas complètement au point. Au contraire, chez la plupart des espèces polycycliques, et selon de nombreuses observations, des pontes successives se produisent généralement d'emblée après la dispersion des jeunes hors de la chambre incubatrice. On peut, dans ce cas, sans commettre une grave erreur, considérer que la durée du cycle sexuel ou germinal ( $D_{ov}$ ) est égale à la période de développement embryonnaire ( $D_q$ ). Des recherches spéciales faites par N.N. Rochine ont confirmé ce point de vue. La valeur de  $D_q$  est connue chez beaucoup de Crustacés, ce qui rend l'analyse de la relation entre le cycle sexuel et les paramètres variés plus facile. Néanmoins, on ne peut assimiler que par hypothèse le laps de temps nécessaire à la production d'une ponte à la durée de l'embryogénèse. La valeur  $D_{ov}$  sera, en réalité, toujours légèrement supérieure à  $D_q$ , la mue des femelles se produisant après la dispersion des jeunes, suivie peu après d'une nouvelle ponte. Selon les évaluations approximatives faites sur une série de Crustacés,  $D_{ov}$  ne dépasse pas  $D_q$  de plus de 10 %.

---

L'intervalle entre deux mues consécutives ou intermue ( $D_{ex}$ ) se détermine plus aisément au laboratoire, grâce à l'élevage individuel des Crustacés, les exosquelettes qu'ils rejettent étant bien visibles. C'est beaucoup plus compliqué à estimer dans les conditions naturelles. On peut cependant, par des observations longues sur des espèces benthiques volumineuses (crevettes, crabes, écrevisses), déterminer  $D_{ex}$  grâce à la variation de couleur, de solidité des téguments externes, la présence de gastrolithes ou l'apparition massive d'exuvies. Il n'est pas difficile alors d'établir en fonction de la taille de ces dernières ou de leurs fragments, les dimensions des individus qui ont mué.

Les valeurs de temps ainsi relevées peuvent varier, sans nul doute, sous l'influence du milieu ambiant ou de l'état physiologique des animaux.

Les données de la littérature montrent que la salinité, l'alimentation, l'intensité lumineuse et d'autres facteurs agissent sur la durée des cycles de reproduction et de mue, pour des valeurs extrêmes. Par exemple, les intermues sont assez constantes chez les espèces euryhalines, dans de larges limites de la salinité, mais dans la plupart des cas, elles sont allongées pour une salinité inférieure à 5 ‰ et supérieure à 35 ‰ (Khlebovitch, 1974). Le jeûne ou une alimentation insuffisante conduisent aussi à un allongement de  $D_{ex}$  et de  $D_{ov}$ . L'influence de l'intensité lumineuse sur ces paramètres est hétérogène, ce qui ne permet pas, pour le moment, de tirer de conclusions certaines. Dans la zone de tolérance des facteurs externes énumérés ci-dessus, c'est la température qui a l'influence la plus décisive sur  $D_{ov}$  et  $D_{ex}$ . Dans le calcul de la croissance germinale, exuviale et de la production des Crustacés, il existe une relation essentielle entre la durée des périodes sexuelles, les intermues et le poids des animaux.

## RELATION ENTRE LES CYCLES DE REPRODUCTION, DE MUE ET LE POIDS DES CRUSTACÉS.

Le poids du corps est chez les animaux, un facteur important dont dépendent les fonctions qui sont à la base de l'activité vitale des organismes, telles que la vitesse de la respiration, la valeur de la ration alimentaire, la fécondité (Winberg, 1950 ; Souchenia, 1975 ; Ivankov et al., 1974).

L'analyse de la relation physiologique entre la durée des cycles de reproduction, de mue et le poids du corps, n'a pas été faite jusqu'à présent. La nécessité d'établir des lois générales sur ce sujet ne fait aucun doute.

De nombreuses observations personnelles et des données tirées de la bibliographie montrent que la durée d'un cycle de reproduction ne dépend pas, au niveau de l'espèce, des dimensions ou du poids des femelles (fig. 3, tableau 3). Pourtant, on remarque, pour des taxons volumineux, une nette tendance à l'accroissement de  $D_{ov}$  avec l'augmentation de la longueur des femelles.

Tableau 3

Quelques indices quantitatifs concernant la reproduction des Crustacés

Espèce, habitat	Température de reproduction °C	Durée du cycle germinal (en jours)	Longueur (mm)	Poids humide du corps (mg)	Nombre d'oeufs d'une ponte	Auteurs des données rapportées
Ordre des Anostracés						
<i>Artemia salina</i> Lac Sivach (Crimée)	25	5	6,2	1,2	6	Khmeleva, 1968
			15,5	7,0	65	
Flevage du Laboratoire	25	5	—	3,7	33	Khmeleva, 1968
<i>Polyartemia forcipata</i> Bassins de Taïmir	17	6	5,0	1,35	4	Résultats personnels
			10,0	9,00	40	
<i>Streptocephalus torvicornis</i> Étangs à esturgeons de Volgograd. 1973	21	4	11,2	4,0	15	Résultats personnels
			23,5	75,0	320	
1976	23	3,5	14,8	16,4	55	Résultats personnels
Ordre des Conchostracés						
<i>Leptestheria raffinis</i> Étangs du district de Krasnodar	20	8	—	23,5	890	Khmeleva, 1969
			6,8	6,8	—	
Bassins de Georgie orientale	24	—	10,2	—	3093	Iskromeligge Sergueieva, 1964
Ordre des Notostracés						
<i>Triops cancriformis</i> Étangs du district de Krasnodar	20	3	20,0	230,0	11	Bogatova, 1959
			—	2250,0	591	
Piscicultures d'As-trakhan	20	3	23,0	218,0	66	Résultats personnels
			36,5	695,0	200	
Ordre des Cladocères						
<i>Sida crystallina</i> Bassin de retenue de Kiev.	20	4	2,5	0,380	5	Résultats personnels

Suite du tableau 3

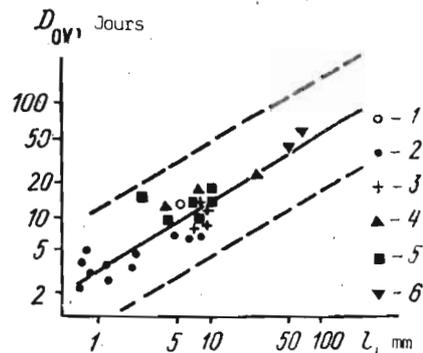
Espèces, habitat	Température de reproduction °C	Durée du cycle germinal (en jours)	Longueur (mm)	Poids humide du corps (mg)	Nombre d'oeufs d'une ponte	Auteurs des données rapportées
<i>Daphnia magna</i> Bassins d'URSS	25	2	1,78 4,87	0,45 10,47	7 97	Galkovskaia et Souchenia, 1978
<i>D. pulex</i> Bassins d'URSS	20	2	1,27 3,80	0,25 4,21	7 93	Galkovskaia et Souchenia, 1978
<i>D. longispina</i> Bassin de retenue d'Outchine	20	2	1,2 4,0	0,14 3,26	2 26	Lebedeva, 1968 Bening, 1941
<i>Simocephalus vetulus</i> Bassins de Biélorussie	20	3	1,58 2,50	0,378 1,270	10 37	Krioutchkova et Rybak, 1971.
<i>Eurycercus lamellatus</i> Bassins de Biélorussie	19,3	4,7	1,75 2,85 2,17	— — 1,062	2 12 5	Babitski, 1976 Krioutchkova, 1969
<i>Chydorus sphaericus</i> Lac Narotch (Biélorussie)	19,6	2,0	0,3 0,5	0,0037	2 12	Babitski, Krioutchkova, 1970 Babitski, 1976.
Ordre des Calanoidés						
<i>Calanus finmarchicus</i> Océan Atlantique	20	2,66	—	1,20	40	Khmeleva, 1969
<i>Acartia clausi</i> Mer Noire	20	2,50	—	0,31	20	Khmeleva, 1969
<i>Centropages kroyeri</i> Mer Noire	20	2,50	—	0,05	23	Khmeleva, 1969
Ordre des Mysidacés						
<i>Mysis relicta</i> Lac mérid. Volos (Biélorussie)	3	90	13,2 16,9	12,5 24,6	9 14	Observations personnelles
<i>Parmysis intermedia</i> Avant-delta du Don	20	9	—	10,7	33	Observations personnelles

Suite du tableau 3

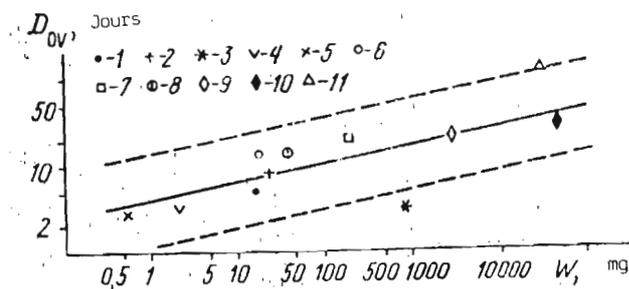
Espèce, habitat	Température de reproduction (°C)	Durée du cycle germinatif (en jours)	Longueur (mm)	Poids humide du corps (mg)	Nombre d'œufs d'une ponte	Auteurs des données rapportées.
<i>P. lacustris</i>						
Bassin de retenue de Kaunas						
1975	17	17,5	10,5	11,2	13	Observations personnelles
1976			14,5	29,2	27	
1ère génération	14	25	12,45	16,2	20	Observations personnelles
2ème génération	22	15	10,14	8,6	10	
Bassin de retenue d Kara-Koum, 1977						
1ère génération	14	17	14,2	25,9	30	Observations personnelles
2ème génération	23	8	10,84	12,7	16	
Avant-delta du Don						
1ère génération	14,6	17	14,0	22,5	43	Observations personnelles
2ème génération	18	12,4	11,0	9,9	25	
Delta du Don 1978	16	15	14,2	21,5	34	
<i>P. ullskyi</i>						
Avant-delta du Don	20	9	—	47,5	70	Résultats personnels
<i>Metamysidopsis elongata</i>						
Océan Pacifique	17,0	9,5	5,1	2,8	12	Clutter, Theilacker, 1971
			6,5	5,5	18	
Ordres des Isopodes						
<i>Cymodoce acuta</i>						
Mer du Japon	20	22	10	62	14	Strelnikova, 1971
			17	282	145	
<i>Idotea baltica iricuspidata</i>						
Mer de Barents	9	40	12	32	31	Résultats personnels
			25	219	278	
<i>Idotea baltica baltica</i>						
Mer Baltique	20	16	9,6	6	52	Résultats personnels
			16,4	63	134	
<i>I. baltica basteri</i>						
Mer Noire	20	16	7,0	7	37	Résultats personnels
			16,0	73	169	
Mer Méditerranée	24	9	9,0	19	37	Résultats personnels
			15,0	61	129	

Sur la figure 15, on constate que la relation entre les durées moyennes des cycles de reproduction et le poids humide des femelles représentant 9 ordres est analogue.

**Figure 14 :** Relation entre la durée du cycle de reproduction à 20°C et les dimensions des femelles : 1 - Anostracés ; 2 - Cladocères ; 3 - Mysidacés ; 4 - Isopodes ; 5 - Amphipodes ; 6 - Décapodes.



Il est intéressant de noter que la valeur de  $D_{OV}$  chez des femelles assez volumineuses de Notostracés est légèrement inférieure à l'indice correspondant d'espèces beaucoup plus petites. Cela peut probablement s'expliquer par le fait que la durée du cycle de reproduction est définie non par la durée du développement embryonnaire, mais par celle de l'ovogénèse, puisque les oeufs formés parthénogéniquement, rassemblés dans une poche incubatrice, sont expulsés après un court délai dans le milieu extérieur.



**Figure 15 :** Relation entre la longueur du cycle de reproduction à 20°C et le poids humide des femelles : 1 - Anostracés ; 2 - Conchostracés ; 3 - Notostracés (*Triops cancriformis*) ; 4 - Cladocères ; 5 - Calanoïdes ; 6 - Mysidacés ; 7 - Isopodes ; 8 - Amphipodes ; 9 - Natantia ; 10 - Reptantia ; 11 - *Astacus astacus*.

Par contre, le cycle de reproduction des écrevisses femelles traîne en longueur, parce qu'il est conditionné par le long développement embryonnaire de leurs énormes oeufs (nous montrerons plus tard et de façon détaillée le caractère de relation entre  $D_q$  et le poids des oeufs).

La relation entre  $D_{OV}$  (jours), et le poids humide de la femelle ( $W$ , mg) obéit dans l'ensemble, à 20°C, pour les espèces étudiées (à l'exception de *Triops cancriformis* et de *Astacus astacus*) à l'équation suivante :

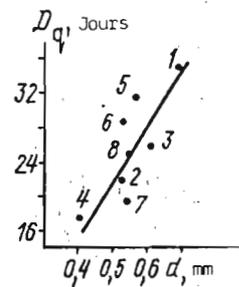
$$D_{OV} = 3,97 W^{0,207} \quad (3)$$

Le coefficient de corrélation ( $r$ ) entre  $\lg D_{OV}$  et  $\lg W$  est égal à 0,85. La faible valeur de l'exposant dans l'équation (3) montre que l'allongement de  $D_{OV}$  en fonction du poids des femelles est relativement faible. Par conséquent, les variations de  $D_{OV}$  sont liées à d'autres processus et d'autres paramètres.

Il a été établi très tôt que la durée du développement embryonnaire ( $D_q$ ) est déterminée, non seulement par les facteurs du milieu, mais aussi par des facteurs qui sont propres aux oeufs formés, comme leur diamètre, le volume de leur masse vitelline (Mac Laren, 1965, 1966). Il en découle que la durée du cycle de reproduction chez les Crustacés qui incubent leurs oeufs dans une chambre incubatrice, un marsupium, etc. sera liée aux paramètres que nous venons d'indiquer.

On peut constater l'accroissement de  $D_q$  en fonction du diamètre des oeufs, chez des Amphipodes du genre *Gammarus* et chez quelques autres Crustacés (fig. 16 et 17).

**Figure 16 :** Relation entre la durée du développement embryonnaire à 10°C et le diamètre des oeufs chez les Gammaridés :  
 1 - *Gammarus setosus* ; 2 - *G. oceanicus* ;  
 3 - *G. obtusatus* ; 4 - *G. laurencianus* ;  
 5, 6 - *G. duebeni* ; 7 - *G. marinus* ;  
 8 - *G. salinus* (d'après Steele et Steele, 1975).



Etant donné que le poids des oeufs est proportionnel à leur diamètre, il faut s'attendre à ce qu'il y ait une relation définie entre les valeurs de  $D_q$  et de  $W_{ov}$ . Effectivement, nous avons pu établir en fonction de nos expériences (Khmeleva et Rochine, 1975) et des données bibliographiques, que la relation entre la durée de l'embryogénèse  $D_q$  (jours) et le poids humide des oeufs ( $W_{ov}$ , mg) à 20°C s'exprime par une fonction parabolique :

$$D_q = 44,2 W_{ov}^{0,412} \quad (4)$$

La dispersion manifeste des points empiriques autour de la ligne de régression de l'équation (4) sur la fig. 18 est liée, dans une certaine mesure, au fait que dans la plupart des documents bibliographiques utilisés pour ces calculs, les valeurs  $W_{ov}$  sont exprimées en unités de poids humide, lequel dépend d'une manière significative du degré d'hydratation (tableau 1) et du stade de développement des oeufs. La relation s'exprimera en réalité plus nettement si  $D_q$  est rapporté au poids sec ou à l'équivalent énergétique des oeufs émis. Néanmoins, le fait de l'accroissement de la durée du développement embryonnaire en fonction de l'augmentation du poids des oeufs ne pose aucun doute. Le coefficient de corrélation assez élevé ( $r = 0,79$ ) entre  $\lg D_q$  et  $\lg W_{ov}$  dans l'équation (4) le prouve.

Des études récentes réalisées sur 8 espèces de Cladocères ont confirmé la relation générale établie entre  $D_q$  et la taille des oeufs (Vijverberg, 1980). Pour des températures identiques, l'allongement de la durée du développement embryonnaire allait de pair avec l'accroissement de la taille des oeufs.

Une série d'auteurs (Steele, Steele et al., 1975) estime que la relation positive entre  $D_q$  et  $W_{ov}$ , exprime une relation entre les dimensions de l'organisme et l'intensité de son métabolisme. Il a été démontré auparavant (Smith et Kleiber, 1950) que la vitesse de la consommation d'oxygène  $Q_{ov}$ ,  $\text{mm}^3 \text{O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ ) des oeufs fécondés, au premier jour de leur développement, chez une série d'invertébrés marins, était aussi fonction du poids humide à 25°C, selon l'équation parabolique :

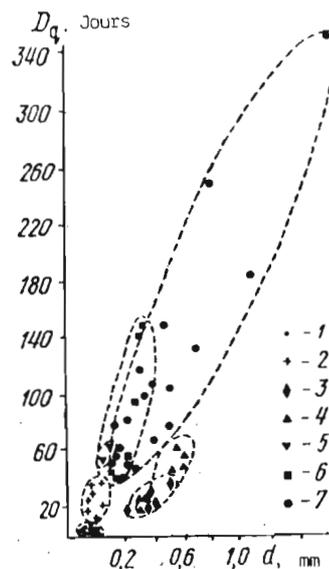
$$Q_{ov} = 0,071 W_{ov}^{0,82} \quad (5)$$

On constate, ainsi, que l'intensité respiratoire des oeufs décroît au fur et à mesure de leur croissance pondérale, ce qui retentit d'une manière correspondante et réelle sur la vitesse du développement embryonnaire.

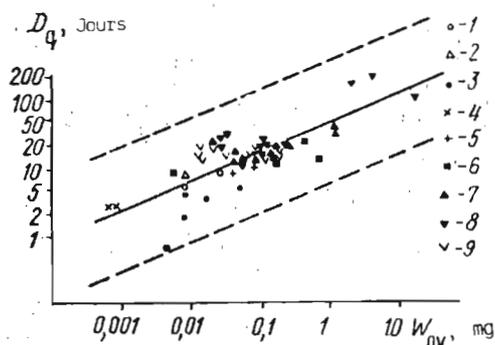
La taille de l'oeuf est liée au volume de vitellus qui le remplit et donc, à son contenu en lipides (Kaufman, 1979), ce qui à son tour peut agir sur  $D_q$  et corrélativement sur  $D_{ov}$ . Il est très possible que le processus de remplissage de l'ovocyte par le vitellus prenne autant de temps que, par la suite, son métabolisme au cours de l'embryogénèse des Crustacés.

Plus tard, Mednikov (1977) a montré que la durée du développement embryonnaire d'une série d'Invertébrés se définissait par la composition en nucléotides des ribosomes (ARN) des oeufs, en particulier, des couples (AU-) et (GC-).

**Figure 17** : Relation entre la durée du développement embryonnaire à 10°C et le diamètre des oeufs de Crustacés : 1 - Copépodes ; 2 - Cirripèdes ; 3 - Amphipodes ; 4 - Mysidacés ; 5 - Cumacés ; 6 - Isopodes ; 7 - Décapodes. (d'après Wear, 1975 ; Steele et Steele, 1975).



Il faut donc orienter les recherches sur les facteurs qui déterminent la durée des cycles de reproduction. On peut actuellement calculer, pour les espèces polycycliques, la durée d'un cycle de reproduction avec l'équation (4) et une certaine approximation, en apportant des corrections correspondant aux variations de température. Nous l'indiquerons d'une manière plus précise par la suite.



**Figure 18** : Relation entre la durée du développement embryonnaire à 20°C et le poids sec des oeufs de Crustacés : 1 - Anostracés ; 2 - Conchostracés ; 3 - Cladocères ; 4 - Calanoïdes ; 5 - Mysidacés ; 6 - Amphipodes ; 7 - Isopodes ; 8 - Décapodes ; 9 - Décapodes (calculés d'après les données de Wear, 1975).

Tableau 4

Valeurs des exposants dans l'équation  $Dex = p \hat{W}^q$  établissant la relation entre la durée des intermuees (Dex, jours) avec le poids sec du corps ( $\hat{W}$ , mg) chez les Crustacés.

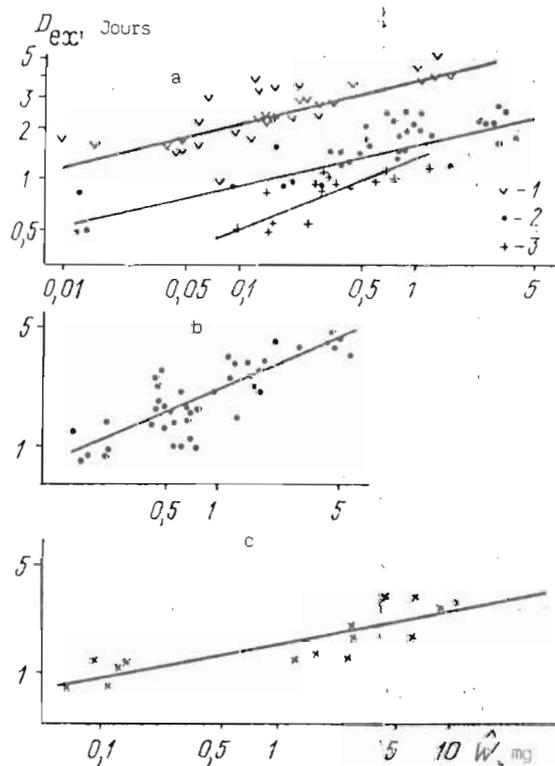
Espèce	Température en période de mue °C	Gamme de Poids (mg)	p	q ± o q	r*	Auteurs des données	Equation
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	12,5 22,5 30	0,01-1,8 0,006-4,0 0,10-1,3	3,46 1,58 1,13	0,248 ± 0,032 0,237 ± 0,018 0,320 ± 0,071	0,789 0,895 0,771	Résultats personnels Résultats personnels Résultats personnels	7 8 9
<i>Leptestheria raffinis</i>	21,5	0,18-5,9	2,23	0,417 ± 0,041	0,875	Résultats personnels	10
<i>Triops cancriformis</i>	21,5	0,08-28,6	1,74	0,162 ± 0,028	0,825	Résultats personnels	11
<i>Paramysis lacustris</i>	15 20	-0,04-6,8 0,11-4,1	6,05 5,32	0,156 ± 0,021 0,144 ± 0,015	0,826 0,963	Résultats personnels Résultats personnels	12 13
<i>Metamysidopsis elongata</i>	17	0,03-0,62	6,41	0,215 ± 0,011	0,994	Clutter et Theilacker, 1971	14
Mâles Femelles non incubantes	17	0,20-0,96	10,4	0,498 ± 0,080	0,952	Clutter et Theilacker, 1971	15
<i>Idotea baltica basteri</i>	20 20	0,2-0,80 4,6-64,8	6,83 5,50	0,107 ± 0,020 0,489 ± 0,065	0,910 0,951	Khmeleva, 1973 Khmeleva, 1973	16 17



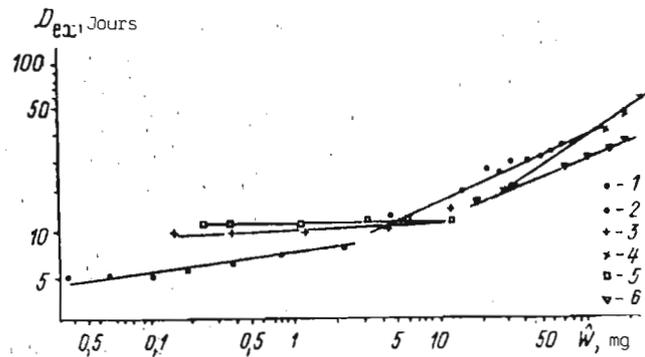
A la différence des pontes où la formation des oeufs a lieu uniquement pendant la période de reproduction, les mues se produisent sur toute l'étendue de l'ontogénèse. Chez les femelles, il existe une relation entre les processus de maturation, de reproduction et de mue. Ainsi chez l'Amphipode *Orchestia gammarellus*, l'accélération ou l'inhibition de la mue agit d'une manière correspondante sur la maturation des oeufs. Le blocage des mues entraîne celui de la maturation (Mathieu - Capderou, 1980)

Chez un grand nombre d'espèces de Crustacés, les femelles incubent leurs oeufs dans différentes structures génitales qui s'intègrent à l'exosquelette, telles que la chambre incubatrice des Cladocères, le marsupium des Mysidacés, Amphipodes et Isopodes ou les filets mucilagineux des Décapodes. L'absence de mue jusqu'à l'achèvement du développement embryonnaire est déterminée par le fait que le rejet de l'exosquelette chez des femelles incubantes entraînerait l'avortement des embryons en cours de développement. Les mues n'ont lieu qu'après la dispersion des larves dans l'eau et dans un délai très court. Les restes d'enveloppes des oeufs et des particules accessoires sont rejetés en même temps que l'exuvie, après quoi la femelle pond une nouvelle série d'oeufs. Les femelles de l'Anostracé *Leptocephalus* forment une exception à cette règle : elles muent malgré la présence de leur ponte qui se trouve dans une poche spéciale, enveloppée d'une fine membrane externe (fig. 2). D'après nos observations, le rejet de l'exuvie n'entraîne pas la détérioration de la poche d'oeufs et des produits germinaux qui s'y trouvent. La mue, dans ce cas précis, sert au nettoyage périodique de l'appareil filtrant qui s'encrasse rapidement.

**Figure 19 :** Relation entre la durée des intermues et le poids sec du corps avant la mue chez les Anostracés et Phyllopoètes : a - *Streptocephalus torvicornis* (1-12°C, 2-22°C, 3-30°C) ; b - *Leptestheria raffinis* (20-23°C) ; c - *Triops cancriformis* (20-23°C).



Ainsi pendant toute la durée de la reproduction,  $D_{ex}$  se définit comme la durée du cycle de reproduction et dépend de la taille et du poids des femelles, comme  $D_{ov}$ . Cette relation existe dans les limites de l'espèce.



**Figure 20** : Relation entre la durée des intermue à 20°C et le poids sec du corps avant la mue chez les Isopodes : 1 - Jeunes d'*Idotea baltica basteri* ; 2 - Mâles d'*I. b. basteri* (d'après Khmeleva, 1973) ; 3 - Jeunes d'*I. ochotensis* ; 4 - Mâles adultes d'*I. ochotensis* ; 5 - Jeunes de *Cymodoce acuta* ; 6 - Mâles adultes de *C. acuta* (d'après Strelnikova, 1975).

On peut établir chez beaucoup de Crustacés la relation entre  $D_{ex}$  et le poids sec ( $\hat{W}$ ) du corps avant la mue par l'équation :

$$D_{ex} = p \hat{W}^q \quad (6)$$

applicable dans de larges intervalles de poids ou même de taille. Dans cette équation  $p$  et  $q$  sont des coefficients empiriques calculés par la méthode des moindres carrés (Plokhinski, 1966). Nous indiquons, dans le tableau 4, les paramètres de l'équation (6) pour quelques espèces de Crustacés et les indices statistiques correspondants. Les faibles valeurs des exposants dans un grand nombre de ces calculs indiquent un accroissement faible de  $D_{ex}$  en fonction de celui du poids. Néanmoins les valeurs assez élevées du coefficient de corrélation  $r$  confirment l'étroite relation entre ces paramètres.

La durée maximale des intermue se situe parfois aux premiers stades de croissance post-embryonnaire. Ainsi chez les nauplii d'*Artemia*, la première mue a lieu à l'âge de 5 à 6 jours alors que chez les juvéniles et les individus matures, les valeurs de  $D_{ex}$  sont de 2-3 à 4-5 jours (Khmeleva, 1968). Cela peut s'expliquer du fait que les nouveaux-nés ne passent entièrement à une alimentation externe qu'au 4<sup>e</sup> jour seulement et que ce n'est qu'après que commence la croissance de leurs téguments chitineux.

Un point intéressant de la relation entre la durée des intermues et le poids du corps a été mis en évidence dans la sous-classe des Copépodes. Comme on le sait, le nombre de mues est toujours constant dans la métamorphose pour les représentants des ordres particuliers de cette sous-classe.

M.B. Ivanova (1979) a montré que le rapport entre la longueur et le poids des Crustacés aux mêmes stades du développement et la longueur et le poids des femelles, chez les Copépodes, tout comme le rapport entre la longueur d'intermues déterminées et la durée de la métamorphose, étaient assez voisins chez différentes espèces (Tableau 5).

Conformément à ce tableau, il est facile de déterminer la longueur de n'importe quelle intermue chez les nauplii et copépodites de Copépodes, si on connaît la durée totale de leur métamorphose.

**Tableau 5**

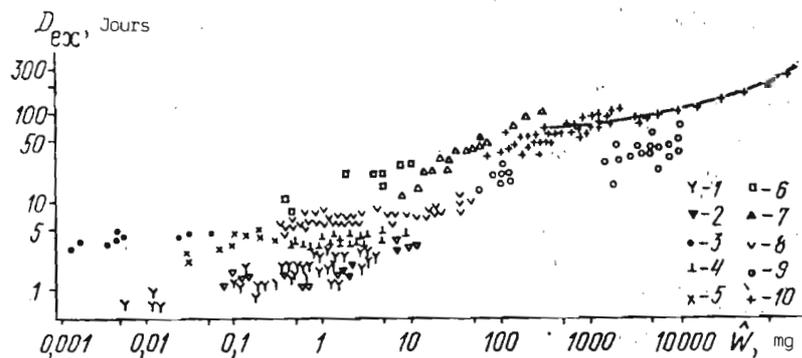
Valeurs relatives moyennes de la longueur, du poids du corps, de la durée d'intermue, à des stades déterminés chez les Copépodes, % de la longueur, du poids des femelles adultes et de la durée globale du développement (selon les données d'Ivanova, 1979).

Stades de développement	n° d'ordre des mues	Longueur du corps %	Poids du corps %	Durée de l'intermue %
NAUPLII				
H <sub>1</sub>		10,4±1,1	2,0±0,5	2,7±0,2
H <sub>2</sub>	1	12,9±1,0	2,6±0,5	4,7±0,3
H <sub>3</sub>	2	15,6±1,0	3,2±0,5	8,1±0,8
H <sub>4</sub>	3	18,8±1,2	4,5±0,5	8,4±0,5
H <sub>5</sub>	4	21,2±1,6	5,9±0,5	7,9±0,5
H <sub>6</sub>	5	26,5±2,4	7,8	8,8±0,3
COPEPODITES				
K <sub>1</sub>	6	35,2±1,3	8,0±1,9	9,5±0,6
K <sub>2</sub>	7	44,0±1,4	15,3±1,6	10,1±0,5
K <sub>3</sub>	8	54,0±1,6	22,6±2,4	11,6±0,4
K <sub>4</sub>	9	69,5±1,7	37,0±3,1	13,4±0,4
K <sub>5</sub>	10	83,0±1,4	57,7±4,9	14,8±1,0
Femelles adultes	11	100	100	

Nous n'avons pas établi une forme unique de relation entre  $D_{ex}$  et le poids du corps de différentes espèces de Crustacés. Chez certaines (*S. torvicornis*, *P. lacustris*, *Mysis elongata* mâles), la relation est conforme à l'équation (6) pour toute une gamme de poids. Pour d'autres espèces (*I. b. basleri*, *I. ochotensis*, *Cymodoce acuta* et *Mysis elongata* femelles), les valeurs de  $D_{ex}$  sont reliées plus faiblement au poids du corps, par compa-

raison à d'autres individus adultes. Enfin, dans une troisième catégorie (Copépodes), les intermues chez les jeunes nouvellement éclos varient bien plus que chez les individus plus âgés. Ces différences ne sont pas surprenantes si l'on considère la très grande diversité du passage à une post-embryogénèse précoce. Pour les membres de certains ordres (Cladocères, Mysidacés, Amphipodes, Isopodes), le développement direct est un caractère réel, tandis que d'autres ont des séries de stades larvaires. Les conditions écologiques de nombreuses espèces de larves diffèrent de celles des formes adultes. La durée des intervalles entre les mues peut-être définie comme le délai de passage du jeune nouvellement éclos à l'alimentation externe. Tout ceci intervient sur la relation entre  $D_{ex}$  et le poids des Crustacés et explique les variations de cette valeur à certains stades de l'ontogénèse.

A l'intérieur de la classe des Crustacés, l'accroissement de  $D_{ex}$ , en fonction de l'augmentation du poids du corps des organismes, s'exprime clairement à 20°C (fig. 21). Il est néanmoins impossible de représenter par une seule droite les valeurs empiriques  $D_{ex}$  pour les espèces étudiées sur le graphique  $\lg D_{ex} - \lg \bar{W}$ . Elles correspondent très vite à une courbe en S. Nous attirons, en effet, l'attention sur la dispersion importante des valeurs de  $D_{ex}$  chez des espèces de même poids. Dans certains cas, les valeurs maximales peuvent dépasser de 10 fois les valeurs les plus faibles. Chez les Cladocères adultes, les Cirripèdes et les Euphausiacés, la durée des intermues ne varie pratiquement pas avec le poids des individus. Au contraire, chez certains Branchiopodes, Mysidacés, Amphipodes, Isopodes, Natantia et Reptantia, on constate une relation linéaire très nette entre  $\lg D_{ex}$  et  $\lg \bar{W}$ . Il est intéressant de souligner que, pour des tailles qui coïncident, les valeurs de  $D_{ex}$  chez les Reptantia dépassent de beaucoup celles des Natantia.



**Figure 21** : Relation générale entre la durée des intermues à 20°C et le poids sec des Crustacés : 1 - Anostracés + Conchostracés ; 2 - Notostracés ; 3 - Cladocères ; 4 - Cirripèdes ; 5 - Mysidacés ; 6 - Amphipodes ; 7 - Isopodes ; 8 - Euphausiacés (10-18°C) ; 9 - Natantia ; 10 - Reptantia.

Les paramètres de l'équation (6) qui relie  $D_{ex}$  avec le poids du corps sont représentés pour les divers ordres de Crustacés dans le tableau 6. Les valeurs de  $q$  dans ces équations se situent dans les limites de 0,191 - 0,477, ce qui correspond aux valeurs calculées pour différentes espèces et aux coefficients de l'équation générale déterminant la durée de l'embryogénèse en fonction du poids de l'oeuf.

**Tableau 6**

Exposants de l'équation  $D_{ex} = p \hat{W}^q$ , établissant la relation entre la durée des intervalles  $D_{ex}$  (jours) et le poids sec du corps avant la mue ( $\hat{W}$ , mg) pour divers ordres de Crustacés à 20°C.

Ordre	Nombre de déterminations	p	$q \pm \sigma q$	r*	Equation
Anostracés	36	1,90	$0,227 \pm 0,021$	0,858	30
Notostracés + Conchostracés	51	1,80	$0,207 \pm 0,019$	0,773	31
Mysidacés	28	5,64	$0,214 \pm 0,031$	0,866	32
Isopodes	20	5,23	$0,477 \pm 0,045$	0,921	33
Décapodes, Natantia	47	7,11	$0,191 \pm 0,026$	0,881	34
Décapodes Reptantia	52	9,78	$0,276 \pm 0,012$	0,946	35

\*r : Coefficient de corrélation entre  $\text{Lg } D_{ex}$  et  $\text{Lg } W$ .

Enfin la formule (6) est un moyen très simple pour transcrire, dans la plupart des cas, les données empiriques. L'utilisation de ces équations doit permettre de calculer les valeurs approximatives des périodes qui s'écoulent entre les mues des Crustacés.

### INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SU LA DURÉE DU CYCLE GERMINAL ET DU CYCLE DE MUE DES CRUSTACÉS.

Pour calculer la production germinale et exuviale des Crustacés, il faut avoir des données sur les variations de fréquence des pontes et des mues en fonction de la température du milieu. Comme on le voit dans de nombreuses études, les valeurs de  $D_{ex}$ , de  $D_q$  et par la suite de  $D_{ov}$  varient avec l'accroissement de la température. En admettant l'hypothèse que la durée du cycle de reproduction est égale à celle de l'embryogénèse chez les femelles qui incubent leurs oeufs, nous verrons rapidement que, pour utiliser certaines équations dans le calcul des intervalles de ponte, à des températures variées, il existe une relation entre  $D_q$  et la température.

L'influence de la température sur la durée de l'embryogénèse est bien connue. Différentes équations ont été proposées par une série d'auteurs : elles décrivent avec un degré de précision variable cette relation et une analyse comparative en a été faite par B.M. Mednikov (1977).

Le coefficient de Vant'Hoff ( $Q_{10}$ ) est l'indice le plus évident pour caractériser les variations de la vitesse des processus biologiques, y compris du développement embryonnaire, en fonction de la température, indiquant de combien de fois s'accroît leur vitesse pour une élévation de température de  $10^{\circ}$  :

$$Q_{10} = \left( \frac{D_{q1}}{D_{q2}} \right)^{-(t_2 - t_1)/10} \quad (36)$$

Dans cette équation  $D_{q1}$  et  $D_{q2}$  sont les durées du développement embryonnaire aux températures respectives  $t_1$  et  $t_2$ .

Il apparaît moins dans la formule (36) que  $D_q$  croît avec un abaissement de la température. Pour différentes espèces de Crustacés, les valeurs  $Q_{10}$  peuvent, soit rester constantes dans de larges intervalles de température, soit diminuer avec son élévation. Dans le premier cas, la relation de  $D_q$  et de la température se déduit facilement de la formule (36). En prenant  $t_1 = 0^{\circ}\text{C}$  et  $t_2$  une valeur variable de la température  $t$ , nous obtenons la fonction exponentielle suivante :

$$D_{qt} = D_{q0} \cdot Q_{10}^{-t/10} \quad (37)$$

dans laquelle  $D_{q0}$  est la durée de l'embryogénèse à  $0^{\circ}\text{C}$ . Il faut toutefois remarquer que  $D_{q0}$  et  $D_{exo}$ , dans les équations (37) et (43), sont des valeurs conventionnelles, puisque pour la plupart des Crustacés les processus de mue et de reproduction n'ont pas lieu à  $0^{\circ}\text{C}$ . Pour cette raison, nous indiquerons par la suite, pour chaque cas concret, les limites de température dans lesquelles les équations (37) et (43) peuvent être utilisées.

L'équation (37) est analogue à la formule bien connue de Tauti (Higurashi et Tauti, 1925) :

$$D_{qt} = D_{q0} \cdot e^{-kt} \quad (38)$$

où  $k = (1/D_q) (dD_q/dt)$  est le coefficient de thermolabilité. Pour une variation modérée de  $t$ , plus  $D_{qt}$  diminue, plus grande est la valeur de  $k$ .

La représentation de l'équation (38) est linéaire en coordonnées semilogarithmiques :

$$\ln D_q = \ln D_{q0} - kt \quad (39)$$

La relation entre le coefficient de thermolabilité  $k$  et le coefficient de température de Vant'Hoff ( $Q_{10}$ ) s'exprime directement par un rapport simple :

$$2,3026 \lg Q_{10} = 10 k \quad (40)$$

Conformément aux équations (36) et (38), on peut facilement déterminer chez les Crustacés polycycliques de combien est accéléré le développement des oeufs (et la formation concomitante de la ponte suivante) pour une élévation de  $10^{\circ}\text{C}$ .

Si  $Q_{10}$  décroît avec la hausse de la température, la relation entre  $D_q$  et la température obéit au principe de la "somme des températures", qui s'exprime par une fonction hyperbolique :

$$D_q = \frac{S}{t - t_0} \quad (41)$$

où  $S$  = somme des températures journalières, apparaît comme une valeur constante;  $t_0$  est la température du zéro biologique qui, en règle générale, n'est pas égal à  $0^{\circ}\text{C}$ , et pour lequel les processus de développement s'interrompent, y compris l'ontogénèse. Pour cette raison, la vitesse de l'embryogénèse ( $1/D_q$ ) est liée d'une manière linéaire à la température :

$$1/D_q = (t - t_0)/S \quad (42)$$

Il faut remarquer que l'équation (42) ne transcrit la relation entre  $1/D_q$  et  $t$  que dans une zone optimale de température pour le développement de telle ou telle espèce et qu'en dehors de cette zone, le principe de la "somme des températures" est dérégulé. D'autres formules ont été proposées pour traduire ces relations, mais leurs paramètres n'ont pas une signification biologique précise.

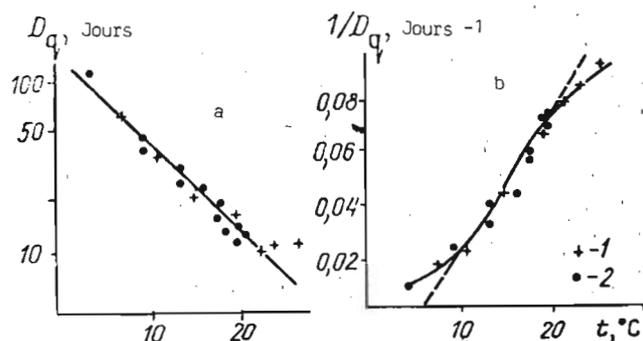
Comme nous l'avons montré (Goloubev, 1978), les variations de la durée du cycle de mue  $D_{ex}$ , dans la zone optimale, se traduisent par une fonction exponentielle analogue à l'équation (37) :

$$D_{ex} = D_{ex0} \cdot Q_{10}^{-t/10} \quad (43)$$

où  $D_{ex0}$  représente la durée entre deux mues à  $0^{\circ}\text{C}$ .

Etant donné que la durée des intermues chez les Crustacés, ne s'accroît pas avec le poids du corps, à la différence de celle des cycles de reproduction, nous n'avons pas utilisé pour des individus de tailles diverses les valeurs absolues de  $D_{ex}$ , exprimées en heures ou en jours, dans le calcul des  $Q_{10}$  relevant de l'équation (43), mais les valeurs relatives  $D'_{ex}$ . Dans ce but, nous avons pris pour unité  $D_{ex}$  à l'une des températures (le plus souvent à  $20^{\circ}\text{C}$ ) et nous avons exprimé, en fonction de celle-ci, les valeurs analogues à d'autres températures.

Les travaux que nous avons faits dans notre laboratoire sur une série de Crustacés permettent d'affirmer que la relation de  $D_q$  avec la température correspond bien, dans de larges intervalles de celle-ci, à l'équation (42) (Khmeleva et Rochine, 1975 ; Rochine, 1980). Pour des valeurs limites, le principe de la "somme des températures" ne correspond plus à la réalité et les valeurs empiriques de  $D_q$  s'écartent de la droite de l'équation (42). Ainsi chez *Asellus aquaticus*,  $S$  ne paraît constante que dans l'intervalle de 9-21°C (fig. 22) bien que l'on puisse obtenir le développement embryonnaire de cette espèce entre 6 et 25°C. Ainsi, les résultats empiriques figurés sur ce graphique, en coordonnées de  $\lg(D_q - t)$ , pour un intervalle de température de 10 à 20°C, se rapprochent d'une manière très satisfaisante d'une ligne droite.



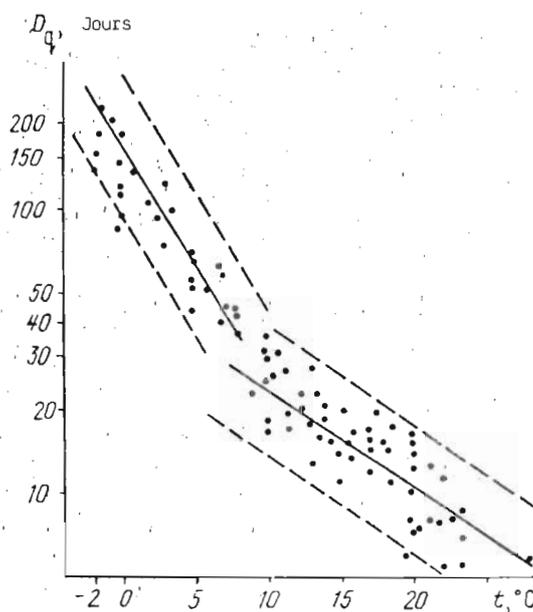
**Figure 22 :** Relation entre la durée (a), la vitesse du développement embryonnaire (b) d'*Asellus aquaticus* et la température (1- observations de terrain ; 2 - données expérimentales) : a - résultats empiriques dans l'intervalle de 10 à 20°C, correspondant à la droite de régression de l'équation (37) pour  $Q_{10} = 2,88$  ; b - idem : les résultats dans l'intervalle donné correspondent à la droite de l'équation (42) pour  $S = 220$  et  $t_0 = 4,7^{\circ}\text{C}$ .

Il est donc difficile dans un cas précis, en tenant compte de l'inévitable dispersion des résultats empiriques des analyses biologiques, de donner une préférence à telle ou telle formule. On pourrait trouver des exemples analogues chez d'autres Crustacés. Il vaut mieux cependant, à notre avis, utiliser les équations de type (37) et (38), étant donné que le zéro biologique est toujours défini avec une grande incertitude.

D'après nos données et d'après les exemples tirés de la littérature, nous avons analysé la durée du développement embryonnaire chez les Crustacés, dans les groupes taxonomiques suivants : chez 37 espèces de Cladocères, 36 de Copépodes, 40 d'Amphipodes, 20 d'Isopodes et 14 de Décapodes.

Nous avons montré, par des comparaisons interspécifiques, que le type exponentiel de relation entre  $D_q$  et  $t$  est maintenu. Néanmoins, dans le cas où l'on a des valeurs empiriques de  $D_q$  pour des températures voisines de 0, il ne faut pas établir la relation entre ces paramètres en fonction de l'équation (37).

Il est établi, en effet, que chez les espèces qui vivent au froid, la longueur de l'embryogénèse varie d'une manière bien plus brutale sous l'influence de la température que chez les espèces tempérées. Chez les Amphipodes, l'inflexion des droites, représentant les valeurs empiriques de  $D_q$ , se situe entre 8 et 10°C. On montre sur la figure 23, les points d'inflexion pour différentes espèces d'Amphipodes dans cet intervalle de température, ainsi que pour d'autres Crustacés (fig. 24).



**Figure 23 :** Relation entre la durée du développement embryonnaire des Amphipodes et la température.

Dans cette optique, les paramètres de l'équation (37) ont été calculés séparément pour les espèces qui se reproduisent à basses températures (inférieures à 10°C) et à des températures modérément plus élevées (supérieures à 10°C) (Tableau 7). Il est intéressant de constater que la disposition sur le graphique des lignes de régression, obtenues à partir de l'équation, caractérise dans une certaine mesure la position systématique et le degré d'organisation des ordres correspondants (Fig. 24).

On peut déduire de la disposition des droites sur la figure 24 que, pour une même température, la durée de l'embryogénèse est différente pour les représentants des divers ordres de Crustacés. Ainsi à 15°C,  $D_q$  est de 2 jours chez les Cladocères et de 30 jours chez les Décapodes, c'est-à-dire qu'elle est multipliée par 15 chez ces derniers.

Une si grande différence dans la valeur de  $D_q$  ou  $D_{0v}$  chez les Crustacés indiqués s'explique d'une certaine manière par le poids de leurs oeufs (Fig. 18) qui est, chez les Cladocères, inférieur par dizaines de fois à ce même poids chez les Décapodes. Mais il y a aussi d'autres relations causales que nous devons mettre en évidence.

Les valeurs de  $Q_{10}$  dans la relation de  $D_q$  avec la température dépassent, pour les formes froides, de manière significative celles des espèces tempérées. Ainsi, chez les Amphipodes et Isopodes arctiques et antarctiques, chez lesquels la reproduction et l'embryogénèse se déroulent à basse température, cet indice est égal à 5,99 et 10,28, alors que chez les Crustacés de latitudes tempérées, il n'est que de 2,20 - 2,90.

**Tableau 7**

**Paramètres de l'équation de type  $D_q = D_{q_0} e^{-kt}$ , déterminant la relation entre la durée du développement embryonnaire et la température pour divers groupes de Crustacés.**

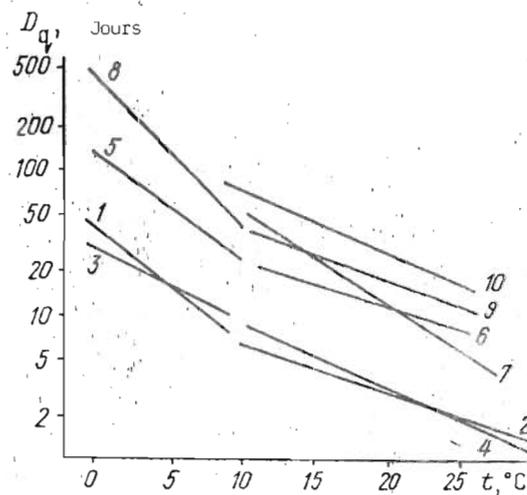
Crustacés	Intervalle de température	Nombre de déterminations.	$D_{q_0}$	$k$	$r^*$	$Q_{10}$	Equation
<i>Cladocera</i>	0—10	32	29,25	0,114	—0,77	3,13	44
	10—30	59	17,31	0,090	—0,71	2,46	45
<i>Copepoda</i>	0—10	58	37,38	0,164	—0,87	5,16	46
	10—30	78	12,90	0,079	—0,87	2,20	47
<i>Amphipoda</i>	0—10	23	125,86	0,179	—0,94	5,99	48
	10—25	54	77,41	0,106	—0,84	2,89	49
<i>Isopoda</i>	0—10	16	397,19	0,233	—0,96	10,28	50
	10—26	22	96,47	0,091	—0,94	2,48	51
<i>Decapoda</i>	10—25	27	147,33	0,097	—0,85	2,64	52

\*  $r$  — coefficient de corrélation entre  $\lg D_q$  et  $t$ .

Il ne fait aucun doute que l'accélération de l'embryogénèse en fonction de la température chez les Crustacés adaptés à des températures basses ou élevées, a pour base le caractère inégal du métabolisme de l'embryon en voie de développement.

On a récemment découvert que la composition du vitellus, produit chez les invertébrés aquatiques, dépendait de la thermophilie de l'espèce (Kaufman, 1977). Cet auteur a montré d'une manière évidente que les oeufs des espèces tempérées sont de type glucidique, c'est-à-dire que dans la composition de leur vitellus, ce sont les hydrates de carbones qui dominent, contrairement aux espèces froides dont les oeufs, chargés de lipides, appartiennent au type lipidique. On peut supposer que la durée du cycle germinal, chez des Crustacés à pontes répétées, dépendra directement du type d'oeufs, puisque les larves naissent habituellement à partir d'oeufs glucidiques, tandis que les oeufs à caractère lipidique ont un développement direct. Cela semble une confirmation de l'existence réelle d'une barrière transitoire dans le métabolisme et la durée du développement embryonnaire des Crustacés, à des températures inférieures à 10°C. Sous cet angle, il est intéressant de rappeler que les organismes aquatiques poïkilothermes utilisent les lipides comme substrat énergétique, en dessous de 10°C, et les hydrates de carbone, au dessus de cette température (Kirssipouou et Laougaste, 1975).

Dans le tableau 8, figurent les valeurs moyennes de la vitesse relative du développement ( $1/D'_q$  en % de  $1/D_q$  à  $20^\circ\text{C}$ ), les coefficients  $Q_{10}$  pour  $1/D'_q$  et pour l'intensité respiratoire des Crustacés. Dans l'intervalle de  $10-20^\circ\text{C}$ , les valeurs  $Q_{10}$  de l'accélération par la température du premier paramètre correspondent tout à fait à la "courbe normale" de Krog. Au-dessus de  $20^\circ\text{C}$ , elles coïncident pratiquement avec les  $Q_{10}$  établis par L.M. Souchenia (1972) dans des travaux concernant l'influence de la température sur l'intensité respiratoire des Crustacés. Au-dessous de  $20^\circ\text{C}$ , les valeurs  $Q_{10}$  de la relation  $1/D'_q$  en fonction de la température occupent une position intermédiaire entre les coefficients de la "courbe normale" de Krog et ceux établis par Souchenia.



**Figure 24 :** Relation entre la durée du développement embryonnaire et la température pour divers ordres de Crustacés : 1, 2 - Cladocères ; 3, 4 - Copépodes ; 5, 6 - Amphipodes ; 7 - Mysidacés ; 8, 9 - Isopodes ; 10 - Décapodes.

On a noté, aux basses températures, une divergence significative dans les valeurs  $Q_{10}$  de la relation entre la température et la vitesse de l'embryogénèse ou dans l'intensité respiratoire, chez des espèces considérées comme eurythermes et "reliques glaciaires", telle *Mesidotea entomon* ; chez ces espèces, la reproduction et l'embryogénèse se déroulent à une température inférieure à  $10^\circ\text{C}$ . Il est possible qu'il y ait, ici, une certaine spécificité dans les variations de l'accélération de l'embryogénèse dans la zone des basses températures.

L'analyse de la durée des intermues sous l'influence de la température fait ressortir la spécificité du processus par rapport à ce facteur écologique (Fig. 25, 27).

Les valeurs  $Q_{10}$  dans la relation entre la température et la durée des intermues ( $D_{ex}$ ) sont comprises chez les espèces étudiées entre 1,44 et 3,85 (Tableau 10), ce qui correspond à l'accélération par la température, dans un intervalle de 10 à 30°C, de la durée de l'embryogénèse des Crustacés.

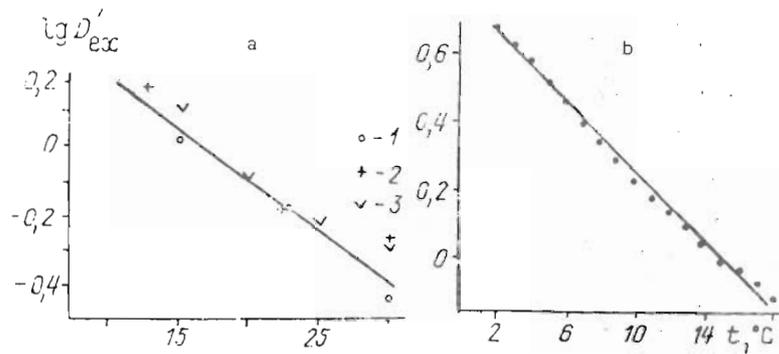
**Tableau 8**

**Valeurs des coefficients  $Q_{10}$  pour le calcul de la vitesse relative du développement embryonnaire ( $1/D'_q$ , %) et pour l'intensité respiratoire des Crustacés (d'après Rochine, 1980).**

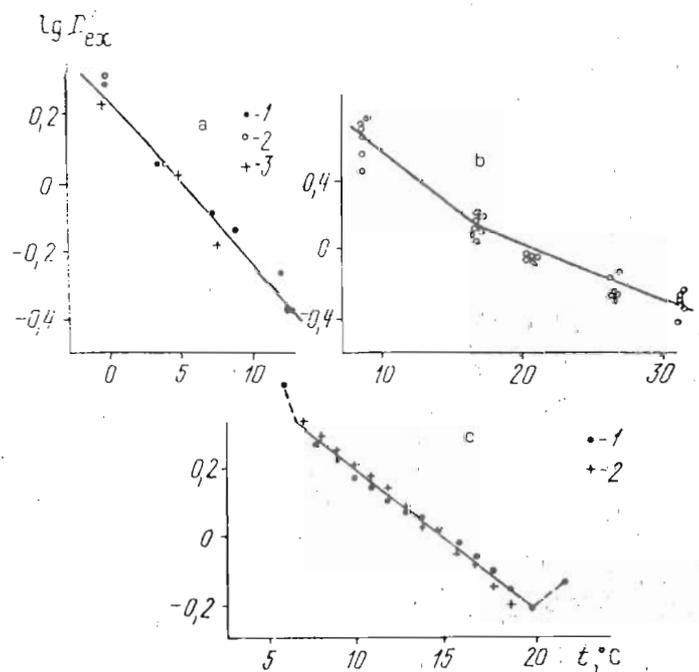
Indice	Températures °C						
	0	5	10	15	20	25	30
$1/D'_q$	6,9	16,4	31,6	61,6	100	141,0	181,5
$Q_{10}$	Températures °C						
	0-5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	
D'après la vitesse relative du développement embryonnaire.	5,58	4,40	3,12	2,68	1,99	1,71	
D'après l'intensité de la respiration des Crustacés (Souchenia, 1972).	2,72	2,62	2,23	2,13	1,93	1,85	
D'après la courbe normale de Krog.	10,9	3,5	2,9	2,5	2,3	2,2	

On n'a pas mis en évidence de différences dans les valeurs  $Q_{10}$  de l'équation (43), comme on l'a fait pour  $D_{ov}$  et  $D_q$ , chez les espèces vivant à des températures différentes. On peut, cependant remarquer une faible tendance à l'abaissement de  $Q_{10}$  pour les espèces tempérées. On peut utiliser une valeur moyenne pour  $Q_{10}$  de 2,60 pour la classe entière des Crustacés dans un intervalle de température de 0 à 34°C, pour le calcul de  $D_{ex}$  à différentes températures, si l'on manque de déterminations expérimentales correspondantes.

Il faut encore une fois rappeler que l'équation (43) n'exprime le lien entre  $D_{ex}$  et la température que dans les limites favorables de celle-ci. En marge de celles-ci, les valeurs réelles de  $D_{ex}$  dépassent de beaucoup celles que l'on obtient avec l'équation (43). Ainsi on note que chez l'Amphipode *Gammarus duebeni* de la mer du Nord, l'intermue minimale se situe à une température de 19°C (Fig. 26b). Les intermues s'allongent avec l'accroissement de la température (Kinne, 1953).



**Figure 25 :** Relation entre la durée relative des intermuees chez les Crustacés et la température : a - *Streptocephalus torvicornis* (1 - série de 1974), 2 - série de 1975, 3 - durée relative de la période larvaire, 5 intermuees) ; b - *Daphnia longiremis* (d'après Kourenkoba, 1975).



**Figure 26 :** Variations de la durée relative des intermuees chez les Crustacés en fonction de la température : a - *Pseudocalanus minutus* (1), *Eurytemora hirudinoides* (2), *Temora longicornis* (3) (d'après Corbett et Mac Laren, 1970) ; b - *Cyprinotus* sp (d'après Kurata, 1962) ; c - *Gammarus duebeni* (1 - femelles ; 2- mâles) (d'après Kinne, 1953).

Il est évident que la zone de la relation linéaire précise entre  $\lg D'_{ex}$  et  $t$  est limitée chez cette espèce, d'un côté par la température du début de la reproduction (5-6°C), et de l'autre par la température maximale de l'eau dans la zone d'habitat (20-21°C). Au dessus de 21°C, la mortalité des animaux augmente fortement.

**Tableau 9**

**Valeurs des coefficients de température  $Q_{10}$  pour la vitesse de l'embryogénèse chez divers Crustacés.**

Espèce.	Intervalles de température				Auteurs des données
	4,7-8,3	5-10	10-15	15-20	
<i>Gammarus duebeni</i>	—	7,24	2,75	2,13	Kinne, 1970.
<i>Marinogammarus salinus</i>	—	5,93	2,64	1,88	Vlasblom, 1968.
<i>Aseellus aquaticus</i>	—	7,32	3,40	2,44	Anderson, 1969.
<i>Mesidotea entomon</i>	7,20	—	—	—	Résultats personnels.

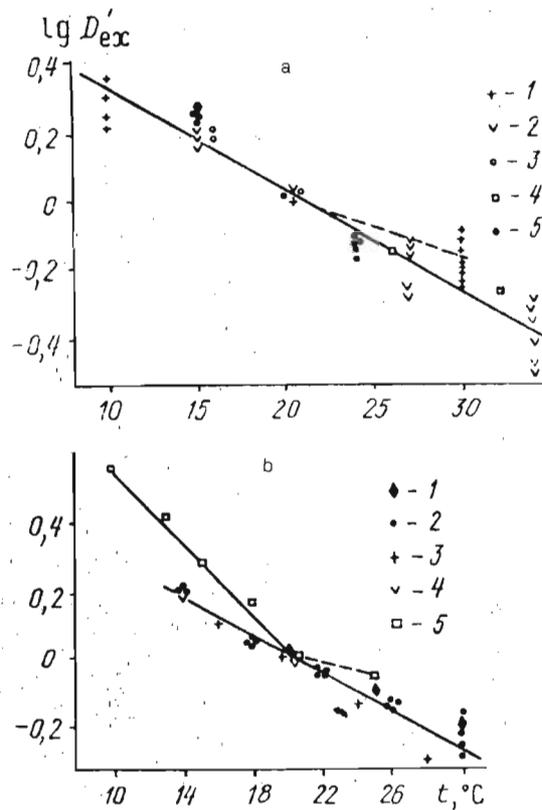
L'allongement brusque des intermues pour des températures défavorables, suivi d'un abaissement de la survie et de l'interruption de la croissance, a été également constaté chez les larves du Cirripède *Cyprinotus* sp., l'Isopode terrestre *Porcellio scaber* (Kurata, 1962), la crevette *Leander adspersus* (Ivleva, 1970) et le crabe *Carcinides moenas* (Bückmann et Adelung, 1964).

Parallèlement, on n'a pas observé, chez le crabe *Callinectes sapidus*, un accroissement de  $D'_{ex}$  par rapport à la valeur obtenue par l'équation (43), à 34°C. Cela peut s'expliquer par l'adaptation de l'animal aux eaux du bassin, réchauffées par les rejets d'une centrale thermo-électrique (Leffler, 1972).

Les valeurs  $D'_{ex}$ , chez une série de Copépodes arctiques, à 0°C, correspondent à la ligne de régression  $\lg D'_{ex}$  sur  $t$ , ce qui ne permet pas de considérer comme défavorable pour les espèces indiquées, la température de 0°C (Fig. 26 a). Tous ces animaux, en effet, se reproduisent normalement à 0°C (Corkett et Mac Laren, 1970).

Chez les Décapodes, la chute de la température au dessous d'une certaine limite empêche la mue. Ainsi la crevette tropicale *Palaemon paucidens* ne mue pas pendant plusieurs mois à 10°C, bien que  $D_{ex}$  soit déjà de 28 jours pour cette espèce à 20°C (Kamiguchi, 1971). Le blocage des mues a été observé chez d'autres espèces de crevettes pour une température relativement basse, par exemple chez *Palaemon varians*, à 9-10°C (Jefferies, 1964) et *Caridina weberi*, à 16-19°C (Nagabushanam et Chinnaya, 1968). Les mâles du crabe tropical *Uca pugnax* ne muent déjà plus à 15°C, bien que leur viabilité ne soit pas atteinte, même à une température plus basse (Passano, 1960). Dans ce cas précis, même l'ablation des pédoncules oculaires n'induit pas la mue d'*Uca pugnax*, alors que cette opération raccourcit habituellement

les intermues d'une manière significative aux températures optimales. Selon nos expériences (Goloubev et Majilis, 1977), *Astacus astacus* cesse de muer dans la nature, lorsque la température de l'eau descend en dessous de 15-16°C. Il ne s'est pas produit une seule mue en l'espace de quelques mois parmi les écrevisses de cette espèce, maintenues à 8-10°C au laboratoire. Cependant, quelques unes ont mué par la suite, peu de temps après que la température ait été relevée à 20°C. Visiblement, ces animaux parviennent aux stades de prémue, mais ne peuvent muer à 8-10°C.



**Figure 27 :** Variations de la durée relative des intermues en fonction de la température chez les Décapodes : a - Reptantia (juvéniles et adultes) : 1 - *Carcinides maenas*, 2 - *Callinectes sapidus*, 3 - *Eriocheir sinensis*, 4 - *Barytelphusa cunicularis*, 5 - *Pachygrapsus marmoratus* ; b - Natantia : 1 - *Palaemonetes vulgaris*, 2 - *Palaemon serratus*, 3 - *P. paucidens*, 4 - *Crangon crangon*, 5 - *Leander adspersus* (Auteurs des données cités dans le tableau 10).

Le blocage de la mue aux basses températures, chez les Décapodes, semble conditionné, à notre avis, par le poids relatif important de leurs exuvies. Le rejet de téguments massifs nécessite d'importantes dépenses d'énergie. On sait que la consommation d'oxygène s'accroît très fortement pendant l'exuviation, ou immédiatement avant, chez les Décapodes (Souchenia, 1972 ; Silverthorn, 1973 ; Lewis et Halfner, 1976). Puisqu'aux basses températures, le niveau du métabolisme chez les animaux poïkilothermes s'abaisse sérieusement, la quantité d'énergie fournie par les processus respiratoires semble insuffisante pour l'accomplissement de la mue.

Les références concernant le blocage des mues par la température, chez des Crustacés appartenant à d'autres ordres, manquent dans la littérature scientifique. Il est fort vraisemblable que ce phénomène ne se produit pas chez les espèces dont les exuvies ont un poids relatif faible. On observe ainsi des mues chez *S. torvicornis* à 5-7°C et chez *P. lacustris* à 1-2°C. Il faut remarquer, chez cette dernière espèce, que la vitesse de la respiration pendant la période de mue est identique à celle de la période d'intermue, comme l'a montré notre collègue L.L. Nagorska. On peut dire la même chose pour *Balanus amphitrite* (Costlow et Bookhout, 1958). On a montré que les valeurs  $\dot{W}_{ex}/\dot{W}$ , chez *S. torvicornis* et *P. lacustris*, étaient respectivement égales à 2,1 et 10,2 % et, chez une espèce voisine *B. improvisus*, à 5 % (Tableau 2). Chez les Crustacés caractérisés par le faible poids relatif de leurs exuvies, le processus de mue ne nécessite donc pas une grande dépense supplémentaire d'énergie, en vertu de quoi ils peuvent muer à basse température.

On peut donc utiliser la relation entre la durée des intermues et la température pour déterminer les limites de températures optimales chez les Crustacés. Dans une série de cas, la relation linéaire entre  $\lg D_{ex}$  et  $t$  s'observe dans un assez large intervalle qui coïncide avec les limites de la température optimale, déterminée selon d'autres paramètres tels que la viabilité, le rythme de croissance, la reproduction, etc. Aux températures défavorables, la longueur des intermues s'accroît fortement par rapport aux valeurs que l'on pouvait attendre de l'équation (43) ou bien les mues cessent tout à fait. Et dans tous les cas, l'accroissement de  $D_{ex}$  s'accompagne d'un abaissement de la survie des individus, de l'interruption de la reproduction et de la croissance. L'augmentation brutale de la mortalité dans des conditions défavorables de température est conditionnée par le fait que ces conditions ont une action significative sur l'issue des processus d'échanges de l'organisme. Le rejet des exosquelettes, jouant un rôle de protection vis à vis des facteurs externes pendant l'intermue, laisse les animaux pratiquement sans défenses, ce qui renforce l'influence des mauvaises conditions de température. Le caractère des variations de la fréquence de mue des Crustacés, à l'intérieur de larges intervalles de température, apparaît comme l'un des paramètres permettant de déterminer leur température optimale.

D'autre part, un caractère très particulier de la relation entre  $D_{ex}$  et la température a été mis en évidence chez le Cirripède *Balanus balanoides* (Barnes et Stone, 1974). Les valeurs de  $D_{ex}$ , chez les individus alimentés, varient très peu dans l'intervalle de 5 à 15°C, mais s'élèvent brusquement à 0°C. Certes, la température de 0°C ne se montre pas favorable à l'espèce et le brusque accroissement de  $D_{ex}$  en est la preuve. On explique la faible variabilité de  $D_{ex}$  entre 5 et 15°C par le fait que la fréquence des mues, chez les Cirripèdes adultes, est déterminée non seulement par la température, mais aussi par les conditions alimentaires. Comme leur appareil filtrant se salit, les particules qui l'encrassent sont expulsées avec l'exuvie, lorsque la mue se produit. Mais on observe aussi chez *B. balanoides*,

Tableau 10

Valeurs  $Q_{10}$  de la relation de la durée des intermues en fonction de la température chez les Crustacés.

ESPECES	Intervalles de température	$Q_{10}$	r	Auteurs des données
<i>Streptocephalus tonvicoensis</i>	12-30	1,99	- 0,984	Résultats personnels
10 espèces de latitudes tempérées	5-20	2,97	- 0,952	Hall, 1964 ; Munro et White, 1974 ; Bottrell, 1975.
<i>Daphnia longiremis</i>	2-18	3,23	- 0,998	Kourenkov, 1975.
3 espèces arctiques	0-13	3,21	- 0,981	Corkett et Mac Laren, 1970
2 espèces tempérées	5-15	3,13	- 0,914	Hall, 1974
7 espèces d'eau douce et marine	4-28	2,30	-	Mednikov, 1977
Larves de <i>Cyprinoctus</i> sp.	17-31	2,10	- 0,976	Kurata, 1962
<i>Balanus balanoides</i>	9, 5-18	2,00	-	Barnes et al., 1963

<i>Porcellio scaber</i>	16-27	ORDRE DES ISOPODES 1,86	- 0,962	Kurata, 1962
2 espèces de la mer du Nord <i>Cotophilium trichomonyx</i>	7-20	ORDRE DES AMPHIPODES 2,58	- 0,993	Kinne, 1953, 1961.
2 espèces tempérées	10-35	1,44	- 0,995	Shyamasundari et Hanumantha, 1974
<i>Hyasella azteca</i>	5-15	3,85	-	Roux, 1975
	15-25	2,35	-	Mathias, 1971
2 espèces tempérées	5-18	ORDRE DES EUPHAUSIACÉS 2,79	- 0,976	Fowler et al., 1971
4 espèces tempérées et subtropicales	14-30	ORDRE DES DECAPODES SOUS-ORDRE DES NATANTIA 1,95	- 0,983	Knowlton, 1974 ; Meichner, 1969 ; Kamiguchi, 1971 ; Pierre, 1978.
Larves de 3 espèces tempérées	8-20	SOUS-ORDRE DES REPTANTIA 3,84	- 0,930	Templeman, 1936 ; Kurata, 1962 ; Klein et Bretelet, 1974
Larves de 5 espèces tropicales et subtropicales.	20-30	2,78	- 0,961	Costlow, Bookhout, 1968 ; Costlow et al., 1960 ; 1962 ; 1966 ; Ong Kan-sin et Costlow, 1970. Buckmann, Adelung, 1964 ; Leersnyder, 1972 ; Diwan et Nagabushanam, 1976 ; Leffler, 1972 ; Pradeille-Rouquette, 1976.
Juveniles et adultes de 5 espèces tempérées et tropicales	10-34	2,03	- 0,972	

pendant une courte période de jeûne et en l'absence d'engorgement de l'appareil filtrant, que la fréquence des mues se trouve accélérée ( $Q_{10}$  entre 9.5 et 18°C est égal à 2.0) dans la même mesure que chez d'autres Crustacés (Barnes et al., 1963).

Jusqu'à présent, tous les faits que nous avons indiqués, concernant la relation entre  $D_{ex}$  et la température chez les Crustacés, ont été observés à des températures plus ou moins constantes, alors que dans la nature, les Crustacés vivent dans des conditions où ils sont soumis aux cycles saisonniers et nycthémeraux de la température. Très peu de déterminations ont été faites sur l'influence des changements périodiques de température au niveau de la durée des intermues, ce qui ne nous autorise évidemment pas à tirer des conclusions précises. Chez les larves du crabe *Rhithropanopeus harrisi*, soumises à des thermorégimes journaliers de 22,5 ± 2,5, 27,5 ± 2,5 et 32,5 ± 2,5°C, la durée des intermues ne diffère pas fondamentalement de celle déterminée aux températures moyennes correspondantes (Costlow et al., 1966 ; Christiansen et Costlow, 1975). On n'a pas décelé non plus de différences significatives dans les valeurs de  $D_{ex}$ , à des températures constantes ou variables, pour l'Euphausiacé *Euphausia pacifica* (Fowler et al., 1971) et l'Amphipode *G. fossarus* (Roux, 1975). Etant donné l'importance évidente de ce problème, il faudra des recherches spéciales sur la durée des intermues et sur les autres paramètres de la croissance exuviale des Crustacés.

Pour conclure, on doit souligner que la reproduction et la mue sont étroitement liées chez les Crustacés. Non seulement ces deux fonctions sont interdépendantes par la durée de leurs cycles, mais elles déterminent une série de paramètres importants en rapport avec la multiplication des animaux. On a ainsi montré le lien étroit qui existe entre la maturation des oeufs et la mue chez les Amphipodes (Mathieu-Capdéro, 1980), chez les crevettes (Emerson, 1980). Le rejet périodique, au cours de la vie des Crustacés, de structures germinales et exuviales dépend du poids des oeufs ou des individus, de la température à laquelle ont lieu la reproduction et la mue. Ce facteur occupe une place prépondérante parmi les facteurs du milieu.

## CHAPITRE 3

### FECONDITE DES CRUSTACES

La croissance germinale des femelles de Crustacés, dans un laps de temps défini, apparaît comme l'expression générale du poids ou de l'équivalent énergétique des pontes pour la période étudiée. Pour déterminer les paramètres indiqués, les données essentielles sont la fécondité des Crustacés, et comme nous l'avons déjà indiqué (chap. 1 et 2) le poids individuel des oeufs, leur teneur en calories et la durée de leur formation.

Il est courant dans les études ichthyologiques de différencier la fécondité absolue de la fécondité relative (Ivlev, 1966). La question relative à la définition de ces termes a été maintes fois discutée dans la littérature ichthyologique et hydrobiologique.

#### FÉCONDITÉ ABSOLUE

Sous le terme de fécondité absolue (E), nous entendrons le nombre total d'oeufs émis par une femelle au cours d'une ponte. Il faut cependant se souvenir que, dans le processus d'incubation des oeufs dans des structures génitales particulières (poches, marsupiums, pléopodes...), une partie des oeufs peut se perdre pour l'une ou l'autre des raisons sur lesquelles nous reviendrons plus tard. A cause de cette perte, c'est le nombre initial d'oeufs, comptés au moment de leur émission qui est la véritable valeur de E.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la fécondité des invertébrés aquatiques. On a ainsi établi que, dans les limites de tolérance des facteurs externes, la fécondité absolue croissait avec la taille des femelles. C'est évidemment une loi valable pour tous les animaux poikilothermes.

On utilise le plus souvent pour exprimer une relation une fonction de type linéaire ou parabolique. La question de la prédominance de tel ou tel procédé n'entre pas dans nos préoccupations. Il existe sur ce sujet une quantité suffisante de données bibliographiques et générales (Ivankov et al., 1974) qui ont été précédemment analysées du point de vue de leur valeur

significative (Khmeleva, 1973). Remarquons, cependant, que le choix de tel ou telle formule n'est pas fondé sur des principes biologiques et qu'il est arbitraire dans bien des cas. Dans toute une série de travaux, on n'a pas mis en évidence de variations particulières de la fécondité absolue en fonction du poids des Crustacés, ce qui est dû avant tout à la gamme étroite de tailles des femelles en reproduction. Les limites de variations de la fécondité absolue chez quelques Crustacés sont indiquées dans le tableau 3.

Chez de nombreux Crustacés, la plupart des auteurs observent une dispersion importante des valeurs de la fécondité absolue pour des femelles de même taille. On sait qu'un accroissement de l'âge des animaux n'est pas toujours accompagné d'un accroissement correspondant de leur taille ou de leur poids, comme en témoigne l'existence de populations naines chez de nombreuses espèces d'invertébrés aquatiques ou l'arrêt de croissance lié à des conditions de température défavorables. Par conséquent, des individus de dimensions identiques mais d'âges différents peuvent se retrouver au même rang par leur taille. On possède aussi, aujourd'hui, des données sur l'abaissement significatif de la fécondité absolue de femelles âgées, parvenant à la fin de leur cycle vital (Nefedov, 1974 ; Tchirkova, 1974 ; Forbes, 1976 ; Daborn et al., 1977). Ces faits entraînent la dispersion irrégulière des résultats empiriques sur les graphiques figurant la relation entre  $E$  et la taille des femelles, ce qui, à son tour, rend difficile le choix d'une formule mathématique pour traduire cette relation.

Notons, cependant, que dans la nature un grand nombre d'individus se trouve éliminé sans atteindre un âge limite, parce que l'abaissement de la fécondité avec l'âge n'est pas suffisamment manifeste. C'est très caractéristique chez les Crustacés planctoniques carnivores, doués d'un appétit intense, et à un moindre degré chez les espèces benthiques.

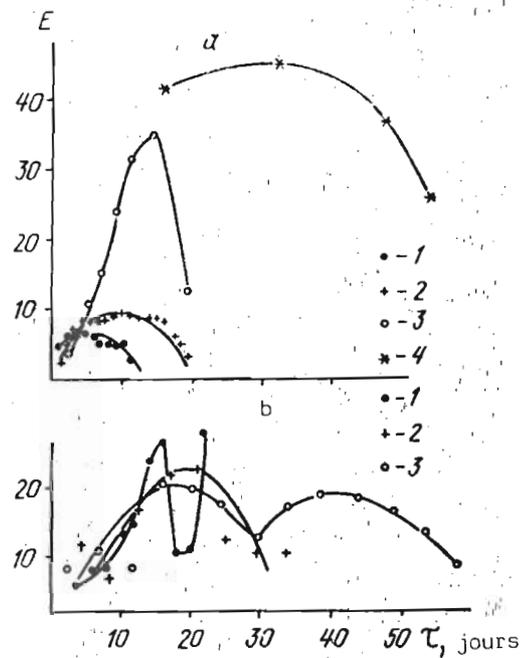
La mise en évidence claire de la relation entre les variations de  $E$  et l'âge reste difficile, parce qu'on ne peut pas toujours établir avec précision, dans la nature, l'âge réel des Crustacés. Notre collègue, V.M. Baïtchorov (1980) a réalisé sur ce plan des expériences avec *Daphnia magna* et *Gammarus lacustris*. Les résultats obtenus et ceux tirés de la littérature scientifique sont représentés sur la figure 28. Pour faciliter l'analyse des variations de la fécondité absolue en fonction de l'âge, on utilise "l'âge potentiel" des femelles, compté à partir de la formation de la première ponte. "L'âge potentiel" maximal sera dans ce cas, égal à la durée totale de période de reproduction. Les variations de  $E$  au cours de l'ontogénèse ne sont pas identiques chez tous les Crustacés étudiés, mais on observe, cependant, chez tous un abaissement de  $E$  vers la fin du cycle vital.

Bien sûr, les premières tentatives de généralisation et de mise en évidence de la relation entre la fécondité absolue des Crustacés et leur âge, ont un caractère préliminaire et cette question nécessite de plus amples recherches. On doit donc étudier cette relation en analysant les variations de la fécondité absolue en fonction de la taille.

L'établissement de la dynamique de la fécondité des Crustacés au cours de l'ontogénèse a une valeur pratique. Sur la base de ces données, on peut prévoir les délais optimaux d'utilisation du stade de reproduction par le poids des Crustacés en élevage, etc... L'absence de variations de  $E$  en fonction de l'âge chez les Crustacés benthiques, qui vivent longtemps, peut aboutir par le calcul de la production germinale à une valeur nettement excessive, notamment dans le cas où les valeurs réelles de  $E$  sont inconnues et ont été déterminées par extrapolation sur des valeurs obtenues à partir

d'individus plus petits.

En dehors de son conditionnement physiologique, la fécondité des Crustacés dépend de toute une série de facteurs naturels et avant tout de leur alimentation (Ivlev, 1966 ; Krioutchkova, 1975 ; Babitski, 1976 ; Richman, 1958) qui peut intervenir sur la quantité d'oeufs de la ponte dans les limites spécifiques de variations de la fécondité. Le facteur trophique revêt souvent une importance décisive dans la réalisation du potentiel de reproduction d'une population (Lek, 1957).



**Figure 28** : Variations de la fécondité absolue de quelques espèces de Crustacés en fonction de l'âge : a - *Ceriodaphnia cornuta* (1 - d'après Murugan, 1975b) ; b - *Moina micrura* (2 - d'après Murugan, 1975 a) ; *Daphnia carinata* (3 - d'après Navanelthakrishnan et al., 1971) ; *Gammarus lacustris* (4 - résultats personnels) ; c - *Daphnia magna* (1 - d'après Poucheva, 1977 ; 2 - d'après Galkovskaia et Souchenia, 1978 ; 3 - résultats personnels).

On a montré, pour des espèces définies, qu'une variation de la fécondité absolue était liée à la photopériode (Parker, 1959 ; Stross, 1971 ; Rossi et al., 1977) ce qui éclaire le rôle important de la photopériode sur la régulation numérique au sein des populations naturelles.

Un accroissement important de la densité de la population (Green, 1956 ; Edward, 1973) et un abaissement de la teneur de l'eau en oxygène (Green, 1956) ont un effet négatif sur la valeur de E.

Par une série de recherches, on a pu montrer l'influence de la température sur la fécondité absolue des Crustacés. Dans la majorité des travaux, on note que F est plus grande aux températures minimales qu'aux températures maximales (Kourandina, 1975 ; Davis, 1976 ; Chambers et al., 1977). Cependant, les résultats obtenus n'ont pas toujours été analysés avec rigueur, du fait de la fréquente disparité de la taille des femelles aux différentes températures, ce qui masque l'action directe de la température sur la fécondité absolue.

De nombreux auteurs ont montré que dans des conditions très proches, les tailles des femelles en reproduction sont plus petites sous l'influence d'une élévation de la température, ce qui était prévisible, et ce qui, à son tour, diminue la fécondité absolue (Méthodes ..., 1968) ; Galkovskaia et Souchenia, 1978 ; Evans, 1977 ; Heubach et al., 1969). D'après les données bibliographiques, on peut ainsi constater non pas un effet direct, mais un effet indirect de la température sur la fécondité des Crustacés, c'est-à-dire à travers la variation des paramètres taille-poids des femelles et des oeufs qu'elles produisent.

Dans d'autres travaux, on note que la fécondité des femelles, à taille égale, peut s'accroître ou s'abaisser pour une élévation de la température (Betz, 1974 ; Gable et Croker, 1977 ; Mauchline et al., 1967). N. Tchirkova (1974) a démontré que l'accroissement de la fécondité pour des femelles de même taille, chez deux espèces de Cladocères, était fonction de l'accroissement de la température. A l'inverse, chez *Leptodora kindtii*, la valeur de F diminue avec l'accroissement de la température (Kouzitchkine, 1975).

Des expériences réalisées dans notre laboratoire n'ont pas indiqué une variabilité de la fécondité absolue des Anostracés leptocéphales en relation avec la température (Baitchorov, 1982). Chez des femelles de taille voisine (7-8 mm) et d'un poids sec très proche (0,2 - 0,4 mg), maintenues à 15, 22,5 et 30°C, le nombre d'oeufs des pontes variait de 2 à 35. De plus les différences statistiques entre les valeurs moyennes de F aux différentes températures n'étaient pas significatives.

Il est indispensable, à cause de ces résultats contraires, de compléter les études sur l'influence de la température au niveau de la fécondité des Crustacés. Mais il est vraisemblable, néanmoins, qu'il n'existe qu'une seule forme de relation entre la fécondité et la température.

Les températures qui sont en dehors des limites de tolérance inhibent les processus de formation des oeufs chez les Crustacés. Ainsi, dans un élevage expérimental de *Streptocephalus* à 30°C, une majorité de femelles n'a pu former les pontes requises. La raison principale était une perturbation dans la synthèse du vitellus, ce qui se répercutait sur la formation des enveloppes des oeufs. Ceux-ci, déformés, tombaient des poches incubatrices dans l'eau, sous l'aspect d'une masse informe (Rochina, 1978). Dans les bassins naturels, on a toujours un gradient de température suffisamment large pour que les Crustacés puissent choisir, grâce à des migrations actives, la température favorable à leur reproduction.

Tableau 11

Valeurs des indices de l'équation  $\Sigma E = a \cdot C^b$  établissant chez les Crustacés la relation entre la fécondité absolue ( $\Sigma E$ ) et "l'âge potentiel" ( $\Sigma$  jours) (d'après les calculs de Baïtchorov).

Espèce	t, °C	maximal (jours)	a	b ± b	r*	Auteurs dont les données sont tirées.	Equation
<i>Artemia salina</i>	25	80	14,79	0,89 ± 0,06	0,87	Khmeleva, 1968.	54
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	28—30	15	3,16	1,54 ± 0,11	0,98	Lebedeva et Rakhmanova, 1978	55
<i>C. cornuta</i>	28—39	20	3,36	1,28 ± 0,06	0,99	Murugan, 1975a.	56
<i>Daphnia cucullata</i>	30	15	1,48	1,67 ± 0,07	0,99	Navanelthakrishnan et George, 1971.	57
<i>D. magna</i>	20	20	1,47	1,49 ± 0,07	0,99	Poucheva, 1976.	58
	20	40	1,98	1,18 ± 0,07	0,98	Galkovskaia et Souchenia, 1978.	59
	20	60	2,63	1,24 ± 0,07	0,99	Résultats personnels	60
<i>Macrothrix odiosa</i>	27	15	3,39	1,53 ± 0,07	0,99	Lebedeva et Rakhmanova, 1978.	61
<i>Moina macrocopa</i>	27	15	4,17	1,55 ± 0,07	0,99	"	62
<i>M. micrura</i>	28—30	15	5,01	1,04 ± 0,03	0,99	Murugan, 1975b.	63
<i>Scapholeberis kingi</i>	27	10	2,79	1,56 ± 0,08	0,98	Lebedeva et Rakhmanova, 1978.	64
<i>Simocephalus acutirostratus</i>	30	35	3,45	0,92 ± 0,06	0,97	Murugan et Sivaramakrishnan,**	65
<i>S. elizabethae</i>	27	10	3,33	1,68 ± 0,07	0,98	Lebedeva et Rakhmanova, 1978	66
<i>Euterpina acutifrons</i>	17—19	40	7,21	1,08 ± 0,06	0,98	Zurlini et al, 1978.	67
<i>Gammarus lacustris</i>	20	65	3,45	0,92 ± 0,06	0,97	Résultats personnels.	68

\* r — coefficient de corrélation entre  $\lg(\Sigma E)$  et  $\lg t$

\*\* Murugan et Sivaramakrishnan, 1973.

Pour les raisons déjà exposées, on calcule de préférence  $F_w$  et  $F_c$  en utilisant les valeurs  $E$ ,  $W_{OV}$  et  $K_{OV}$  au moment même de la ponte. Mais, dans une série de cas, on définit la fécondité relative sous une forme quelque peu différente :

$$F'_w = \frac{W_g}{W + W_g} \cdot 100 \% \quad (74)$$

$$F'_c = \frac{C_g}{C + C_g} \cdot 100 \% \quad (75)$$

Sous cette forme, les valeurs  $F'_w$  et  $F'_c$  caractérisent les dépenses pour la formation de la ponte, rapportées au poids total ou à l'équivalent énergétique de l'individu maternel, y compris sa matière germinale. La valeur  $F'_w$ , selon sa détermination, est voisine par son contenu du poids relatif des exosquelettes (chap. 1), ce qui autorise une évaluation comparative.

Par ce mode d'expression, les valeurs de la fécondité relative sont numériquement égales à la fraction de matière germinale émise par rapport au poids ou à l'équivalent énergétique des femelles sans (70, 71) ou avec (74, 75) les produits génitaux.

Puisque ces paramètres ont un caractère conditionnel et n'ont pas toujours une signification biologique rigoureuse, le principe de leur choix dépend du but et du problème de l'étude entreprise. Cependant, les valeurs de la fécondité relative réfléchissent, sur la base de calcul choisie, les possibilités reproductrices des espèces étudiées et ce qui est particulièrement important le rapport entre les composantes germinale et somatique de l'organisme.

On a représenté dans le tableau 12, sur la base des données relatives au poids sec et à la teneur en calories des oeufs, la fécondité relative de quelques Crustacés, en la calculant d'après les équations (70,71) et (74, 75).

Pour des espèces différentes, les valeurs  $F_w$  et  $F_c$  varient dans de très larges limites. Les valeurs minimales de ces paramètres, respectivement de 3 et 4 % ont été trouvées chez le Notostracé *Triops cancriformis* et les valeurs maximales de 67 et 82 % chez le Cladocère *Eurycercus lamellatus*. La gamme de variations de ces paramètres est beaucoup plus faible à l'intérieur même des ordres. Ce sont les Cladocères, Amphipodes, Isopodes, Mysidacés et Décapodes qui ont la plus forte fécondité relative : chez eux, les valeurs de  $F_c$ , pour une très large majorité, dépassent 30 %. Au contraire, chez les Branchiopodes, Conchostracés, Notostracés et Copépodes, les paramètres analogues ne dépassent pas 32 %.

Ainsi, chez Crustacés planctoniques, tout autant que chez les Crustacés benthiques, la fécondité relative varie entre de larges limites. Aucune différence significative n'a été décelée pour  $F_w$  et  $F_c$ , chez des formes marines ou dulçaquicoles de l'un ou l'autre ordre de Crustacés. Cela montre que  $F_w$  et  $F_c$ , à la différence de  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$ , ne sont pas déterminées par le mode de vie des Crustacés.

Tableau 12

## Fécondité relative des femelles de quelques espèces de Crustacés.

Espèce.	$F_{\Psi}$	$f_C$	$F'_{\Psi}$	$F'_C$	Habitat	Auteurs dont les données sont tirées.
Ordre des Anostracés						
<i>Artemia salina</i>	10,7	13,0	9,7	11,5	Lac Sivach (Crimée)	Khmeleva, 1968.
<i>Branchinecta gigas</i>	—	21,0	—	17,4	Bassins du Canada (Toundra)	Daborn, 1975
<i>Polyartemia forcipata</i>	21,0	20,0	17,4	16,27	Bassins de Kolska (Toundra)	Résultats personnels
<i>Pristicephalus josephinae</i>	25,0	32,0	20,0	24,2	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	14,0	17,0	12,3	14,5	Etangs de pisciculture de Volgograd.	Résultats personnels
Ordre des Conchostracés						
<i>Leptestheria raffinis</i>	18,0	22,0	15,3	18,0	Etangs de pisciculture de Volgograd.	Résultats personnels
Ordre des Notostracés						
<i>Triops cancriformis</i>	3,0	4,0	2,9	3,8	Etangs de pisciculture de Volgograd.	Résultats personnels
Ordre des Cladocères						
<i>Daphnia cucullata</i>	30,0	45,0	23,1	31,0	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels
<i>D. longispina</i>	37,0	54,0	27,0	35,1	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels
<i>Eurycerus lamellatus</i>	67,0	82,0	40,1	45,1	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels
<i>Sida crystallina</i>	37,5	53,5	27,3	34,9	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels
<i>Moina brachiata</i>	40,0	44,0	28,7	30,6	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels

Suite du tableau 12

Espèce	$F_{\Psi}$	$F_C$	$F_{\Psi}$	$F_C$	Habitat	Auteurs dont les données sont tirées
<i>Euchaeta norvegica</i>	25,0	—	20,0	—		Hopkins, 1977
Ordre des Copopédes						
Ordre des Mysidacés						
<i>Metamysidopsis elongata</i>	11,9	16,4	10,6	14,1	Océan Pacifique	Clutter, Theilacker, 1977
<i>Mysis relicta</i>	34,0	48,5	25,3	32,7	Lac sud Volos (Biélorussie).	Résultats personnels
<i>Paramysis lacustris</i>	24,0	32,0	19,4	24,2	Bassin de Kaunas (rep. Lithuanie)	Résultats personnels
	23,0	32,0	18,7	24,2	Avant-delta du Don	Résultats personnels
	30,0	38,0	23,1	27,5	Delta de la Voïga	Résultats personnels
	32,0	30,0	18,0	23,1	Bassin du Kara-Koum (rep. Tadjikistan)	Résultats personnels
<i>P. ullskyi</i>	34,0	48,0	35,4	32,4	Avant-delta du Don	Résultats personnels
<i>P. intermedia</i>	28,0	39,0	21,9	28,1	Avant-delta du Don	Résultats personnels
Ordre des Isopodes						
<i>Armadillidium vulgare</i>	23,0	56,0	18,7	35,9		Lawlor, 1976.
<i>Asellus aquaticus</i>	26,0	46,0	20,6	31,5	Bassins de Biélorussie	Résultats personnels
<i>Mesidotea entomon</i>	33,7	61,0	25,2	37,9	Mer Baltique	Résultats personnels
<i>Idotea ballica tricuspidata</i>	24,3	67,8	19,5	40,4	Mer de Barents	Résultats personnels
<i>I. b. ballica</i>	31,5	60,8	24,0	37,8	Mer Baltique	Résultats personnels
<i>I. b. basteri</i>	25,0	46,0	20,0	31,5	Mer Noire	Résultats personnels
	16,7	32,6	14,3	24,6	Mer Méditerranée	Résultats personnels
<i>I. aleutica</i>	31,1	57,0	23,7	36,3	Mer Noire	Khmeleva, 1973
<i>I. chelipes</i>	33,8	54,0	25,3	35,1	Mer d'Okhotsk	Résultats personnels
	28,0	60,4	21,9	37,6	Mer Baltique	Résultats personnels

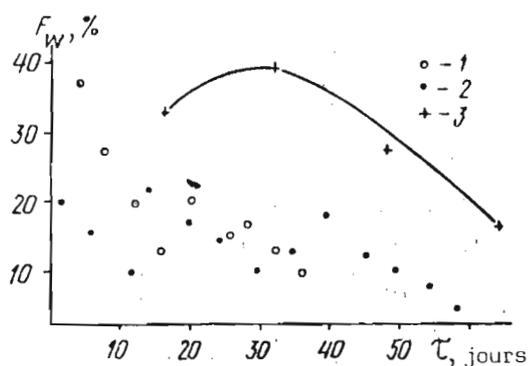
Ordre des Amphipodes									
<i>Gammaracanthius lacustris</i>	60,6	81,0	37,7	44,8	Lac de Corélie	Résultats personnels			
<i>Gammarellus carinatus</i>	32,2	49,6	24,4	33,2	Mer Noire	Résultats personnels			
<i>Gammarus lacustris</i>	25,0	38,0	20,0	27,5	Lac Liasko (Biélorussie)	Résultats personnels			
<i>Paramoera walcheri</i>	17,0	30,0	14,5	23,1	Kamtchaka (ruisseau)	Résultats personnels			
<i>Pontoporeia affinis</i>	—	48,0	—	32,4	Mer de Davis	Résultats personnels			
<i>Rhachotropis aculeata</i>	46,0	59,0	31,5	37,1	Lac sud Volos (Biélorussie)	Résultats personnels			
	52,5	73,5	34,4	42,4	Mer de Bering	Résultats personnels			
Ordre des Décapodes									
Sous-ordre des Natantia									
<i>Eualus gaimardi</i>	24,5	33,1	19,7	24,9	Mer Blanche	Résultats personnels			
<i>Macrobrachium nipponense</i>	22,7	30,0	17,4	22,9	District de Brest (Bassin de refroidissement).	Résultats personnels			
<i>M. rosenbergii</i>	22,0	31,0	18,0	23,7	District de Moscou	Résultats personnels			
<i>Palaemon adspersus</i>	16,8	23,7	14,3	19,8	Aquaculture	Résultats personnels			
	24,3	37,3	19,5	27,2	Mer Baltique	Résultats personnels			
	27,1	42,2	21,3	29,7	Mer Noire	Résultats personnels			

Suite du tableau 12

Espèce	$F_{\hat{W}}$	$F_C$	$F_{\hat{W}}$	$F'_C$	Habitat	Auteurs dont les données sont tirées
<i>P. elegans</i>	26,9	39,6	21,2	28,4	Mer Noire	Résultats personnels
<i>P. lamarrei</i>	37,2	53,8	27,1	35,0	Mer Adriatique	Résultats personnels
<i>Pandalus borealis</i>	22,2	—	18,2	—		Katze, 1977
<i>P. latirostris</i>	—	47,0	—	32,0	Mer de Bering	Strelnikova, 1980
	15,6	25,2	13,5	20,1	Mer du Japon	Résultats personnels
Sous ordre des Reptantia						
<i>Astacus astacus</i>	12,0	27,0	10,7	21,3	Lac Iouodis (Rep. Lithuanie)	Résultats personnels
<i>Eripania spinifrons</i>	12,4	43,3	11,0	30,2	Mer Noire	Résultats personnels
<i>Hyas araneus</i>	17,3	36,3	14,7	26,3	Mer de Barents	Résultats personnels
<i>Macropipus depurator</i>	20,1	40,1	16,7	28,6	Mer Méditerranée	Résultats personnels
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	13,0	28,2	11,5	22,0	Mer Noire	Résultats personnels

Autant qu'il est possible de juger par les quelques données connues (Romanova, 1978), les paramètres examinés demeurent assez constants au fur et à mesure que croît le poids des femelles. Mais comme on l'a indiqué précédemment, les valeurs de la fécondité absolue dépendent, elles, étroitement de l'âge, comme on l'a établi expérimentalement sur plusieurs espèces (fig. 30). Ainsi chez *Daphnia magna*, *Eurycercus lamellatus*, *Gammarus lacustris*, les valeurs de  $F_w$  ne représentent plus respectivement vers la fin de leur vie que 25, 28 et 44 % des valeurs maximales (Baïtchorov, 1980).

Généralement, les valeurs de la fécondité relative des femelles sont assez stables dans l'aire géographique. Notons tout de même que la fécondité relative de *Paramysis lacustris* (Mysidacé), pratiquement constante dans des régions différentes, est le résultat de son acclimatation à une aire élargie artificiellement. Cela met l'accent, selon toute vraisemblance, sur une détermination génétique du niveau des dépenses de matière et d'énergie dans la formation de la ponte, à l'intérieur de la zone de tolérance des températures.



**Figure 30** : Variation de la fécondité relative de quelques Crustacés en fonction de leur âge (d'après Baïtchorov, 1980) : 1 - *Daphnia magna* ; 2 - *Eurycercus lamellatus* ; 3 - *Gammarus lacustris*.

Par ailleurs, on remarque, chez différentes sous-espèces géographiques d'*Idotea baltica*, un brusque abaissement de  $F_c$  (de plus de 1,5 fois) du nord au sud. On notera que la valeur maximale de ce paramètre se rencontre chez les femelles de la mer de Barents, qui marque la limite extrême de l'extension de cette espèce au nord-est. La fécondité relative de *Mysis relicta* (Mysidacé), à son point de répartition le plus méridional (Lac Sud-Volos) Biélorussie, est remarquablement plus élevée que celle de la forme apparentée *Paramysis lacustris*, qui vit dans une région géographique proche (Bassin de retenue de Kaunas). L'accroissement de la fécondité relative d'*Idotea baltica* et de *Mysis relicta* est en relation inverse avec les conditions de température de leur habitat. Il est pourtant peu probable que la température détermine directement les variations de ce paramètre, puisqu'une forme précise de relation entre la température et la fécondité absolue, le poids et la teneur en calories des oeufs, n'a pu être établie. On a montré que chez les crevettes antarctiques, vivant à des températures de l'ordre de +2°C, les valeurs de la fécondité relative, calculées en

fonction du poids humide (tableau 13) sont inférieures aux paramètres analogues mesurés chez des espèces systématiquement et biologiquement proches, vivant sur le littoral de l'Angleterre (Clarke, 1979). Les valeurs  $F_w$  et  $F_c$ , toujours chez un Crustacé antarctique, *Paramoera walkeri* (Amphipode) ne sont pas aussi élevées que chez la majorité des Amphipodes de zone tempérée.

**Tableau 13**

**Fécondité relative de quelques Crustacés des zones arctiques et boréales.**

Espèce	Habitat	Fécondité relative %
<i>Chorismus antarcticus</i>	Antarctique	17,1
<i>Pandalus montaqu</i>	Littoral de l'Angleterre	24,3
<i>Notocrangon antarcticus</i>	Antarctique	11,8
<i>Crangon crangon</i>	Littoral de l'Angleterre	16,5

Il est très probable que l'accroissement de la fécondité relative, chez des populations extrêmes de Crustacés, ne répond pas seulement aux conditions défavorables de la température, mais à la pression de tous les facteurs du milieu, particulièrement importante aux limites de l'aire d'extension. Cela conduit à une nouvelle répartition des réserves d'énergie dans le corps de la femelle, à côté de l'accroissement des dépenses pour la formation des produits sexuels, puisque seule une fécondité élevée peut assurer l'existence des espèces dans des conditions difficiles.

Il est intéressant de confronter les valeurs absolues et relatives du poids et de l'équivalent énergétique des pontes et exuvies pour des femelles de divers Crustacés (tableau 14). Les limites de variations de  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  et de  $F/\hat{w}$  sont assez proches dans la classe entière et respectivement égales à 2-61 et 3-45 %. A l'encontre des valeurs  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$ , des différences fondamentales n'ont pas été mises en évidence dans la fécondité relative des Crustacés planctoniques, benthoplanctoniques et benthiques. Cela confirme que les valeurs de ce paramètre sont déterminées par d'autres facteurs dont l'étude doit être poursuivie. Chez les espèces étudiées, une corrélation précise n'apparaît pas entre les valeurs  $\hat{W}_{ex}/\hat{W}$  et  $F/\hat{w}$ . Cependant, à la suite de calculs simples (tableau 14), on peut remarquer une tendance à l'abaissement de la fécondité relative en fonction de l'accroissement du poids relatif de l'exosquelette.

Dans certains cas, le poids de l'exuvie dépasse celui de la ponte. C'est caractéristique, par exemple, chez les Isopodes (tableau 14). Par contre, l'équivalent énergétique de la ponte ( $C_g$ ) est toujours supérieur à celui de l'exuvie ( $C_{ex}$ ). C'est une conséquence de la différence déjà relevée dans la teneur en calories de la matière germinale et de la matière exuviale. Ce sont les Anostracés planctoniques et les Phyllopoètes qui détiennent les plus fortes valeurs des rapports  $\hat{W}_g/\hat{W}_{ex}$  et  $C_g/C_{ex}$ , puis les Mysidacés benthoplanctoniques. Ces indices sont plus faibles chez les Crustacés benthiques. Les dépenses d'énergie impliquées dans les seuls processus de formation de matière germinale dépassent donc considérablement (de 13 à 16 fois) les

dépenses analogues pour la formation des exuvies. Cela souligne encore une fois le coût fonctionnel inégal de ces processus dans la couverture des besoins de la croissance et de la reproduction des populations.

**Tableau 14**

**Rapport entre le poids et l'équivalent énergétique de la ponte et de l'exuvie chez quelques femelles de Crustacés.**

Espèce	Poids sec de la femelle. mg	Poids sec de la ponte (Wp) mg	Equivalent de la ponte (Cp) Cal	Poids sec de l'exuvie (Wex) mg	Equivalent de l'exosquelette (Cex) Cal	$\frac{Wp}{Wex}$	$\frac{Cp}{Cex}$
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	75,0	1,12	5,62	0,13	0,43	8,62	13,07
<i>Leptestheria raffinis</i>	23,5	1,38	8,12	0,17	0,50	8,09	16,24
<i>Triops cancriformis</i>	230,0	1,43	8,66	2,34	8,45	0,61	1,02
<i>Daphnia magna</i>	10,5	0,79	3,09	1,13	1,69	0,70	1,83
<i>Paramysis lacustris</i>	29,2	1,55	9,44	0,55	1,00	2,82	9,44
<i>Metamysidopsis elongata</i> <sup>1</sup>	4,1	0,08	0,57	0,10	0,25	0,80	2,28
<i>Idotea baltica basteri</i>	73,0	5,07	32,30	7,86	19,81	0,65	1,63
<i>I. ochotensis</i> <sup>2</sup>	400,0	40,14	232,8	46,2	104,0	0,87	2,24
<i>Cymodoce acuta</i> <sup>2</sup>	282,0	21,75	131,37	32,35	66,31	0,67	1,98
<i>Gammarus lacustris</i>	55,8	3,11	18,88	2,31	3,32	1,35	5,69
<i>Astacus astacus</i>	55000	1800	11100	5433	6031	0,33	1,84

<sup>1</sup> d'après Clutter et Theilacker, 1971.

<sup>2</sup> d'après V.M. Strelnikova, 1975.



## CHAPITRE 4

### VITESSE DE LA CROISSANCE GERMINALE ET EXUVIALE DES CRUSTACÉS.

#### LA VITESSE COMME FONCTION DU POIDS DES CRUSTACÉS.

Les valeurs du poids ou de l'équivalent énergétique des pontes et des exuvies ne donnent pas une image suffisante de la dynamique de la dépense de matière et d'énergie dans les processus concernés au cours du cycle vital. Il est préférable d'utiliser dans ce but des paramètres comme la vitesse de croissance germinale ( $P_{OV}$ ) et la vitesse de croissance exuviale ( $I_{ex}$ ) (Khmeleva, 1972 ; Khmeleva et Goloubev, 1978 ; Goloubev, 1977).

Nous entendons sous le terme de vitesse de croissance germinale ( $P_{OV}$ ) l'accroissement du poids ou de l'équivalent énergétique de l'individu par unité de temps, au bénéfice de la formation des oeufs. La valeur  $P_{OV}$  se détermine comme le rapport de l'équivalent énergétique de la ponte ( $C_g$ ) à la durée de sa formation ( $D_{Ov}$ ).

Comme nous l'avons déjà dit, on peut considérer ( $D_{Ov}$ ) comme égale à la durée de l'embryogénèse ( $D_q$ ). On a alors :

$$P_{OV} = \frac{C_g}{D_q} \quad (76)$$

où  $C_g$  est l'équivalent énergétique de la ponte au moment de son émission.

Le second paramètre analysé, c'est-à-dire la vitesse de la croissance exuviale ( $I_{ex}$ ), représente la quantité de matière ou d'énergie dépensée pour un accroissement du poids de l'exosquelette par unité de temps. La valeur  $I_{ex}$  se détermine comme le rapport de l'équivalent énergétique de l'exuvie ( $C_{ex}$ ) à la durée de l'intermue ( $D_{ex}$ ) :

$$I_{ex} = \frac{C_{ex}}{D_{ex}} \quad (77)$$

Les valeurs  $C_g$  et  $C_{ex}$  s'expriment en calories et  $D_{Ov}$ ,  $D_q$  et  $D_{ex}$  en jours.

Les mesures de  $P_{OV}$  et  $I_{EX}$  (cal.indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) coïncident avec les mesures de processus biologiques tels que la vitesse de la respiration ou de la nutrition. Ces valeurs ( $P_{OV}$ ) et ( $I_{EX}$ ) sont, d'une certaine manière, conventionnelles puisque l'accroissement du poids des pontes ou des exuvies n'est pas un processus régulier. Cela n'a pas une grande importance, étant donné que ce qui nous intéresse, ce sont les valeurs finales du poids ou de l'équivalent énergétique de la matière rejetée.

Il n'est pas toujours nécessaire cependant, de représenter la vitesse de la croissance germinale et exuviale en unités d'énergie. La traduction de ces paramètres en unités de poids est souvent plus importante. Dans ce cas, en connaissant la teneur en calories de l'unité de poids des oeufs et des exuvies, on peut facilement opérer la traduction en poids de matière germinale ou exuviale formée par jour. Comme nous l'avons déjà indiqué (tableau 1), la teneur en calories des oeufs varie dans de très faibles limites au début du développement, indépendamment de l'appartenance taxonomique ou écologique de l'espèce, ce qui permet de l'évaluer à 6,5 Kcal.g<sup>-1</sup> de matière sèche. La teneur en calories de la matière exuviale des Crustacés varie dans des limites beaucoup plus larges (tableau 2), aux environs d'une moyenne de 2 kcal.g<sup>-1</sup> de matière sèche. De là, les valeurs ( $P_{OV}/6,5$ ) et ( $I_{EX}/2,0$ ), égales au poids de matière germinale et exuviale formée par un individu dans un intervalle de temps  $\Delta t$ , à condition que le poids de ce même individu ne varie pas de façon significative.

On peut aussi calculer  $P_{OV}$  et  $I_{EX}$ , si l'on connaît le poids relatif ( $\widehat{W}_{EX}/\widehat{W}$ ) de l'exosquelette, la fécondité relative des Crustacés ( $F'_{W}$ ), de même que la teneur en calories de l'unité de poids de matière germinale ( $K_{OV}$ ) et exuviale ( $K_{EX}$ ). Ces paramètres étant suffisamment constants pour des espèces déterminées, soit :

$$F'_{\widehat{W}} = \frac{\widehat{W}_g}{\widehat{W} + \widehat{W}_g} = \alpha_1$$

et  $\widehat{W}_{EX}/\widehat{W} = \alpha_2$  (chap. 1 et 3), nous obtenons :

$$P_{OV} = \frac{\alpha_1 \widehat{W} K_{OV}}{D_q} \quad (78)$$

$$I_{EX} = \frac{\alpha_2 \widehat{W} K_{EX}}{D_{EX}} \quad (79)$$

On peut formuler l'intensité de la croissance germinale ou exuviale ou les dépenses d'énergie pour leur accroissement en les calculant pour l'unité de poids du corps pendant l'unité de temps :

$$\frac{P_{OV}}{\widehat{W}} = \frac{C_g}{\widehat{W} D_q} = P'_g \quad (80)$$

$$\frac{I_{ex}}{\widehat{W}} = \frac{C_{ex}}{\widehat{WD}_q} = I'_{ex} \quad (81)$$

Dans ces équations,  $W$  est le poids humide de la femelle sans sa ponte et  $\widehat{W}$ , le poids sec de l'individu en prémue.

Les valeurs  $P_{OV}$  et  $I_{ex}$ , calculées chez différents Crustacés selon les formules (76) et (77), sont réunies dans les tableaux 15 et 16. Les données initiales obtenues par ce procédé, sur un échantillon d'espèces, forment la base de la mise en évidence, par comparaison inter- et intra-spécifique, des lois générales qui établissent la relation entre  $P_{OV}$ ,  $I_{ex}$  et le poids du corps des Crustacés.

On a vu très tôt (Khmeleva, 1972) qu'on ne réussissait pas toujours à généraliser les résultats concernant la fécondité dans la classe des Crustacés ou dans certains ordres, en raison des larges variations des valeurs. Il suffit de dire, par exemple, que la fécondité absolue du Phyllo-pode *Leptestheria raffinis*, d'un poids de 23 mg et celle de la crevette de la mer Noire, *Palaemon adspersus*, d'un poids 130 fois plus élevé, sont identiques et d'environ 2000 oeufs. Par contre, la crevette de profondeur *Hymenoptera frontalis* qui pèse 800 mg ne pond, en tout et en une seule fois, que 40 oeufs. De tels exemples ne sont pas uniques. Pour cette raison, une nouvelle base a été proposée pour tenter de généraliser les données : elle aboutit au calcul de l'intensité de la croissance germinale des espèces comparées, c'est-à-dire à la détermination de la quantité de matière ou d'énergie mobilisée pour la formation des oeufs par unité de poids de la femelle en une unité de temps.

Khmeleva (1972) a établi que la relation entre l'intensité de la croissance germinale ( $P'_{g}$ , kcal.g<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) et le poids humide des femelles ( $W$ , g), à 20°C, s'exprimait pour 16 espèces selon l'équation :

$$P'_{g} = 0,015 W^{-0,274} \quad (82)$$

Pour la série de Crustacés étudiés (Anostracés, Phyllo-podes, Calanoïdes, Isopodes, Amphipodes et Décapodes), d'un poids humide variant de 3,10<sup>-5</sup> à 120g, les valeurs de  $P'_{g}$  s'échelonnent de 0,8 à 0,006 kcal.g<sup>-1</sup>jour<sup>-1</sup>.

Une relation analogue se rapportant à la vitesse de la croissance germinale ( $P_{OV}$ , cal. indiv.<sup>-1</sup> . jour<sup>-1</sup>) s'établit, conformément à ces données.

$$P_{OV} = 15 W^{0,726} \quad (83)$$

Nous avons considéré l'équation (83) comme préliminaire, puisque le nombre des espèces utilisées était peu important.

Tableau 15

## Vitesse de la croissance germinale des Crustacés.

Espèce - habitat	Température moyenne de la période de formation de la ponte (°C)	Poids humide de la femelle (W) (g)	Equivalent énergétique de la ponte (Cg) cal. eq.-1	Vitesse de la croissance germinale (Pov = Cg/Dov) Cal.ind.-1 jour <sup>-1</sup>
<i>Artemia salina</i> Cultures du Laboratoire Lac Sivach (Crimée)	25	0,0037	0,701	0,140
	25	0,0070	1,217	0,243
<i>Polyartemia forcipata</i> Bassins de Taimir	17	0,00135	0,332	0,055
		0,00900	6,637	1,108
<i>Streptocephalus torvicornis</i> Etangs de pisciculture (esturgeons) de Volgograd	21	0,0040	0,248	0,062
	22	0,0750	5,622	1,406
<i>Leptestheria raffinis</i> Etangs, district de Krasnodarsk	20	0,0235	8,118	1,015
<i>Triops cancriformis</i> Etangs de pêcheerie d'Astrakhan Etangs, district de Krasnodarsk	20	0,218	8,66	2,890
	26	0,695	23,10	7,700
	20	2,250	66,12	22,04
<i>Sida crystallina</i> Bassin de retenue de Kiev	20	0,00038	0,107	0,0267
<i>Daphnia magna</i> Bassins de Carélie	25	0,00045	0,223	0,112
		0,0105	3,092	1,546
<i>Daphnia pulex</i> Bassins de Biélorussie	20	0,00025	0,180	0,090
		0,00421	5,580	2,790
<i>Daphnia longispina</i> Bassin de retenue d'Outchine	20	0,000144	0,025	0,013
		0,003260	0,211	0,105
<i>Simcephalus vetulus</i> Bassins de Biélorussie	20	0,000378	0,373	0,124
		0,00127	1,157	0,386
<i>Eurycercus lamellatus</i> Bassins de Biélorussie	19,3	0,001062	0,610	0,130
<i>Chydorus sphaericus</i> Bassins de Biélorussie	19,6	0,00000369	0,0092	0,005
<i>Calanus finmarchicus</i> Océan Atlantique	20,0	0,00120	1,080	0,406

Suite du Tableau 15

Espèce - habitat	Température moyenne de la période de formation de la ponte (°C)	Poids humide de la femelle (W) (g)	Equivalent énergétique de la ponte (Cg) cal. eq. l <sup>-1</sup>	Vitesse de la croissance germinale (Fov = Cg/Dov) Cal. ind. l <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
<i>Arcatia clausi</i> Mer Noire	20,0	0,000031	0,0253	0,013
<i>Centropages kroyeri</i> Mer Noire	20,0	0,00005	0,0333	0,017
<i>Mysis relicta</i> Lac Sud-Volos (Biélorussie)	2-4	0,0125 0,0246	1,496 2,327	0,017 0,026
<i>Paramysis intermedia</i> Avant-delta du Don	20	0,0107	4,391	0,488
<i>Paramysis lacustris</i> Bassin de retenue, Kaunas 1975 : 1ère génération	17	0,0112 0,0292	3,315 6,884	0,189 0,393
1976 : 1ère génération	14	0,0125	4,133	0,165
2ème génération	22	0,0101	2,454	0,164
Bassin de retenue du Kara-Koum 1977 : 1ère génération	14	0,0259	8,048	0,473
2ème génération	23	0,0127	4,483	0,560
Avant-delta du Don 1978 : 1ère génération	14,6	0,0225	7,148	0,421
2ème génération	18	0,00992	3,539	0,285
Delta de la Volga 1978 : 1ère génération	16	0,0215	8,326	0,555
<i>Paramysis ullskyi</i> Avant-delta du Don	20	0,0475	23,872	2,652
<i>Metamysidopsis elongata</i> Océan Pacifique	17	0,0028 0,0055	0,474 0,711	0,050 0,075
<i>Cymodoce acuta</i> Mer du Japon	20	0,062 0,282	39,864 131,370	1,139 3,753
<i>Idotea baltica tricuspidata</i> Mer de Barents	9	0,032 0,219	19,307 58,980	0,483 1,475

Suite du tableau 15

Espèce - habitat	Température moyenne de la période de formation de la ponte (°C)	Poids humide de la femelle (W) (g)	Equivalent énergétique de la ponte (C <sub>g</sub> ) cal. eq. -1	Vitesse de la croissance germinale (P <sub>gv</sub> = C <sub>g</sub> /D <sub>gv</sub> ) Cal. ind. -1 jour <sup>-1</sup>
<i>Idotea baltica baltica</i> Mer Baltique	20	0,016	7,912	0,495
		0,063	21,239	1,327
<i>Idotea baltica basteri</i> Mer Noire	20	0,007	5,182	0,324
		0,073	32,296	2,018
Mer Méditerranée	24	0,019	4,434	0,493
		0,061	16,280	1,809
<i>Idotea chelipes</i> Mer Baltique	20	0,005	1,870	0,117
		0,031	11,51	0,720
<i>Idotea aleutica</i> Mer d'Okhotsk	20	0,358	217,650	8,061
		1,000	347,51	12,871
<i>Idotea ochotensis</i> Mer du Japon	20	0,126	75,240	3,762
		0,288	158,11	7,905
		0,400	232,80	11,640
<i>Mesidotea entomon</i> Mer Baltique	4,7	0,323	227,11	1,893
		2,042	796,53	6,655
<i>Antarcturus polaris</i> Mer de Davis	-1,2	0,160	1,20	0,009
		0,860	23,003	0,177
<i>Cymodoceella tubicauda</i> Mer de Davis	-1,2	0,015	13,330	0,103
		0,044	24,92	0,192
<i>Asellus aquaticus</i> Bassins de Biélorusse	17	0,0053	1,533	0,077
		0,0533	11,03	0,551
<i>Pontoporeia affinis</i> Lac Sud Volos (Biélorussie)	2	0,0032	0,859	0,006
		0,0096	2,409	0,016
<i>Gammarus lacustris</i> Lac Liadsko (Biélorussie) 1972 : 1ère ponte	12,5	0,0558	18,884	0,629

Suite du tableau 15

Espèce - habitat	Température moyenne de la période de formation de la ponte (°C)	Poids humide de la femelle (W) (g)	Equivalent énergétique de la ponte (Cg) cal. eq. <sup>-1</sup>	Vitesse de la croissance minimale (P <sub>ov</sub> = C <sub>g</sub> /D <sub>ov</sub> ) Cal.ind. <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
1973 : 1ère ponte	5,0	0,0145	5,730	0,0998
	5,0	0,0375	12,535	0,216
	5,0	0,0650	22,562	0,358
	10,0	0,0465	14,878	0,372
1975 : 1ère ponte	12,0	0,0504	16,753	0,558
	17,5	0,0438	17,872	0,941
	20,0	0,0584	19,163	0,958
	21,0	0,0433	8,525	0,682
<i>Gammaracanthus lacustris</i> Lac Krivo (Carélie)	4,5	0,293	133,210	1,903
<i>Gamarellus carinatus</i> Mer Noire	9,5	0,025	8,144	0,204
		0,109	45,007	1,125
<i>Pontogammarus crassus</i> Bassin de retenue de Kiev	20	0,004	1,134	0,113
<i>Pontogammarus maoticus</i> Bassin de retenue de Kharkov	23,5	0,0081	1,470	0,163
		0,0576	9,240	1,030
<i>Rhachotropis aculeata</i> Mer de Bering	1,6	0,386	181,730	1,913
<i>Orchomene cavimanus</i> Mer de Davis	-1,2	0,056	15,246	0,117
		0,135	55,660	0,428
<i>Paramoera walkeri</i> Mer de Davis	-1,2	0,018	2,96	0,023
		0,060	21,03	0,162
<i>Cheirimedon fougneri</i> Mer de Davis	-1,2	0,085	37,27	0,287
		0,200	39,84	0,307
<i>Prostebbingia gracilis</i> Mer de Davis	-1,2	0,019	4,79	0,037
		0,034	10,61	0,082
<i>Crangon crangon</i> Mer Noire	20	2,54	860,1	47,783

Suite du tableau 15

Espèce - habitat	Température moyenne de la période de formation de la ponte (°C)	Poids humide de la femelle (W) (g)	Equivalent énergétique de la ponte (Cg) cal. eq. <sup>-1</sup>	Vitesse de la croissance germinale (Pov = Cg/Dov) Cal.ind. <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
<i>Palaemon elegans</i> Mer Noire	20	0,343	90,08	4,499
		1,321	439,0	21,950
Mer Méditerranée	24	0,251	121,6	7,599
		0,721	305,7	19,107
<i>Palaemon adspersus</i> Mer Baltique	20	0,524	161,3	7,331
		2,457	932,4	42,380
Mer Noire	20	0,200	75,7	3,439
		3,200	1135,5	51,616
<i>Eualus gaimardi</i> Mer Blanche	6	0,323	96,8	0,403
		2,293	497,1	2,071
<i>Pandalus latirostris</i> Mer du Japon	20	10,290	2168,4	103,206
<i>Pandarus goniurus</i> Mer de Bering	1,6	3,009	1173,5	8,382
		3,602	2589,5	18,497
<i>Pandarus borealis</i> Mer de Bering	1,2	5,340	1113,7	5,862
		7,720	2696,4	14,192
<i>Macrobrachium nipponense</i> Culture du Laboratoire	24	1,000	442,7	18,446
		5,070	2509,7	104,569
<i>Astacus astacus</i> Lac Iouodis (Lithuanie)	6	6,500	3310,5	22,070
		55,000	11157,6	74,384
<i>Homarus gammarus</i> Mer du Nord	16	250,0	79700,0	330,700
		450,0	129875,0	452,500
<i>Homarus americanus</i> Mer du Nord	14	500,0	95969,2	319,898
<i>Hyas araneus</i> Mer de Barents	5,3	65,0	210192,0	778,490
<i>Macropipus depurator</i> Mer Méditerranée	24	26,3	6825,3	310,240

Suite et fin du tableau 15

Espèce - habitat	Température moyenne de la période de formation de la ponte (°C)	Poids humide de la femelle (W) (g)	Equivalent énergétique de la ponte (Cg) Cal. eq. -1	Vitesse de la croissance germinale (P <sub>OV</sub> = Cg/D <sub>OV</sub> ) Cal.ind. -1 jour <sup>-1</sup>
<i>Eriphia spinifrons</i> Mer noire	20	153,0	39440,0	1460,740
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> Mer Noire	20	5,5 20,5	1052,8 5399,5	42,110 215,980

Remarque : les valeurs de D<sub>OV</sub> sont tirées du tableau 3.

Néanmoins, dans sa forme générale,

$$P_{OV} = a W^b \quad (84)$$

elle est analogue aux équations générales qui décrivent les relations entre la vitesse de la respiration ou de la nutrition et le poids des Crustacés (Souchenia, 1972, 1975). Dans les trois cas aussi, les indices très voisins des coefficients, respectivement de 0,726 - 0,759 et 0,800, sont caractéristiques.

Actuellement des données supplémentaires ont été recueillies sur 35 espèces, comprenant des Cladocères et des Mysidacés de latitudes tempérées (tableau 15 ; fig. 31). La nouvelle équation entre P<sub>OV</sub> et W, établie sur 51 espèces, se distingue fort peu de l'équation (83), bien que la gamme de W se soit considérablement élargie (tableau 15, et 17).

$$P_{OV} = 13,19 W^{0,76} \quad (85)$$

On peut ainsi affirmer l'existence particulièrement importante d'une relation positive entre la vitesse de production de la matière germinale et le poids du corps des femelles, dans la classe des Crustacés. Le coefficient de corrélation entre lg P<sub>OV</sub> et lg W dans l'équation (85) est égal à 0,96. Ainsi dans 92 % des cas, les variations de P<sub>OV</sub> sont déterminées par le poids de l'individu et 78 % de toutes les valeurs empiriques de P<sub>OV</sub> se trouvent dans les limites de l'écart  $\pm \sigma$  lg a = 0,33 de la ligne de régression de l'équation (85).



Tableau 16

Calcul de la vitesse de croissance exuviale de *Metamysidopsis elongata*, à 17°C (d'après Clutter et Theilacker, 1971) et d'*Idotea baltica basteri* à 20°C (d'après Khmeleva, 1973).

Poids sec avant la mue ( $\hat{W}$ ) mg	Durée de l'intermue ( $D_{ex}$ ) jours	Poids sec de l'exosquelette ( $\hat{W}_{ex}$ ) mg	Teneur en calories de la matière exuviale ( $K_{ex}$ ) cal.mg <sup>-1</sup> matière sèche	Equivalent énergétique de l'exosquelette ( $C_{ex} = K_{ex} \hat{W}_{ex}$ ) cal.	Vitesse de la croissance exuviale ( $I_{ex} = C_{ex}/D_{ex}$ ) cal.indiv <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
<i>Metamysidopsis elongata</i> ( $\hat{W}_{ex}=0,13\hat{W}$ )					
Femelles					
0,030	4,0	0,0039	2,48	0,010	0,0025
0,091	4,3	0,0119	2,48	0,030	0,0070
0,203	4,6	0,0264	2,48	0,066	0,0140
0,376	6,2	0,0489	2,48	0,121	0,0195
0,624	9,2	0,0811	2,48	0,201	0,0219
0,956	9,4	0,1242	2,48	0,308	0,0328
Mâles					
0,030	3,0	0,0039	2,48	0,010	0,0033
0,091	3,9	0,0119	2,48	0,030	0,0076
0,203	4,4	0,0264	2,48	0,066	0,0150
0,376	5,4	0,0489	2,48	0,121	0,0224
0,624	5,7	0,0811	2,48	0,201	0,0353
<i>Idotea baltica basteri</i> ( $\hat{W}_{ex}=0,31\hat{W}$ )					
Juvéniles					
0,04	5,0	0,012	2,80	0,03	0,006
0,08	5,0	0,023	2,80	0,06	0,012
0,16	5,0	0,047	2,80	0,13	0,026
0,27	5,5	0,079	2,80	0,23	0,042
0,56	6,0	0,16	2,80	0,45	0,075
1,13	7,2	0,33	2,80	0,92	0,130
Mâles adultes					
4,6	14	1,35	2,68	3,62	0,26
8,0	11	2,34	2,68	6,27	0,57
13,7	19	4,01	2,60	10,43	0,55
20,0	28	6,12	2,52	15,42	0,55
25,2	27	7,38	2,52	18,60	0,69
30,5	33	8,94	2,52	22,53	0,68
39,2	33	11,49	2,33	26,77	0,81
48,1	36	14,9	2,33	32,83	0,91
56,5	38	16,55	2,33	38,56	1,00
64,8	41	19,00	2,33	44,27	1,08

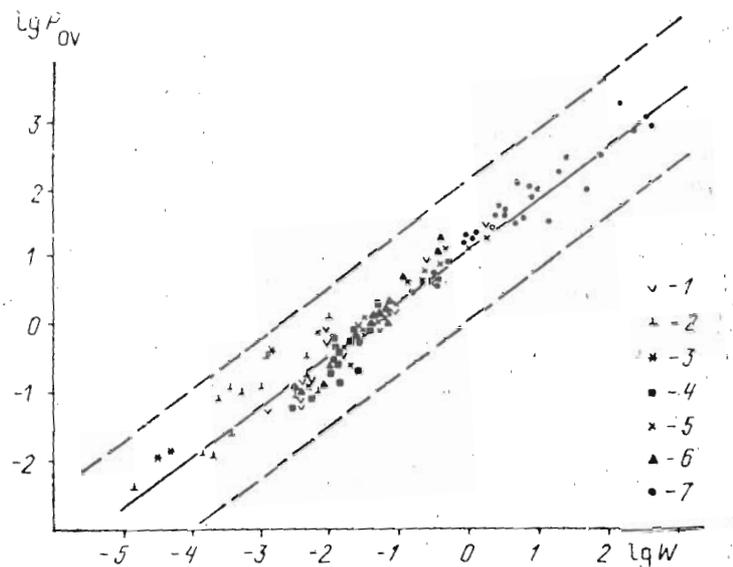
Suite du tableau 16

Poids sec avant la mue (W) mg	Durée de l'intermue ( $D_{ex}$ ) jours	Poids sec de l'exosquelette ( $\hat{W}_{ex}$ ) mg	Teneur en calories de la matière exuviale ( $K_{ex}$ ) cal. mg <sup>-1</sup> matière sèche	Equivalent énergétique de l'exosquelette ( $C_{ex} = K_{ex} \hat{W}_{ex}$ ) cal.	Vitesse de la croissance exuviale ( $I_{ex} = C_{ex}/D_{ex}$ ) Cal.indiv <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
Femelles ovigères :					
2,44	18	0,71	2,80	1,99	0,11
3,59	18	1,05	2,80	2,94	0,16
5,07	18	1,49	2,68	3,99	0,22
6,08	18	1,78	2,68	4,77	0,27
9,07	18	2,66	2,68	7,13	0,40
12,1	18	3,55	2,60	9,23	0,51
17,7	18	5,19	2,52	13,08	0,73
18,3	18	5,36	2,52	13,51	0,75
22,4	18	6,56	2,52	16,53	0,92
27,0	18	7,91	2,52	19,93	1,11

Il faut noter que la relation de forme parabolique établie entre  $P_{ov}$  et  $W$  se conserve indépendamment de l'appartenance écologique et de l'optimum de la température de reproduction (fig. 32, 34 ; tableau 17). Seuls diffèrent les coefficients de l'équation (84) parce que  $b$  demeure assez stable (0,76 - 1,07), alors que  $a$  croît fortement avec l'élévation de la température, indiquant ainsi un accroissement des dépenses d'énergie pour la formation de la matière germinale. La valeur de  $Q_{10}$  de la relation de  $P_{ov}$  avec la température, pour des femelles en zone tempérée, est égale en moyenne à 3,0 dans un intervalle de 5 à 20°C. L'accroissement de  $P_{ov}$  en fonction de la température est lié, selon (78), en premier lieu, au raccourcissement de la durée de l'embryogénèse.

La comparaison des dépenses d'énergie dans la formation de la matière germinale présente un intérêt certain du point de vue écologique, chez les Crustacés issus de différentes zones géographiques où les conditions de température approchent du seuil minimal pour la vitalité des organismes aquatiques. Comme nous l'avons noté, à partir de nos observations personnelles, la vitesse de la croissance germinale chez des femelles de tailles égales, d'espèces arctiques ou antarctiques, est pratiquement identique, et en tout cas, n'est pas très inférieure à celle d'espèces provenant de zones tempérées et se reproduisant l'hiver. Par exemple, pour des femelles appartenant à ces groupes, ayant un poids humide de 0,5 g, la valeur de  $P_{ov}$  s'établit respectivement à 0,89 - 1,01 et 1,46 cal.indiv.<sup>-1</sup>jour<sup>-1</sup>. La température de l'eau, dans l'Antarctique ne dépasse pas 0°C au cours de l'année, alors que dans les régions océaniques arctiques, elle peut, en été, s'élever à 2-4°C (Stepanov, 1974). Il est probable que les dépenses d'énergie pour la croissance germinale se trouvent déterminées, non seulement par la température, mais aussi par la capacité d'adaptation des organismes, au-dessous d'un certain seuil de température (environ 5°C).

Il faut tout particulièrement attirer l'attention, à propos de la température du milieu, sur la rapidité de la croissance germinale des Crustacés antarctiques.



**Figure 31** : Relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{OV}$ , cal.indiv. $^{-1}$  jour $^{-1}$ ) et le poids humide du corps (g), à 20°C, pour des femelles de Crustacés de zone tempérée : 1 - Anostracés ; 2 - Cladocères ; 3 - Copépodes ; 4 - Mysidacés ; 5 - Isopodes ; 6 - Amphipodes ; 7 - Décapodes (ligne continue : droite de régression de l'équation (86) ; en tirets : limites de l'écart :  $\pm 3\sigma$ )

Ainsi les valeurs de  $P_{OV}$  chez ces Crustacés et ceux qui se reproduisent à 20°C diffèrent entre elles, en moyenne de 8 fois. En comparaison, on peut dire que le coefficient de correction, dans le calcul de l'intensité respiratoire des Crustacés, est approximativement égal à 9, dans un intervalle de température compris entre -1,2 et 20°C, ceci d'après une estimation faite par extrapolation sur les données correspondantes de Souchenia (1972). Donc, pour les formes cryophiles de ce groupe d'Invertébrés, les dépenses d'énergie concernées par la formation de la ponte et la respiration sont très probablement égales pendant le cycle de reproduction, comme cela a été démontré pour les Crustacés dont la reproduction a lieu aux environs de 20°C (Khmeleva, 1970). Il est évident que les capacités potentielles de la croissance germinale des Crustacés sont limitées par leur niveau propre de métabolisme énergétique.

On peut observer le maintien de la relation parabolique entre  $P_{OV}$  et le poids du corps par des comparaisons intra-spécifiques, comme, par exemple, entre *Mesidotea entomon* et *Idotea baltica basteri* (fig. 34, tableau 17). Dans ce tableau, les valeurs de  $b$  sont voisines des valeurs analogues des équations générales (85) et (88). Mais il n'est pas exclu, cependant, que, chez d'autres espèces, elles puissent s'en écarter, la gamme de tailles

Tableau 17

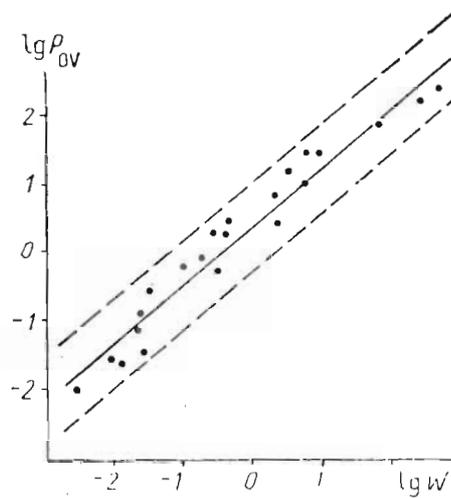
Paramètres de l'équation de forme  $P_{ov} = a W^b$  établissant la relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{ov}$ , cal. indiv.<sup>-1</sup>, jour<sup>-1</sup>) et le poids humide des femelles de Crustacés.

Crustacés	Température °C	Nombre de déterminations.	Gamme de Poids (g)	a	$b \pm \sigma b$	r	Equation
De régions tempérées avec reproduction en été.	20	107	0,0000132—500	13,19	$0,76 \pm 0,02$	0,96	85
De régions tempérées avec reproduction en hiver.	5	22	0,0032—450	2,69	$0,88 \pm 0,03$	0,97	86
Arctiques.	2	14	0,0032—7,72	1,87	$1,07 \pm 0,04$	0,98	87
Antarctiques.	-1,2	11	0,015—0,86	1,88	$0,90 \pm 0,09$	0,91	88
<i>Mesidotea entomon</i>	4,7	22	0,400—7,72	3,74	$0,83 \pm 0,08$	0,92	89
<i>Idotea baltica basteri</i>							
Reproduction au printemps.	10	6	0,007—0,073	16,32	$0,941 \pm 0,02$	0,99	90
Reproduction en été.	20	6	0,007—0,073	11,20	$0,737 \pm 0,07$	0,97	91

r = coefficient de corrélation entre  $\lg P_{ov}$  et  $\lg W$

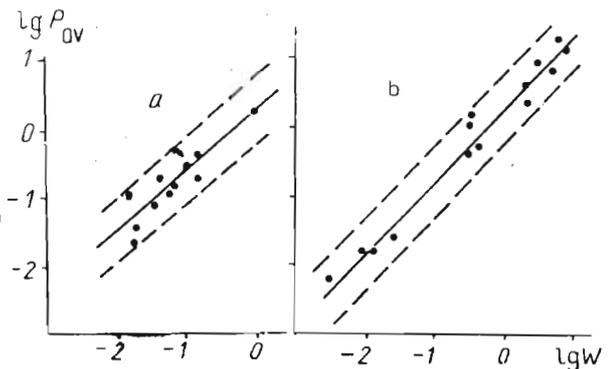
chez les femelles en cours de reproduction étant, dans de nombreux cas, très étroite, particulièrement chez les espèces polycycliques. Il est clair que l'équation (84) n'a de sens que pour des espèces chez lesquelles les poids de femelles mûres diffèrent de moins de 5 à 10 fois.

**Figure 32 :** Relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{OV}$ , cal.indiv. $^{-1}$  jour $^{-1}$ ) et le poids humide du corps (g), à 5°C, pour des femelles de Crustacés de zone tempérée, se reproduisant en hiver (ligne continue : droite de régression de l'équation (86) ; en tirets : limites de l'écart :  $\sigma \pm 3$ )



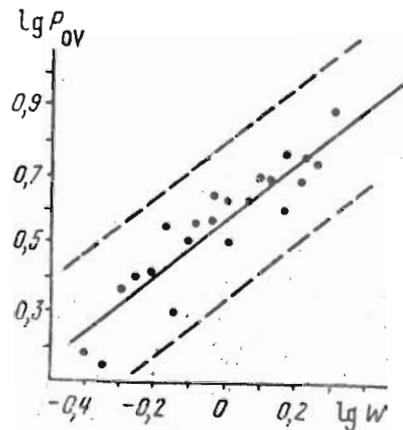
Soulignons encore la médiocrité des différences de  $P_{OV}$  chez les femelles définitives d'*Idotea baltica basteri* de la mer Noire, en reproduction à 10°C au printemps, et à 20°C en été. La valeur  $Q_{10}$  de l'accélération par la température de  $P_{OV}$ , dans un intervalle de 10 à 20°C, est seulement de 1,30 pour ces Crustacés, alors que le raccourcissement de  $D_q$  en fonction de la hausse de la température est compensé par une diminution du poids humide des oeufs qui passe de 0,120 à 0,043 mg, sans changement de la fécondité absolue. Ainsi les femelles d'*Idotea baltica basteri*, espèce largement eurythermique, montrent une remarquable plasticité des paramètres essentiels de leur croissance germinale. Cela permet à cette espèce de s'adapter avec succès aux changements périodiques du milieu ambiant et de se fixer dans des biotopes caractérisés par des facteurs écologiques différents.

**Figure 33 :** Relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{OV}$ , cal.indiv. $^{-1}$  jour $^{-1}$ ) et le poids humide (g) de femelles de Crustacés antarctiques : (a,  $t = -1,2^\circ\text{C}$ ) et arctiques (b,  $t = 2^\circ\text{C}$ ). Lignes continues : lignes de régression (équation 88, a) et (87, b). Tirets : lignes de l'écart  $\pm \sigma$ .



La relation fonctionnelle entre  $P_{OV}$  et l'équivalent énergétique du poids du corps des femelles ( $C$ ) correspond à une équation parabolique (fig. 35, tableau 18), comme l'a établi V.M. Baitchorov (1979, 1980). Les indices des coefficients varient pour cette équation entre 0,57 chez *Paramysis lacustris* et 2,16 chez une espèce antarctique *Orchomene cavimanus*.

**Figure 34 :** Relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{OV}$ , cal.indiv.<sup>-1</sup>jour<sup>-1</sup>) et le poids humide du corps (g) chez *Mesidotea entomon* femelles, à 4,7°C (ligne continue : droite de régression de l'équation (89) ; en tirets : limites de l'écart  $\pm 3 \sigma$ ).



Les valeurs de  $b$  sont déterminées essentiellement par la fécondité relative (chap. 3), puisque la durée des cycles de reproduction, à des températures constantes, ne dépend pas pour certaines espèces de la taille des femelles. Si la fécondité relative ( $F_C = C_g/C$ ) est constante,  $C_g$  constitue alors une partie déterminée de  $C$ , soit :

$$C_g = F_C C = \alpha C \quad (101)$$

en réunissant les équations (76) et (101), nous obtenons :

$$P_{OV} = \frac{\alpha C}{D_q} \quad (102)$$

et puisque  $\alpha/D_q = a$ , c'est-à-dire paraît constant :

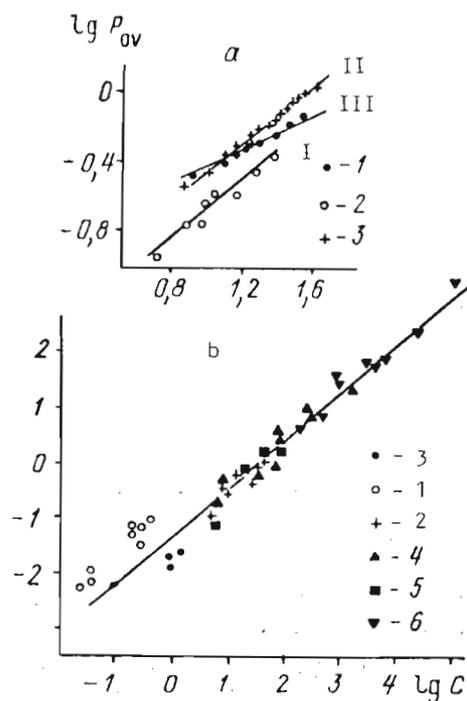
$$P_{OV} = a C \quad (103)$$

le coefficient  $b$  augmentera avec l'accroissement de la fécondité relative en fonction de la taille des femelles et diminuera (inférieur à 1) pour un abaissement.

Comme on l'a vu précédemment (chap. 3), la fécondité absolue des femelles décroît à la fin de leur cycle vital (fig. 36), ce qui retentit sur les variations de  $P_{OV}$ . Aussi, la dynamique des variations de ces paramètres avec l'âge sera t-elle pratiquement identique lorsque les cycles de reproduction auront une durée constante.

Remarquons les vitesses différentes de la croissances germinale chez des femelles de *Paramysis lacustris* issues de différentes populations géographiques : arborigènes dans l'avant-delta du Don, acclimatées dans les bassins de retenue de Kaunas (Lithuanie) et du Kara-Koum (Tadjikistan) (fig. 35 a).

**Figure 35** : Relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{ov}$ , cal.indiv. $^{-1}$ jour $^{-1}$ ) et l'équivalent énergétique (C, cal) du poids du corps, à 20°C, chez des femelles de Crustacés : a - *Paramysis lacustris* (1 - bassin de retenue de Kaunas ; 2 - du Kara-Koum ; 3 - avant-Delta du Don), I, II, III - lignes de régression des équations (92), (93), (94) ; b - graphique général (1 - Anostracés, 2 - Cladocères, 3 - Mysidacés, 4 - Isopodes, 5 - Amphipodes, 6 - Décapodes). Ligne continue : droite de régression de l'équation (104). D'après Baïtchorov, 1980.

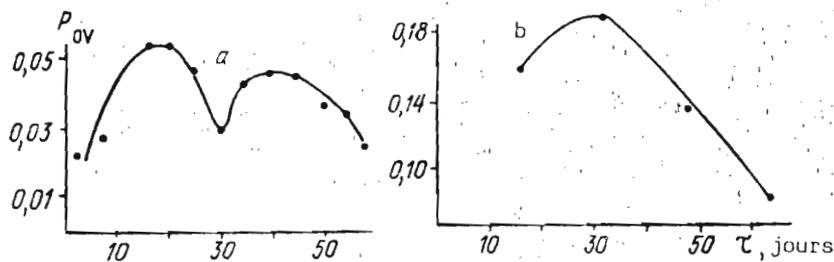


$P_{ov}$  a des valeurs comparables chez les populations de l'avant-delta du Don et du bassin du Kara-koum, tandis que, pour la population qui vit dans le bassin de Kaunas, ce paramètre est en moyenne 1,5 fois plus petit. Ainsi, au cours des processus d'adaptation d'une espèce à de nouvelles conditions d'existence, un changement se produit dans les paramètres quantitatifs caractéristiques de la reproduction. C'est ce que l'on observe également chez d'autres espèces, et principalement chez celles qui ont une aire large de répartition comme *Idotea baltica* (tableau 1).

Nous avons calculé, sur la base des résultats que nous avons obtenus et des données bibliographiques sur 15 espèces, la relation générale entre  $P_{ov}$  (cal.indiv. $^{-1}$  jour $^{-1}$ ) et l'équivalent énergétique du poids du corps (C, cal), à 20°C. la relation entre ces paramètres correspond à une droite, en coordonnées logarithmiques (fig. 35, b), donnée par l'équation :

$$P_{ov} = 0,059 C^{0,85} \quad (104)$$

Le coefficient de corrélation  $r$  entre  $\lg P_{ov}$  et  $\lg C$  est égal à 0,98 dans l'équation (104). Les valeurs de  $P_{ov}$ , calculées suivant la formule (104), sont voisines des valeurs analogues, calculées selon l'équation (85), pour des femelles de poids correspondants. Il est probablement préférable, dans un but pratique, d'utiliser l'équation (85) plutôt que la (104) dont les calculs sont compliqués, du fait de l'obligation de connaître la teneur en calories du corps des femelles, celle-ci pouvant d'ailleurs varier pendant l'ontogénèse. Toutefois, en raison de certains problèmes de recherche, il peut être rationnel de calculer  $P_{ov}$  selon la formule (104). Pour une évaluation approximative de la vitesse de la croissance germinale, d'après l'équation (104), on peut considérer que la valeur moyenne de la réserve en calories du corps est égale à 0,5 - 1,0 kcal.g<sup>-1</sup> de matière sèche, et cela d'après les résultats actuels.



**Figure 36 :** Relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{ov}$ , cal.indiv.<sup>-1</sup>, jour<sup>-1</sup>) et l'âge potentiel des femelles de Crustacés, à 20°C : a - *Daphnia magna* ; b - *Gammarus lacustris*.

D'une manière analogue, la vitesse de la croissance exuviale des Crustacés ( $I_{ex}$ ) croît avec leur poids (fig. 37, 39 ; tableau 16).

En même temps que nous (Goloubev, 1977 ; Khmeleva et Goloubev, 1978), des chercheurs américains (Logan et Epifanio, 1978) ont montré que la relation entre  $I_{ex}$  (cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) et le poids sec ( $\hat{W}$ , mg) répondait, chez des juvéniles du homard (*Homarus americanus*), à l'équation parabolique :

$$I_{ex} = 0,129 \hat{W}^{0,50} \quad (105)$$

Cette forme de relation entre  $I_{ex}$  et  $\hat{W}$  a été établie aussi chez un Mysidacé du Pacifique, *Metamysidopsis elongata* (calculs effectués d'après les données de Clutter et Theilacker, 1971), et chez un Isopode de la mer Noire, *Idotea baltica basteri* (fig. 37). La relation entre  $\lg I_{ex}$  et  $\lg \hat{W}$  chez *M. elongata* correspond à l'équation exacte pour toute la gamme de poids, bien que  $I_{ex}$  soit légèrement supérieur chez les mâles de même taille. Chez *I. baltica basteri*, au contraire, le redressement des valeurs de  $I_{ex}$  sur le graphique  $\lg I_{ex} - \lg \hat{W}$  n'a lieu que dans des limites de poids déterminées, c'est à dire pour des juvéniles, des mâles et des femelles ovigères. Donc, la

Tableau 18

Paramètres de l'équation du type  $P_{ov} = a C^b$ , établissant la relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{ov}$ , cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) et l'équivalent énergétique du poids du corps des femelles de Crustacés.

Crustacés	Température °C	a	b±σb	r*	Auteurs des données	Equation
<i>Paramysis lacustris</i>	20	0,029	0,87±0,04	0,98	Résultats personnels	92**
	20	0,055	0,81±0,02	0,99	Résultats personnels	93***
	20	0,095	0,57±0,02	0,98	Résultats personnels	94****
<i>Gammarus lacustris</i>	20	0,069	0,75±0,01	0,99	Résultats personnels	95
	20	0,011	1,23±0,02	0,99	Abolmassova, 1975	96
<i>Paramoera walkeri</i>	-1,2	0,0023	1,06±0,02	0,99	Résultats personnels	97
<i>Orchomene casimanus</i>	-1,2	0,000015	2,16±0,02	0,99	Résultats personnels	98
<i>Idotea baltica basteri</i>	20	0,048	0,98±0,03	0,99	Khmeleva, 1973	99
<i>Macrobrachium nipponense</i>	20	1,778	0,83±0,02	0,95	Résultats personnels	100

\* r coefficient de corrélation entre  $I_g$  Pov et  $I_C$  C

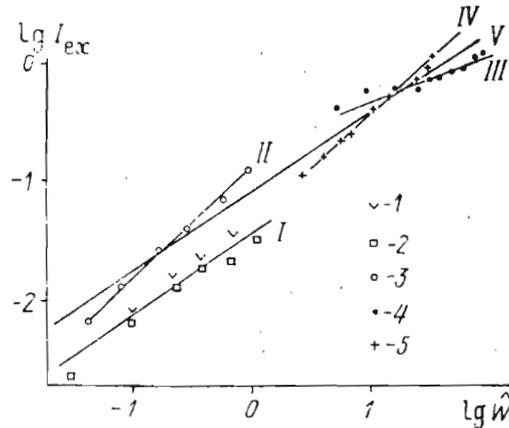
\*\* Bassin de retenue de Kaunas.

\*\*\* Bassin de retenue du Kara-Koum.

\*\*\*\* Avant-delta du Don.

relation entre  $I_{ex}$  et le poids sec  $\hat{W}$ , correspond chez ces deux espèces, soit à toute la gamme des poids, soit à des âges et sexes déterminés et s'écrit sous la forme :

$$I_{ex} = m \hat{W}^k \quad (106)$$

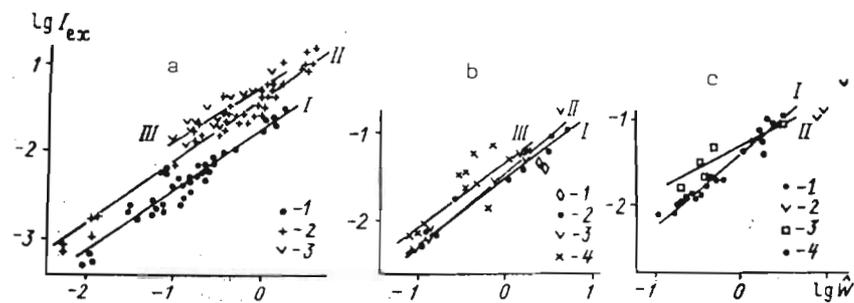


**Figure 37** : Relation entre la vitesse de la croissance exuviale ( $I_{ex}$ , cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) et le poids sec avant la mue ( $\hat{W}$ , mg) chez *Metamysidopsis elongata* à 17°C et *Idotea baltica basteri* à 20°C : 1, 2 - mâles et femelles ovigères de *M. elongata* ; 3, 4, 5 - juvéniles, mâles et femelles ovigères d'*I. baltica basteri*. Droites I, II, III, IV, V - droites de régression respectives des équations (118), (121), (122), (123), (124).

Une forme analogue de la relation entre  $I_{ex}$  et  $\hat{W}$  a été établie pour 14 espèces. Nous en donnons les paramètres correspondant à l'équation (106) dans le tableau 19. Pour la plupart des espèces, les indices des coefficients varient entre 0,50 et 1,0. Ceci est à rapprocher des indices des équations exprimant la relation entre la vitesse de la respiration et de la nutrition et le poids du corps, chez les Crustacés (Souchenia, 1972, 1975). Il ne faut pas attribuer une importance particulière à la valeur de  $k$  de l'équation (130) pour *Thysanoessa raschii*, égale à 1,075, le poids maximal des individus excédant leur poids minimal de 2,5 fois.

Chez les Isopodes, il est impossible de décrire la relation entre  $I_{ex}$  et  $\hat{W}$ , pour toute la gamme de poids, par une seule équation (fig. 37, 38). Sur le graphique  $\lg I_{ex} - \hat{W}$ , les valeurs empiriques d' $I_{ex}$  des jeunes et des mâles adultes d'*Idotea baltica basteri*, d'*I. ochotensis* et *Cymodoce acuta* s'alignent sur des droites présentant un point d'inflexion, auquel correspond le poids minimal des individus qui se reproduisent. Les valeurs de  $k$  chez les Isopodes juvéniles varient de 0,889 à 0,958 et ne sont que de 0,193 à 0,458 chez les mâles adultes. Cela s'explique par une série de causes.

L'une d'elles est l'abaissement de la teneur en calories de l'exuvie au cours de l'ontogénèse, chez les Isopodes (tableau 2). Cependant, cela n'explique pas totalement le caractère de la variation de  $I_{ex}$  pendant l'ontogénèse des espèces étudiées, puisqu'une flexion, bien que très petite, existe sur le graphique logarithmique exprimant la relation entre  $\widehat{W}_{ex}/\widehat{W}$  et le poids du corps (fig.39, b).



**Figure 38** : Relation entre la vitesse de la croissance exuviale ( $I_{ex}$ , cal. indiv $^{-1}$  jour $^{-1}$ ) et le poids sec du corps avant la mue ( $\widehat{W}$ , mg) de quelques Crustacés : a - *Streptocephalus torvicornis* (1 - 12,5°C, 2 - 22,5 °C, 3 - 30°C). Droites I, II, III - droites de régression des équations respectives (107), (108), (109) ; b - *Paramysis lacustris* (1 - 10°C, 2 - 15°C, 3 - 20°C, 4 - 25°C). Droites I, II, III - droites de régression des équations (113), (114), (115) ; c - Amphipodes, à 20°C (1 - juvéniles de *Gammarus lacustris*, 2 - mâles ; 3 - *Pontogammarus robustoides* ; 4 - *Hyatella azteca*, (d'après Mathias, 1971). Droites I, II - droites de régression respectives des équations (119) et (120).

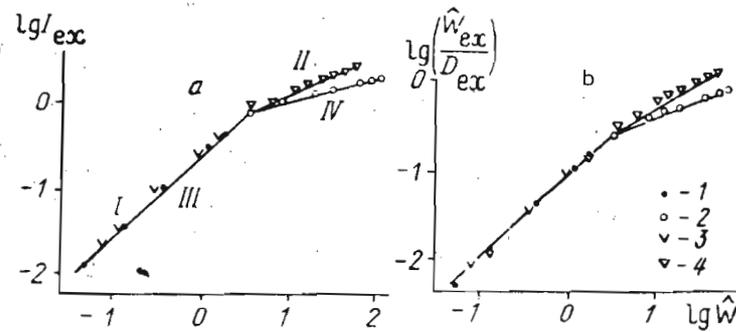
L'allongement important des intermues, au fur et à mesure de la croissance, paraît une seconde cause beaucoup plus réelle des faibles valeurs de  $k$  chez les Isopodes adultes. Comme on l'a déjà vu, la relation entre  $D_{ex}$  et le poids des Crustacés peut s'écrire, pour la plupart des cas, sous la forme de l'équation (6).

Conformément à sa définition,  $I_{ex}$  s'exprime par l'équation (79). En réunissant les deux équations (6) et (79), nous obtenons :

$$I_{ex} = \frac{\alpha_2 \widehat{W} K_{ex}}{p \widehat{W}^q} = \frac{\alpha_2 K_{ex} \widehat{W}^{(1-q)}}{p} \quad (134)$$

Si pour certaines classes d'âges,  $\alpha_2$  et  $K_{ex}$  sont constants,  $\alpha_2 K_{ex} / p$  devient également constant. On a alors  $\alpha_2 K_{ex} / p = m$  et  $1 - q = k$ . Chez les jeunes Isopodes, les valeurs de  $q$  dans l'équation (6) sont de 0,043 - 0,107 et pour les mâles adultes, elles atteignent 0,484 - 0,723. On comprend alors pourquoi  $k$  est très bas dans les équations (106) pour les Isopodes mâles et adultes.

Dans le cas précis, l'abaissement brusque de  $k$  a un sens biologique particulier. Si l'on admet, par exemple, que pour les mâles d'*Idotea ochotensis*, la relation entre  $I_{ex}$  et  $\hat{W}$  s'écrit avec la même équation que pour les juvéniles,  $I_{ex}$  devrait être de 5,45 cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup> pour un Crustacé d'un poids sec de 100 mg. Par contre, les valeurs journalières de l'énergie assimilée et les dépenses respiratoires d'un individu de ce poids, calculées selon les données de Strelnikova (1975), sont égales respectivement à 15,4 et 10,6 cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>.



**Figure 39** : Relation entre la vitesse de la croissance exuviale et le poids sec du corps d'Isopodes, exprimée comme le rapport de l'équivalent énergétique du poids de l'exuvie à la durée de l'intermue ( $I_{ex}$ , cal. indiv.<sup>-1</sup>jour<sup>-1</sup> =  $C_{ex}/D_{ex}$ ) (a) et comme le rapport du poids sec de l'exuvie à la durée de l'intermue ( $\hat{W}_{ex}/D_{ex}$ , mg de poids sec. indiv.<sup>-1</sup>jour<sup>-1</sup>) (b) : 1 - *Idotea ochotensis* juvéniles, 2 - mâles adultes, 3 - *Cymodoce acuta*, juvéniles, mâles adultes. Droites I, II, III, IV - droites de régression des équations (125), (126), (127), (128).

Les dépenses totales d'énergie dans la respiration et la croissance exuviale dépasseraient la valeur de l'énergie assimilée chez un individu de taille déterminée, ce qui rendrait impossible une croissance somatique ultérieure. La valeur réelle de  $I_{ex}$  chez les individus de poids connu est seulement de 1,40 cal. indiv.<sup>-1</sup>jour<sup>-1</sup>, ce qui leur permet d'assurer l'accroissement de leur poids.

Dans une série de cas, chez certaines espèces d'Euphausiacés, *Euphausia pacifica* et *Thysanoessa spinifera*, le Cirripède *Balanus improvisus*, les valeurs des indices pour les coefficients de l'équation (106) sont voisines de 1,00. On l'explique par le fait que, chez les espèces citées, la durée des intermues est pratiquement la même, dans la limite des poids étudiés.

Tableau 19

Paramètres des équations de forme  $I_{ex} = m \hat{W}^k$  reliant la vitesse de la croissance exuviale ( $I_{ex}$ , cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) et le poids sec avant la mue ( $\hat{W}$ , mg) chez les Crustacés.

Crustacés	Température °C	Gamme de poids mg	m	k ± σk	r	Auteurs des données	Equations
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	12,5	0,010—1,79	0,018	0,715 ± 0,048	0,929	Résultats personnels	107
	22,5	0,006—4,04	0,042	0,770 ± 0,004	0,999	Résultats personnels	108
	30	0,100—1,27	0,057	0,664 ± 0,071	0,929	Résultats personnels	109
	20—23	0,180—5,90	0,090	0,760 ± 0,072	0,845	Résultats personnels	110
	20—23	0,076—28,6	0,185	0,851 ± 0,039	0,984	Résultats personnels	111
<i>Leptesitheria raffinis</i>	20	0,480—3,00	0,054	1,002 ± 0,018	0,999	Résultats personnels	112
	15	0,096—4,50	0,031	0,806 ± 0,043	0,984	Kouznetzova, 1974	113
	20	0,105—4,10	0,035	0,893 ± 0,019	0,998	Résultats personnels	114
	25	0,088—1,69	0,048	0,772 ± 0,117	0,862	Résultats personnels	115
<i>Metamysidopsis elongata</i>	17	0,030—0,624	0,050	0,780 ± 0,018	0,999	Clutter et Theilacker, 1977	116
	17	0,030—0,956	0,037	0,732 ± 0,047	0,988	Clutter et Theilacker, 1977	117
	17	0,030—0,956	0,041	0,739 ± 0,042	0,983	Clutter et Theilacker, 1977	118
<i>Gammarus lacustris</i>	20	0,168—3,13	0,044	0,839 ± 0,044	0,975	Résultats personnels	119
	20	0,200—3,33	0,049	0,560 ± 0,107	0,920	Résultats personnels	120

<i>Idotea baltica basteri</i>										
Juveniles	20	0,041—1,13	0,125	0,889±9,024	0,998	Khmeleva, 1973	121			
Mâles adultes	20	4,6—64,8	0,157	0,458±0,054	0,936	Khmeleva, 1973	122			
Femelles ovigères	20	2,44—27,0	0,049	0,937±0,019	0,998	Khmeleva, 1973	123			
Equation générale	20	0,041—64,8	0,085	0,673±0,020	0,987	Khmeleva, 1973	124			
<i>I. ochotensis</i>										
Juveniles	20	0,150—11,7	0,077	0,924±0,014	0,999	Strelnikova, 1975	125			
Mâles adultes	20	26,3—218,3	0,560	0,193±0,020	0,971	Strelnikova, 1975	126			
<i>Cymodoce acuta</i>										
Juveniles	20	0,341—12,3	0,072	0,958±0,060	0,999	Strelnikova, 1975	127			
Mâles adultes	20	12,3—182,6	0,337	0,337±0,023	0,985	Strelnikova, 1975	128			
<i>Euphausia pacifica</i>	12—15	0,206—6,48	0,041	0,891±0,044	0,978	Lasker, 1964 ; Jerde, Lasker, 1966 ; Paranjare, 1967 ; Fowler et., 1971.	129			
<i>Thysanoëssa raschii</i>	12—15	2,08—5,13	0,017	1,075±0,069	0,982	Paranjare, 1967	130			
<i>T. spinifera</i>	12—15	3,67—11,6	0,038	0,911±0,039	0,993	Paranjare, 1967	131			
<i>Meganocyliplanes norvegi-</i> <i>ca</i>	13	9,0—42,0	0,029	0,802±0,011	0,999	Sameoto, 1976 ; Fowler et al., 1971.	132			
<i>Astacus astacus</i>	20	108—3380	0,012	0,871±0,016	0,983	Résultats personnels	133			

Si dans la formule :

$$I_{ex} = \frac{\alpha_2 \hat{W} K_{ex}}{D_{ex}} \quad (135)$$

les valeurs  $D_{ex}$  sont constantes,  $\alpha_2 K_{ex}/D_{ex} = m$  est constant également. Il s'ensuit que :

$$I_{ex} = m \hat{W} \quad (136)$$

L'intensité de la croissance exuviale apparaît aussi, dans ce cas, comme une grandeur constante qui ne dépend pas de  $\hat{W}$  :

$$\frac{I_{ex}}{\hat{W}} = \frac{m \hat{W}}{\hat{W}} = m \quad (137)$$

Chez les femelles ovigères, la durée des intermues est indépendante du poids du corps et les valeurs de  $k$  doivent être proches de 1,00.

En même temps,  $D_{ex}$  a, chez les femelles non ovigères, des valeurs comparables à celles des mâles de même taille, valeurs qui s'accroissent avec l'augmentation du poids du corps. D'où, pour la relation entre  $I_{ex}$  et  $\hat{W}$ , chez les femelles non ovigères, exprimée par l'équation (106), des valeurs de  $k < 1,00$ , ce qui a été vérifié chez *Metamysidopsis elongata* (fig. 31 et tableau 19).

Chez les Crustacés,  $I_{ex}$  s'accroît avec l'élévation de la température. Puisque  $I_{ex} = \hat{W} K_{ex}/D_{ex}$ , la variation de ce paramètre est déterminée d'une manière essentielle par la durée des intermues,  $\alpha_2$  et  $k$  étant suffisamment stables dans de larges intervalles de température et ne variant que pour des valeurs limites de celle-ci. Les valeurs  $Q_{10}$  de l'accélération de  $I_{ex}$  par la température se trouvent dans des limites de 1,47 - 2,62 pour *Streptocephalus torvicornis*, *Paramysis lacustris* et la crevette de la mer Noire, *Leander adpersus* (tableau 20). Ces chiffres correspondent aux paramètres analogues d'autres processus biologiques des Invertébrés aquatiques (vitesse de la respiration, de la filtration alimentaire, de la durée du développement embryonnaire, etc.). Il n'y a que chez les juvéniles de *Paramysis lacustris* que  $I_{ex}$  est constant pour un intervalle de température compris entre 15 et 20°C,  $K_{ex}$  et  $D_{ex}$  étant pratiquement identiques dans cet intervalle pour cette espèce. Il est intéressant aussi de constater que la vitesse respiratoire d'un juvénile de cette espèce, né en été, est également assez constante dans ce même intervalle de température, d'après l'étude de notre collègue L.L. Nagorska.

En l'absence de données expérimentales, on peut utiliser les valeurs de  $Q_{10}$  obtenues pour convertir la valeur  $I_{ex}$  d'une température à une autre. On doit comprendre qu'il faut calculer  $I_{ex}$  avec précaution aux températures limites, puisque, dans ce cas, on voit souvent apparaître un blocage de la mue ou un allongement des intermues, de même qu'une variation du poids relatif et de la réserve en calories des exuvies.

La relation entre la vitesse de croissance exuviale des Crustacés et leur poids correspond à une équation de forme parabolique dont les indices des paramètres varient de 0,193 à 1,075. L'existence de telles différences rend naturellement difficile la comparaison des niveaux de dépenses d'énergie pour la formation de matière germinale ou exuviale chez les différentes espèces.

**Tableau 20**

**Coefficient de température  $Q_{10}$  caractérisant l'élévation de la vitesse de croissance exuviale chez les Crustacés en fonction de l'accroissement de la température.**

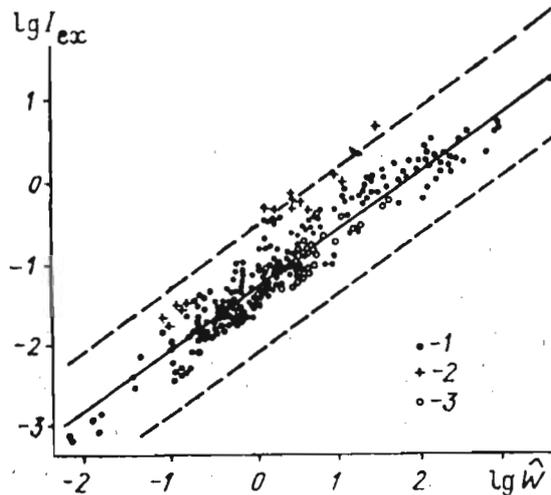
Crustacés	Poids sec avant la mue (mg)	Intervalles de 0°C					Auteurs des données
		10-15	15-20	20-25	22,5-25	25-30	
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	0,1	—	—	—	1,96	2,10	Résultats personnels
	0,5	—	—	—	2,18	1,62	Résultats personnels
	1,0	—	—	—	2,28	1,47	Résultats personnels
	1,5	—	—	—	2,33	—	Résultats personnels
<i>Paramysis lacustris</i>	0,3	—	1,00	2,62	—	—	Résultats personnels
	1,5	—	1,32	1,77	—	—	Résultats personnels
	3,0	2,56	1,49	—	—	—	Résultats personnels
<i>Leander abspersus</i>	50	2,03	2,44	—	—	—	Ivleva, 1970.

Pour une semblable comparaison, toutes les valeurs empiriques de  $I_{ex}$ , y compris des valeurs isolées d'espèces particulières, ont été reportées aux températures correspondantes sur le graphique  $\lg I_{ex} - \lg \hat{W}$  (fig. 40). On a réalisé en tout 276 déterminations de  $I_{ex}$  pour 20 espèces.

Il est apparu que les valeurs empiriques de  $I_{ex}$ , à 20°C, chez la plupart des espèces, correspondaient sur le graphique  $\lg I_{ex} - \lg \hat{W}$  à une seule droite de régression. Il n'y a que chez le Notostracé *Triops cancriformis* que la vitesse de croissance exuviale est plus rapide que chez les autres espèces. Il a été établi que la vitesse de la respiration des Notostracés était très supérieure à celle des autres Crustacés (Souchenia, 1972). Il est intéressant de constater que  $I_{ex}$  chez les Euphausiacés étudiés, vivant dans des eaux froides (températures maximales d'été ne dépassant pas 18°C) a des valeurs comparables à celles des autres Crustacés à 20°C. On n'a pas mis en évidence de différences dans la vitesse de croissance exuviale des espèces marines et dulçaquicoles, ou planctoniques et benthiques, pour un même poids. D'où la conclusion préliminaire sur la similitude de la vitesse de croissance exuviale chez les Crustacés étudiés. L'équation de la relation (cal. indiv.<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) en fonction du poids sec ( $\hat{W}$ , mg), à 20°C pour 15 espèces (sauf les Notostracés et les Euphausiacés) est la suivante :

$$I_{ex} = 0,51 \hat{W}^{0,729} \pm 0,015 \quad (138)$$

Pour calculer l'équation (138), 220 déterminations ont été faites, les valeurs de  $\hat{W}$  se sont trouvées dans les limites de 0,006 et 3380 mg pour les espèces étudiées, c'est-à-dire avec une différence de plus de 5 ordres entre les valeurs minimales et maximales. L'erreur directe de l'équation obtenue ( $\sigma$  lgm) est de  $\pm 0,223$ . Le coefficient de corrélation entre  $\lg I_{ex}$  et  $\lg \hat{W}$  est égal à 0,962. Cela montre que, dans plus de 92 % des cas, les valeurs de  $I_{ex}$  sont liées au poids de l'individu. Toutes les valeurs de  $I_{ex}$ , sauf celles qui concernent *Triops cancriformis*, se situent dans les limites  $\pm 3 \sigma$  lgm de la ligne de régression de l'équation (138).



**Figure 40** : Relation entre la vitesse de croissance exuviale ( $I_{ex}$ , cal. indiv. $^{-1}$  jour $^{-1}$ ) et le poids sec du corps avant la mue ( $\hat{W}$ , mg) des Crustacés (graphique général) : 1 - Crustacés de zones tempérées, 20°C ; 2 - *Triops cancriformis*, 20 - 23°C ; 3 - Euphausiacés, 12 - 15 °C. Ligne continue : droite de régression de l'équation (138). Tirets : limites de l'écart  $\pm 3 \sigma$ .

La relation analogue qui correspond à l'équation précédente, pour les Euphausiacés, à 12 - 15°C, s'écrit :

$$I_{ex} = 0,039 \hat{W}^{0,760 \pm 0,050} \quad (139)$$

La gamme de  $\hat{W}$  dans l'équation (139) varie de 0,206 - 42,0 mg, en poids sec.  $\sigma$  lgm =  $\pm 0,129$  ;  $r = 0,923$ .

Les équations (138) et (139) peuvent être utilisées dans les groupes de Crustacés correspondants. On sait que chez certaines espèces, les valeurs réelles peuvent s'écarter parfois sérieusement de celles obtenues par le calcul (138, 139). Il est important, cependant, d'avoir ces équations pour déterminer la production exuviale des associations de Crustacés (populations), quand les évaluations ne paraissent pas possibles pour chaque espèce en particulier.

En conclusion, il faut remarquer qu'en dépit des limites larges de variation pour les indices des coefficients,  $b$  dans l'équation (84) et  $k$  dans l'équation (106), les valeurs de  $b$  dépassent, dans la plupart des cas, celles de  $k$ , dans les équations qui établissent la relation entre  $P_{ov}$ ,  $P_{ex}$  et le poids des individus (84-106) ou son équivalent énergétique. Par conséquent, la croissance germinale est accélérée par un accroissement de la taille des individus, plus rapidement que la croissance exuviale, ce qui confirme, une fois de plus, la prépondérance de la croissance germinale dans les échanges plastiques de l'organisme.

### RELATION ENTRE LA RATION ALIMENTAIRE, LES DÉPENSES D'ÉNERGIE POUR LA RESPIRATION ET LA CROISSANCE GERMINALE ET EXUVIALE.

Comme il a été indiqué plus haut, la relation entre la vitesse de la croissance germinale et exuviale, et le poids du corps s'inscrit pour toute la classe des Crustacés sous la forme d'équations paraboliques dont les indices des coefficients ont des valeurs respectives de 0,726 et 0,729. Ces valeurs sont proches de celles de l'indice analogue de l'équation qui relie la vitesse de consommation d'oxygène et le poids des Crustacés et qui est égal à 0,759 (Souchenia, 1972). Par conséquent, l'intensité des processus énumérés plus haut changera avec le poids de l'individu d'une façon pratiquement indentique.

Nous avons comparé les dépenses journalières d'énergie pour la respiration, la croissance germinale et exuviale des Crustacés avec la quantité totale d'énergie fournie à l'organisme par la nourriture (Khmeleva et Goloubev, 1978). Nous avons utilisé dans ce but les équations générales de relation des paramètres cités précédemment et du poids du corps, à une température de 20°C, pour tous les Crustacés. Les vitesses des processus sont exprimées en calories par individu et par heure, et les valeurs  $W$  en grammes de poids humide. Pour passer du poids sec au poids humide avec l'équation (138), le rapport utilisé est de 0,2. Dans ce cas, la relation de la vitesse de croissance exuviale avec le poids se traduit par :

$$I_{ex} = 1,92 W^{0,729} \quad (140)$$

L'équation analogue pour la vitesse de la croissance germinale est :

$$P_{ov} = 15,0 W^{0,726} \quad (141)$$

et pour les dépenses journalières de la respiration ( $T$ ) :

$$T = 14,6 W^{0,759} \quad (142)$$

La valeur de la ration journalière R, selon Souchenia et Khmeleva (1967) est liée au poids humide des Crustacés par l'équation :

$$R = 44,8 W^{0,800} \quad (143)$$

Des calculs simples, sur la base de ces équations, montrent que les dépenses globales d'énergie pour la respiration, la croissance germinale et exuviale, peuvent être couvertes chez un individu hypothétique d'un poids (humide) de 1 g par l'énergie fournie par la nourriture avec un taux d'assimilation de 70,3 %.

$$(1,92 + 15,0 + 14,6) / 44,8 \cdot 100 \% = 70,3 \%$$

D'où l'intérêt du rapport des valeurs de l'intensité respiratoire, de la croissance germinale et exuviale des Crustacés, par unité de poids.

$$\frac{I_{ex}}{W} : \frac{P_{ov}}{W} : \frac{T}{W} = 1,0 : 7,8 : 7,6 *$$

Il est visible que les dépenses d'énergie pour la respiration et la croissance germinale sont pratiquement identiques, alors que la dépense pour la formation de matière exuviale est beaucoup plus basse. Ces différences ont une signification biologique particulière. Bien que la croissance germinale et la croissance exuviale apparaissent toutes deux comme des processus discontinus, c'est-à-dire présentant une alternance entre l'accumulation initiale et le rejet consécutif des produits sexuels et des exosquelettes, le sort ultérieur des structures rejetées diffère. Dans la croissance germinale, la matière rejetée sous forme d'oeufs est vivante et le succès de la multiplication de l'espèce dépend pour beaucoup de leur nombre. Au contraire, lors des mues, c'est une matière exuviale morte qui est rejetée et elle n'a pas une grande importance pour le devenir de la population. Il est fort probable que les dépenses pour la mue sont modestes, avec une valeur minimale pour assurer une croissance somatique normale et la reproduction. La consommation de leurs propres exuvies par de nombreuses espèces est un fait répandu qui diminue encore plus les pertes d'énergie au moment des mues.

\* en utilisant l'équation (85), le rapport change peu.

## RÉSOLUTION DE L'ÉQUATION DU BILAN DE LA CROISSANCE DES CRUSTACÉS AVEC LE CALCUL DES REJETS EXUVIAUX.

De nos jours, l'expression du bilan s'est largement répandue pour décrire les processus de croissance des organismes (Makarova et Zaika, 1971 ; Zaika, 1972 ; Bertalanffy, 1957 a, b, 1960). L'accroissement du poids ( $dW/d\zeta$ ), dans un cas donné, est considéré comme la résultante de 2 processus : l'anabolisme (accumulation de matière) et le catabolisme (destruction de la matière) :

$$\frac{dW}{d\zeta} = Q W^{\beta} - \gamma W \quad (144)$$

où  $W$  est le poids de l'organisme  $\phi$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , des constantes. L'intégration de l'équation (144) conduit, avec quelques modifications, à l'équation connue pour la croissance des organismes, de type en S. Les auteurs ont lié l'anabolisme avec l'assimilation de la nourriture ( $A$ ) et le catabolisme avec les dépenses pour le métabolisme ( $T$ ), d'où :

$$\frac{dW}{d\zeta} = A - T \quad (145)$$

Comme on le sait, les valeurs de  $T$ , chez tous les organismes y compris les Crustacés, sont fonction du poids de leur corps :

$$T = a_2 W^{b_2} \quad (146)$$

Dans cette équation,  $0 < b_2 < 1$  (Souchenia, 1972 ; Hemmingsen, 1960). La valeur de  $A$  est liée à la ration alimentaire  $R$  par une simple relation :

$$A = R \cdot U^{-1} \quad (147)$$

où  $U^{-1}$  est le taux d'assimilation de la nourriture. Comme on l'a montré pour une série de Crustacés, la valeur de  $R$  est aussi fonction du poids du corps (Souchenia et Khmeleva, 1967 ; Abolmassova, 1970 ; Soldatova et al., 1970) :

$$R = a W^{b_1} \quad (148)$$

où  $0 < b_1 < 1$ .

Le taux d'assimilation de la nourriture, autant qu'on puisse en juger par les données (Soldatova, 1970 ; Khmeleva, 1978 ; Strelnikova, 1975),

ne change pas irrégulièrement au cours de l'ontogénèse des Crustacés et, en outre, dans des limites relativement étroites. Ce ne sera donc pas une erreur grave, si dans les démonstrations suivantes, on considère  $U^{-1}$  comme une valeur constante. Donc :

$$A = U^{-1} \cdot a \cdot W^{b1} \quad (149)$$

En prenant  $a \cdot U^{-1} = a_1$ , nous obtenons :

$$A = a_1 \cdot W^{b1} \quad (150)$$

Dans ces conditions, l'équation de bilan (145) devient :

$$\frac{dW}{d\zeta} = a_1 \cdot W^{b1} - a_2 \cdot W^{b2} \quad (151)$$

Toutefois, comme l'a fait justement remarqué B.E. Zaika (1972), si  $T$  ne caractérise que les dépenses du métabolisme qui couvrent la consommation d'oxygène, l'équation (151) ne décrit pas alors la croissance de l'individu, mais sa production.

Ceci implique que l'énergie assimilée ( $A$ ) n'est pas seulement dépensée chez les Crustacés pour couvrir les besoins de la respiration et de la croissance somatique du corps, mais aussi pour la formation de matière qui sera rejetée, au cours de la vie, tels que les oeufs, les exuvies, le mucus ...

Par exemple, chez les mâles d'*Idotea baltica basteri*, nous avons établi une extension de l'équation du bilan en y introduisant la composante qui caractérise les pertes dues aux mues. La relation entre la vitesse de formation de la matière exuviale et le poids du corps correspond à l'équation parabolique (106), analogue aux fonctions (146) et (150). Ainsi l'équation (151) prend alors la forme suivante :

$$\frac{dW}{d\zeta} = a_1 \cdot W^{b1} - a_2 \cdot W^{b2} - m \cdot W^k \quad (152)$$

L'intégration de cette équation est difficile. Néanmoins, cela peut être fait sous une forme numérique sur ordinateur, si l'on connaît toutes les valeurs des coefficients et le poids initial de l'individu. De plus, la vitesse de chacun des processus et le poids des organismes doivent être représentés avec des unités de mesure identiques. Nous avons exprimé les valeurs de  $A$ ,  $T$  et  $I_{ex}$  en cal./indiv./jour et représenté le poids des animaux par son équivalent énergétique ( $C$ , cal.indiv.<sup>-1</sup>). Par conséquent, les poids dans l'équation (152) sont à tout moment exprimés en unités d'énergie. Les coefficients de l'équation (152) ont été calculés d'après les données de N.N. Khmeleva (1973). L'équivalent énergétique du poids initial de ces Crustacés est de 0,14 cal.. On fait le calcul des différentes variables de l'équation (152) pour deux valeurs de  $U^{-1}$ , déterminées selon des méthodes différentes, et aussi de l'équation (151), dans laquelle les pertes à la mue n'étaient pas prises en compte. On a ainsi obtenu l'expression du bilan

chez les mâles d'*Idotea baltica basteri*, à 20°C, de 4 manières différentes :

- pour un taux d'assimilation de la nourriture, égal à 71,2 %, en tenant compte des rejets exuviaux :

$$\frac{dC}{d\tau} = 0,274 C^{0,689} - 0,0883 C^{0,840} - 0,0377 C^{0,695} \quad (153)$$

- sans tenir compte de ces rejets :

$$\frac{dC}{d\tau} = 0,274 C^{0,689} - 0,0883 C^{0,840} \quad (154)$$

- pour un taux d'assimilation de la nourriture de 61,1 %, en tenant compte des rejets exuviaux :

$$\frac{dC}{d\tau} = 0,235 C^{0,689} - 0,0883 C^{0,840} - 0,0377 C^{0,695} \quad (155)$$

- sans en tenir compte :

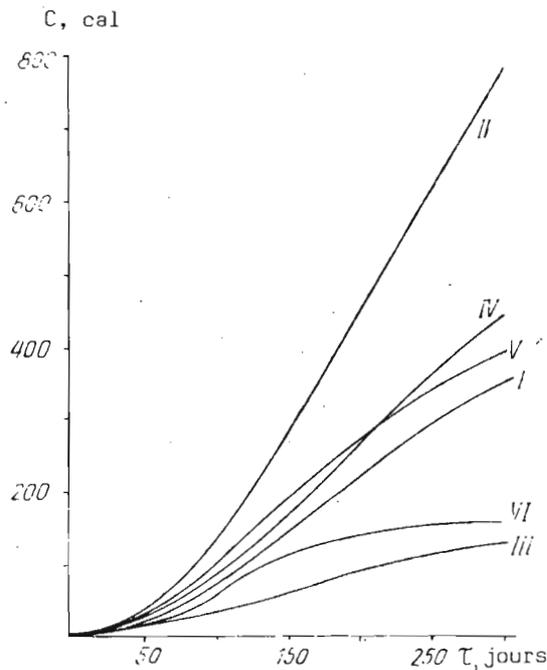
$$\frac{dC}{d\tau} = 0,235 C^{0,689} - 0,0883 C^{0,840} \quad (156)$$

De cette manière, les équations (153) et (155) décrivent la croissance somatique des individus et les équations (154) et (156) leur production individuelle. La résolution des équations (152 - 156) a été réalisée sur ordinateur. "Minsk, 32" d'après un programme standardisé. Les valeurs de C ont été déterminées sur des périodes de 10 jours jusqu'à l'âge de 300 jours. Cette valeur est voisine de la durée maximale de vie des idotées mâles de la mer Noire.

Les tracés des courbes, correspondant aux calculs théoriques et aux données expérimentales, sont reportés sur la fig. 41. La courbe expérimentale de la croissance (VI) a été construite d'après les données de N.N. Khmeleva (1973). La courbe expérimentale de la production (V) a été déterminée par la somme de la croissance somatique et des pertes à la mue calculées sur une base définie plus loin.

On voit que la courbe III, correspondant à l'équation (155) dans laquelle les pertes au moment des mues sont comprises et pour  $U^{-1} = 61,1 \%$ , ressemble fort à la courbe expérimentale de croissance. La disposition des courbes (153) et (155) témoigne que la valeur réelle de  $U^{-1}$ , chez les mâles d'*I. baltica basteri*, dépasse un peu 61,1 % mais reste inférieure à 71,2 %. Comme il fallait s'y attendre, les courbes de production (154) et (156) sont nettement au-dessus de la courbe expérimentale de croissance. Par contre, la courbe théorique de production pour  $U^{-1} = 61,1 \%$  (156) correspond à la courbe empirique. Nous donnons dans le tableau 21, les valeurs finales de poids et de production individuelle des mâles d'*I. baltica basteri*.

On doit attirer l'attention sur la différence significative dans "l'allure" des courbes (où la croissance et la production ont été calculées) pour un petit changement du taux d'assimilation. Il semble fort probable que les processus de croissance et de production ne soient pas des paramètres rigoureusement fixes, caractérisant l'activité vitale de l'individu. Ils peuvent varier dans des limites énergo-spécifiques et dépendre de nombreux facteurs, au nombre desquels le taux d'assimilation. La transcription de ces calculs indique encore une fois l'importance des déterminations directes de la plupart des éléments nécessaires à l'évaluation de la production de l'espèce que l'on étudie. Hélas, beaucoup d'auteurs ne le font pas, n'ayant au départ qu'une seule valeur empirique et empruntant celles qui manquent à d'autres travaux, ce qui engendre des bilans faux.



**Figure 41** : Croissance et production individuelle des mâles d'*Idotea baltica basteri*, à 20°C, sur une période de 300 jours. Courbes I, II, III, et IV : courbes expérimentales de croissance et de production calculées d'après les équations (153), (154), (155), (156). VI et V : courbes expérimentales respectivement de croissance et de production.

Les calculs analogues de l'équation comprenant les dépenses pour les rejets de produits sexuels sont plus complexes. On peut toutefois les présenter sous la forme générale suivante :

$$\frac{dW}{d\tau} = A - T - I_{ex} - P_{ov} \quad (157)$$

Nous avons montré auparavant que la relation entre  $P_{ov}$  et le poids du corps, comme pour  $I_{ex}$ , correspondait à l'équation parabolique (84). Toutefois, à la différence des dépenses d'énergie pour la mue qui ont lieu sur toute la longueur du cycle vital, la formation des pontes n'a lieu que chez des femelles sexuellement mûres et pendant la période de reproduction. Cela complique davantage la résolution de l'équation du bilan de forme (157). Il n'est, visiblement, nécessaire de prendre en compte les dépenses d'énergie pour la reproduction que pour les classes d'âges concernées et dans les intervalles correspondant aux périodes de reproduction. Ces calculs sont faits sur ordinateur. Dans le cas le plus simple, la base de calcul peut se présenter sous la forme d'un système à 2 équations :

$$\frac{dW}{dZ} = A - T - I_{ex}$$

(158)

$$\frac{dW}{dZ} = A - T - I_{ex} - P_{ov}$$

**Tableau 21**

**Poids final<sup>1</sup> et production individuelle d'*Idotea baltica basteri* sur une période de 300 jours à 20°C, cal. indiv.<sup>-1</sup>.**

Paramètres	Calculs selon les équations (153 - 156)		Valeurs empiriques calculées d'après Khmeleva (1973).
	pour $U^{-1} = 71,2 \%$	pour $U^{-1} = 61,1 \%$	
Poids final	362	132	162
Production individuelle	827	465	392

<sup>1</sup> : Le poids des individus étant insignifiant à la naissance (0,14 cal. indiv.<sup>-1</sup>), le poids final des mâles est pratiquement égal à leur croissance pendant 300 jours.

---

La première décrit la croissance des juvéniles et la seconde celle des femelles mûres, en l'absence de pause pendant la reproduction. Les équations de bilan de croissance, que nous avons obtenues et celles qui apparaissent dans la littérature, présentent des restrictions importantes, puisqu'elles supposent des coefficients à valeurs fixes. On sait que des facteurs comme la température, la nourriture agissent sur la vitesse de la respiration, de la nutrition, la croissance germinale et exuviale, en modifiant le coefficient des équations correspondantes. Cela limite donc l'application de l'équation (152) pour modéliser la croissance de l'individu dans les conditions naturelles où se produisent toujours des variations de température, de concentration d'aliments, etc... En outre, la réponse de l'organisme à une action conjuguée des facteurs du milieu est autre que pour chacun d'eux en particulier. Par exemple, la reproduction massive de nombreux Crustacés ne commence seulement que lorsqu'il y a combinaison de températures favorables et d'une photopériode particulière (Barnes, 1963 ; Segerstrale, 1970 ; Williams et al., 1978). Les règles quantitatives de l'influence des facteurs externes sur les processus vitaux des hydrobiontes, actuellement établies, peuvent servir de base à des études ultérieures du bilan, en tant que l'un des moyens pour définir les potentialités de croissance et de reproduction des organismes. La poursuite des recherches dans cette direction est importante pour pronostiquer les conditions de rendement maximal de la biomasse vivante dans un élevage de Crustacés de type industriel.

## CHAPITRE 5 :

### PRODUCTION GERMINALE ET EXUVIALE DES CRUSTACÉS. SON ROLE DANS LES ECOSYSTEMES DE BASSINS AQUATIQUES.

#### LA CROISSANCE GERMINALE ET EXUVIALE DES CRUSTACÉS COMME BASE DE PRODUCTION GERMINALE ET EXUVIALE DE LEURS POPULATIONS.

Les processus de production dans les populations de Crustacés ne se restreignent pas à la seule production somatique, sur laquelle repose l'accroissement de la quantité et du poids d'organismes déterminés. Ils s'étendent à la formation de matière germinale et exuviale, sous l'aspect d'un rejet périodique au cours de l'existence, de produits sexuels et d'exuvies. Ces éléments de l'activité vitale des organismes apparaissent comme la base des productions correspondantes de leurs populations. C'est dans cette optique que la comparaison des dépenses d'énergie pour la croissance germinale ( $P_g$ ), exuviale ( $P_{ex}$ ) et somatique ( $P_s$ ), pendant un cycle vital complet, se montre intéressante chez les Crustacés. La valeur de  $P_s$ , pendant un intervalle de temps défini, est égale à la différence entre les valeurs finale et initiale de l'équivalent énergétique du poids de l'individu. Chez la plupart des espèces, on peut considérer que la valeur  $P_s$ , pour la durée totale du cycle vital, est égale à l'équivalent énergétique du poids définitif de l'individu, puisque les paramètres analogues sont, comparativement, le plus souvent insignifiants chez les jeunes Crustacés au moment de leur éclosion.

La croissance germinale chez les espèces monocycliques, comme *Mysis relicta* et *Paramysis affinis*, qui ne pondent qu'une seule fois au cours de leur vie, se définit ainsi :

$$P_g = E \cdot W_{ov} \cdot K_{ov} \quad (159)$$

$E$  est le nombre d'oeufs de la ponte ;  $W_{ov}$ , le poids d'un oeuf et  $K_{ov}$ , la teneur en calories de l'oeuf. On ne doit utiliser les valeurs  $E$  et  $W_{ov}$  que pour des oeufs au début de leur développement embryonnaire, car une partie des oeufs dépérit et leur poids et réserve en calories diminuent beaucoup, par la suite.

---

La croissance germinale de femelles, appartenant à des espèces bicycliques, s'évalue en additionnant les valeurs (159) de la première et de la deuxième pontes :

$$P_g = E_1 W_{ov1} K_{ov} + E_2 W_{ov2} K_{ov} \quad (160)$$

On peut définir d'une manière comparable les valeurs  $P_g$  pour des femelles d'espèces polycycliques :

$$P_g = E_1 W_{ov1} K_{ov} + E_2 W_{ov2} K_{ov} + \dots + E_n W_{ovn} K_{ov} \quad (161)$$

soit

$$P_g = \sum_{i=1}^n E_i W_{ovi} K_{ov} \quad (162)$$

le nombre de termes dans l'équation (161) correspond au nombre de pontes.

Il est facile de définir  $P_g$ , conformément à l'équation (162), chez des femelles d'espèces polycycliques, qui vivent longtemps, mais ne produisent qu'une seule ponte par an, comme c'est le cas chez certains Crustacés Décapodes qui nous intéressent d'un point de vue commercial : écrevisses, crabes, homards, langoustes. Un exemple du calcul de  $P_g$ , chez l'écrevisse *Astacus astacus*, qui atteint sa complète maturité la quatrième année, est donné dans le tableau 22.

Nous avons utilisé pour ces calculs les résultats de I.M. Isoukerzis (1970) et de G.I. Matskiavitchene (1979). Cependant, il est souvent difficile de déterminer le nombre de pontes des espèces polycycliques, si on ne les compare pas aux résultats d'expériences correspondantes, réalisées parfois sur de longues durées. Dans ce cas, si l'on connaît la courbe de croissance somatique, on peut calculer la croissance germinale ( $P_g$ ) d'après la relation entre la vitesse de la croissance germinale ( $P_{ov}$ ) et le poids des femelles (84), de la même manière que l'on détermine les dépenses métaboliques par la relation entre la vitesse de la respiration et le poids du corps. Nous donnons (tableau 23) un exemple de ce calcul pour les femelles d'*Idotea baltica basteri*, que l'on peut présenter sous une forme générale par la formule :

$$P_g = \sum_{i=1}^n a \left( \frac{W_{i+1} + W_i}{2} \right)^b (\tau_{i+1} - \tau_i) \quad (163)$$

où  $\tau_{i+1} - \tau_i$  est l'intervalle de temps ;  $W_i$  et  $W_{i+1}$ , le poids des femelles à l'âge  $\tau_i$  et  $\tau_{i+1}$  ; a et b étant les coefficients de l'équation (84). Pour ce genre de calcul, il faut que l'intervalle de temps  $\tau_{i+1} - \tau_i$  ne dépasse pas 10 à 15 % de la durée totale de la période de reproduction. Dans le cas où la température moyenne de l'expérience est différente de celle à laquelle a été calculée l'équation (84), il faut corriger pour la température correspondante la valeur de  $P_g$  que l'on obtient. Il va de soi que les calculs, en fonction de l'équation (163), doivent être limités à la période de reproduction pour les populations naturelles.

Tableau 22

Calcul de la croissance germinale chez des *Astacus astacus* femelles pendant un cycle vital complet, dans des eaux de Lithuanie.

âge, année	Poids humide de la femelle, g.	Fécondité*	Poids sec** de la ponte ( $\hat{W}_g$ ), g	Equivalent énergétique ( $C_g$ ) de la ponte, kcal.
4	19,0	108	0,54	3,34
5	33,9	186	0,92	5,69
6	46,6	364	1,81	11,19
7	66,5	500	2,48	15,33

$$P_g = \sum C_g = 35,55 \text{ kcal.}$$

\* relevée sur les pléopodes (octobre-novembre)

\*\* valeurs déduites du tableau 1 (Poids sec et réserve en calories des oeufs).

Déterminée sur cette base, la valeur  $P_g$  est égale à 300,5 cal. chez *Idotea baltica basteri*, pendant tout le cycle vital, tandis que la valeur correspondante obtenue par Khmeleva, dans un élevage expérimental atteint 290 cal. Ces chiffres ne diffèrent pas de plus de 5 %, ce qui atteste la fiabilité de cette méthode de calcul.

Pour la majorité des Crustacés, on peut définir la croissance exuviale sur la base suivante :

$$P_{ex} = \sum_{i=1}^n m \left( \frac{W_{i+1} + W_i}{2} \right)^k (\tau_{i+1} - \tau_i) \quad (164)$$

où  $\tau_{i+1} - \tau_i$  est l'intervalle de temps ;  $W_i$  et  $W_{i+1}$ , le poids des individus à l'âge  $\tau_i$  et  $\tau_{i+1}$  ;  $m$  et  $k$ , les coefficients de l'équation (106). Toutes les observations que nous avons faites concernant les procédures de calcul de  $P_g$  sont valables pour la détermination de  $P_{ex}$ . Les valeurs de  $P_{ex}$  trouvées par l'équation (164) chez les mâles et femelles d'*Idotea baltica basteri*, pendant le cycle vital complet, figurent dans le tableau 24. Elles sont respectivement égales à 250,0 et 158,4 cal., les valeurs empiriques obtenues par Khmeleva (1973) dans un élevage expérimental de ces Crustacés, étant respectivement de 234 et 168 cal., ce qui donne une différence d'environ 7 % avec les valeurs théoriques. On peut donc calculer la croissance exuviale, tout comme la croissance germinale, par une équation reliant  $P_{ex}$  au poids des Crustacés.

Tableau 23

Calcul de la croissance germinale chez des *Idotea baltica* 'basteri' femelles, de la mer Noire, pendant un cycle vital complet, à 20°C.

âge ( $T_i$ ), jours	Poids humide du corps (W), g.		Pov pour $\bar{C}_i$ selon (91), cal. indiv. $^{-1}$ jour $^{-1}$	Durée de $\bar{C}_{i+1} - \bar{C}_i$ , jours	$P_g = Pov (\bar{C}_{i+1} - \bar{C}_i)$ cal.
	à l'âge ( $\bar{C}_i$ )	Poids moyen $\bar{W}^*$ pendant $\bar{C}_{i+1} - \bar{C}_i$			
40	0,0059				
70	0,0163	0,0110	0,403	30	12,10
100	0,0291	0,0227	0,688	30	20,64
130	0,0413	0,0352	0,951	30	28,53
190	0,0589	0,0463	1,163	30	34,89
220	0,0644	0,0617	1,438	30	43,14
250	0,0682	0,0663	1,516	30	45,48
280	0,0708	0,0695	1,570	30	47,10
298	0,0719	0,0714	1,606	18	28,91

$$\Sigma P_g = 300,48 \text{ cal.}$$

$$* \bar{W} = \frac{W_{i+1} + W_i}{2}$$

Mais par ailleurs, la croissance exuviale peut être calculée sur une base beaucoup plus simple chez les Crustacés dont le nombre de mues et de stades de développement est constant. Ainsi, le caractère général des courbes de croissance des nauplii et copépodites de Copépodes provient de l'expression du poids pour différents stades, en pourcentage du poids définitif (tableau 5). En prenant une valeur égale à 10 % pour le poids relatif de l'exuvie, ce qui correspond à la valeur maximale de ce paramètre chez les Crustacés planctoniques, nous constatons que  $P_{ex}$  représente environ 26 % du poids des adultes pour les représentants de cette sous-classe. La comparaison avec le poids ou l'équivalent énergétique chez des individus définitifs apparaît comme la base la plus évidente d'évaluation des dépenses de matière et d'énergie en vue de la croissance germinale ou exuviale des Crustacés. Nous donnons dans le tableau 25, la valeur des rapports  $P_g/P_s$  et  $P_{ex}/P_s$  pour une série d'espèces sur la totalité de leur cycle. On a utilisé, dans la plupart des cas, pour les calculer, les équivalents énergétiques des paramètres correspondants. Cependant, dans un certain nombre de sources bibliographiques,  $P_s$ ,  $P_g$  et  $P_{ex}$  sont exprimés en unités de poids d'azote et de carbone. La conversion de ces résultats en unités d'énergie étant difficile, les rapports  $P_g/P_s$  et  $P_{ex}/P_s$  sont fournis sans calculs complémentaires.

Tableau 24

Calcul de la croissance exuviale ( $P_{ex}$ ) pendant le cycle vital complet chez les ♂ et les ♀ ovigères d'*Idotea baltica basteri* à 20°C.

Age ( $\tau_i$ ) jours	Poids sec du corps ( $\hat{W}$ ) mg.		Durée de la période $\tau_{i+1} - \tau_i$ , jours.	$I_{ex}$ pour $\hat{W}$ selon les équations (121-123). cal. indiv. $^{-1}$ jour $^{-1}$	$P_{ex} = I_{ex} (\tau_{i+1} - \tau_i)$ cal. indiv. $^{-1}$ jour $^{-1}$
	à l'âge $\tau_i$	$\hat{W}$ moyen pendant le temps* $\tau_{i+1} - \tau_i$			
Juvéniles					
0	0,036	0,064	5	0,011	0,055
5	0,091	0,141	5	0,022	0,110
10	0,191	0,273	5	0,039	0,195
15	0,355	0,471	5	0,064	0,320
20	0,587	0,748	5	0,097	0,485
25	0,909	1,118	5	0,138	0,690
30	1,327	1,585	5	0,188	0,940
35	1,845	2,156	5	0,247	1,235
40	2,466				
				$\Sigma P_{ex} = 4,03$ cal.	
Mâles					
40	2,5	6,1	30	0,36	10,8
70	9,7	14,2	30	0,53	15,9
100	18,6	23,3	30	0,66	19,8
130	27,9	32,0	30	0,77	23,1
160	36,1	39,4	30	0,84	25,2
190	42,6	45,6	30	0,90	27,0
220	47,6	49,4	30	0,94	28,2
250	51,2	52,5	30	0,96	28,8
280	53,8	51,7	30	0,98	29,4
310	55,6	56,0	20	0,99	19,8
330	56,4	56,9	18	1,00	18,0
348	57,3				
				$\Sigma P_{ex} = 246,0$ cal.	
Femelles ovigères					
40	2,5	3,7	30	0,17	5,1
70	4,9	6,9	30	0,30	9,0
100	8,8	10,7	30	0,45	13,5
130	12,5	14,0	30	0,58	17,4
160	15,5	16,7	30	0,69	20,7
190	17,8	18,7	30	0,76	22,8
220	19,5	20,1	30	0,82	24,6
250	20,7	21,1	30	0,85	25,5
280	21,6	21,7	18	0,88	15,8
298	21,8				
				$\Sigma P_{ex} = 154,4$ cal.	
* $\hat{W} = \frac{\hat{W}_{i+1} + \hat{W}_i}{2}$					

Tableau 25

Rapport entre la croissance germinale ( $P_g$ ), exuviale ( $P_{ex}$ ) et somatique ( $P_s$ ) chez quelques crustacés pendant la totalité du cycle vital.

Crustacés	Sexe	Durée de vie (jours)	$P_g/P_s$	$P_{ex}/P_s$	$P_g + P_{ex} + P_s$	Remarques	Auteurs des données
ANDOSTRACES							
<i>Artemia salina</i>	♀	133	6,02	0,89	6,91		Khmeleva, 1968.
<i>Branchinecta gigas</i>	♀	47	0,52	0,26	0,78		Daborn, 1975
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	♂	47	--	0,23	--		Daborn, 1975
	♀	28	0,14	0,09	0,23	Cycle vital interrompu par la mise en eau de l'étang de pisciculture.	Résultats personnels
	♂	28	--	0,09	--		
	♂	50	--	0,13	--		
CONCHOSTRACES							
<i>Leptestheria naffinis</i>	♂	22	--	0,32	--		Résultats personnels
NOTOSTRACES							
<i>Triops cancriformis</i>	♀	22	--	0,21	--	Croissance germinale non déterminée.	Résultats personnels
COPEPODES							
<i>Asellopsis intermedia</i>	♀	2,15	0,32	0,32	2,47	Calcul d'après le contenu en C.	Lasker et al., 1977
<i>Calanus finmarchicus</i>	♀	0,49	0,04	0,53	0,53	Calcul d'après le contenu en N.	Corner et al., 1967.
<i>Tigriopsis brevicornis</i>	♀	5,79	0,10	0,10	5,89	Calcul d'après le contenu en N.	Harris, 1973.



## Suite du tableau 25

Crustacés	Sexe	Durée de vie (jours)	$P_g/P_s$	$P_{ex}/P_s$	$\frac{P_g + P_{ex}}{P_s}$	Remarques	Auteurs des données
<i>I. chelipes</i>	♀	420	2,70	--	--		Strelnikova, 1975
	♂	400	--	1,20	--		Romanova, 1978
<i>Mesidotea entomon</i>	♀	2920	2,90	--	--		Romanova, 1978
EUPHAUSIACES							
<i>Euphausia pacifica</i>	♀	600	0,10	1,64	1,74	Calcul d'après le contenu en C	Lasker, 1966
DECAPODES, NAJANTIA							
<i>Macrobathicum nipponense</i>	♀	436	2,45	0,88	3,33		Résultats personnels
<i>Palaeon adspersus</i>	♀	1460	1,60	--	--	Mer Baltique	Romanova, 1978
	♀	1460	2,00	--	--	Mer Noire	Romanova, 1978
<i>P. elegans</i>	♀	1095	1,70	--	--	Mer Noire	Romanova, 1978
<i>Eualus garmardi</i>	♀	1095	0,70	--	--	Mer Blanche	Romanova, 1978
DI CAPODES, REPTANTIA							
<i>Eriphia spinifrons</i>	♀	1460	0,90	--	--	Mer Noire	Romanova, 1978
<i>Hyas araneus</i>	♀	3650	0,80	--	--	Mer de Barents	Romanova, 1978
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	♀	1460	0,90	--	--	Mer Noire	Romanova, 1978
<i>Astacus astacus</i>	♂	--	--	0,42	--	Lac Iouodis	Résultats personnels
	♀	0,69	0,36	1,05	1,05	Lac Iouodis	Résultats personnels

Ainsi qu'il apparaît dans le tableau 25, la gamme de variations de  $P_g/P_s$  et  $P_{ex}/P_s$  est assez large chez les Crustacés étudiés. Les plus petites valeurs de ces rapports, d'après l'équivalent énergétique, appartiennent à un Anostracé : *Streptocephalus torvicornis* (0,14 et 0,09), et les plus élevées (5,12 et 3,00) à l'Isopode *Idotea baltica basteri*. Ce sont aussi les femelles de ces espèces qui présentent les valeurs minimale et maximale du rapport  $(P_g + P_{ex})/P_s$ , caractérisant les dépenses totales d'énergie pour la formation des rejets de matière par rapport à l'énergie interne des individus définitifs. Les dépenses pour la croissance exuviale des Copépodes ne sont pas très élevées, ce qui s'explique par l'absence de mues chez les adultes. Il est probable que, pour cette raison, leur croissance germinale doit dépasser de 6 à 12 fois leur croissance exuviale. Notons aussi que les valeurs du rapport  $P_{ex}/P_s$  correspondent chez les Copépodes étudiés (tableau 25) aux calculs théoriques (tableau 5).

Il faut souligner que les pertes totales de carbone au moment des mues chez les femelles d'*Euphausia pacifica* dépassent d'environ 16 fois la perte enregistrée pour la formation des produits sexuels. Ce fait mérite une attention particulière, puisque, chez les autres espèces, les dépenses de matière et d'énergie sont plus importantes pour la reproduction que pour la mue.

En partant de ces données, on peut tirer une conclusion préliminaire sur une certaine ressemblance entre les paramètres examinés, à l'intérieur des ordres de Crustacés. Seuls les Anostracés montrent des rapports plus variables, ce qui est, vraisemblablement, dû à la durée inégale des périodes de reproduction. Pour l'ensemble de la classe des Crustacés, la majorité des valeurs de  $P_g/P_s$  et de  $P_{ex}/P_s$  se situe dans les limites respectives de 0,9 - 2,0 et 0,3 - 1,0.

Sauf pour les Anostracés, on n'a pas établi une forme de relation entre les valeurs de  $P_g/P_s$  et de  $P_{ex}/P_s$  et la durée de la vie.

Autant que l'on puisse en juger par les données que nous possédons, le rapport  $P_g/P_s$  est pratiquement identique chez des espèces mono- et polycycliques relativement proches. Ainsi chez le Mysidacé *Mysis relicta* et l'Amphipode *Pontoporeia affinis*, espèces monocycliques, ce paramètre n'est pas inférieur à celui de la majorité des autres espèces appartenant aux mêmes ordres.

Nous avons établi, pour une espèce d'intérêt commercial, *Astacus astacus*, le rapport entre la croissance exuviale et la croissance somatique, d'après le contenu des viviers (Goloubev, 1976 ; Goloubev et Majilis, 1977). On a montré que la valeur du rapport  $P_{ex}/P_s$  s'élevait au cours de l'ontogénèse (tableau 26). Pour cette raison, les dépenses de matière et d'énergie, dans la formation de la carapace, dépassent de beaucoup celles impliquées dans la croissance des tissus mous, chez des mâles de 5 à 6 ans, de taille commerciale.

Chez une autre espèce ayant aussi une haute valeur commerciale, le homard, qui atteint un poids de 1,1 kg au bout de 12 ans, à 10°C, le rapport entre la croissance exuviale et la croissance somatique, d'après les calculs de Hewett (1974), est proche de 1. Dans les conditions naturelles, la durée de vie du homard est bien plus grande, et en sachant que cette espèce ne grandit pas durant sa période de reproduction, le rapport  $P_{ex}/P_s$  doit encore s'accroître sur toute la durée du cycle vital.

**Tableau 26**

**Rapport entre les périodes exuviale et somatique chez *Astacus astacus*, en fonction de son âge.**

âge, stade de développement	Croissance du poids sec, mg.		P <sub>ex</sub> /P <sub>s</sub>	Croissance, cal.		P <sub>ex</sub> /P <sub>s</sub>
	P <sub>s</sub>	P <sub>ex</sub>		P <sub>s</sub>	P <sub>ex</sub>	
Jeunes à l'éclosion	0,024	0,014	0,59	53	22	0,41
Individus d'un an	0,180	0,109	0,61	567	131	0,23
Individus de 2 ans	0,335	0,347	1,04	911	399	0,44
Mâles de 5-6 ans	2,10	7,30	3,48	6448	8103	1,25

On constate donc que, chez les Crustacés, les dépenses de matière et d'énergie pour la reproduction et la mue dépassent ou au minimum sont égales à celles de la croissance somatique, au cours de l'ontogénèse. Donc l'estimation du rôle des Crustacés dans les processus de transformation de matière et d'énergie dans les éco-systèmes aquatiques restera incomplète, si l'on ne fait pas entrer dans les calculs la matière rejetée au cours de leur vie.

## NOTIONS GÉNÉRALES SUR LA PRODUCTION GERMINALE ET EXUVIALE.

Les recherches de production biologique des Crustacés, l'un des groupes les plus importants d'hydrobiontes, ont été activement menées durant les deux dernières décennies.

Jusqu'à présent, une masse considérable de données, caractérisant la production des Crustacés, a été accumulée, mais, malheureusement, avec un degré de généralisation encore insuffisant.

Les questions relatives au contenu de la notion de production des hydrobiontes et aux méthodes pour la calculer ont été débattues à maintes reprises dans la littérature (Méthodes ..., 1968 ; Bases générales..., 1979 ; Zaïka, 1972 ; Zelinka et Marvan, 1976 ; Waters, 1977). C'est pourquoi, nous ne nous arrêterons pas sur les principes généraux et les conceptions de l'étude de la production des hydrobiontes. Indiquons seulement que la production des Invertébrés aquatiques se définit, le plus souvent, comme la somme des croissances de tous les individus d'une population, y compris de ceux qui s'éliminent pendant un intervalle de temps déterminé. On cite dans la littérature, des valeurs obtenues ainsi dans la plupart des cas, parfois qualifiées de "productions somatiques". Les rejets de matière organique au cours de l'existence, qui ont lieu constamment dans les populations d'hydrobiontes, sous la forme d'oeufs, d'exuvies,

de mucus... sont loin d'être toujours pris en compte. Par exemple, la croissance des Crustacés s'accompagne toujours de mues, qui ont lieu avec une fréquence plus ou moins grande, en rapport avec leur âge, leur taille et différents facteurs externes. On peut, dans ce cas, définir comme production exuviale ( $\bar{P}_{ex}$ ) d'une population déterminée, les valeurs groupées des rejets exuviaux produits par la population de Crustacés, par unité de temps (Méthodes..., 1968 ; Zaïka, 1972 ; Bases générales..., 1979). Pourtant, jusqu'à présent, on n'a pas prêté attention à la production exuviale en tant que composante indépendante des processus de production des Crustacés. L'opinion émise est "qu'il n'est pas nécessaire d'introduire une correction pour la perte à la mue, lorsque dans le calcul de la production, au cours d'intermues déterminées, on garde le poids réel d'un stade donné, qui doit être en réalité supérieur au poids initial du stade suivant". (Ivanova et Oumnov, 1979). Cette conception de l'évaluation de la production exuviale comme faisant partie de la production somatique ne nous semble pas correcte, cependant, pour une série de raisons. Tout d'abord, pour des calculs de production pendant des périodes supérieures à la durée des intermues, on ne peut pas compter le poids des exuvies rejetées dans la croissance somatique de ces individus. En second lieu, chez les espèces dont les intermues sont brèves, comme c'est le cas chez les espèces planctoniques telles que les Cladocères et les Copépodes, il est difficile de calculer la production exuviale, du fait de la complexité d'obtention de données réelles pour caractériser le nombre et la biomasse des populations, sur des durées trop courtes. Troisièmement, les modes d'utilisation des productions somatique et exuviale des Crustacés peuvent être essentiellement différents dans les écosystèmes aquatiques. Si, par exemple, la production somatique est utilisée largement dans les réseaux alimentaires pacagers, la consommation de matière exuviale se produit dans les réseaux alimentaires détritiques. Sous cet angle, il est important d'acquérir des informations sur les valeurs de cette production, particulièrement pour évaluer l'apport d'une population d'après une composante déterminée, dans un écosystème aquatique, et son rapport avec les processus de destruction.

Chaque population, pratiquement, se trouve en état de reproduction pendant un laps de temps déterminé dont la durée dépend à la fois de la biologie de l'espèce et des facteurs du milieu. Au cours de cette période, les femelles de Crustacés émettent une production germinale sous forme d'oeufs. La matière totale des oeufs, formée par la population, par unité de temps, en incluant les oeufs éliminés, ou la croissance de la population, sous forme de produits sexuels, peut définir la production germinale  $\bar{P}_g$  de cette population. Son importance peut être différente suivant la durée de la période de reproduction et la quantité de matière émise par la population, comparativement à la production somatique, qui à son tour exprime l'aptitude de la population à se reproduire. Il est donc essentiel de différencier le rôle de la production germinale par rapport à celui des productions somatique et exuviale, à la fois pour des périodes définies de reproduction et pour des intervalles de temps plus longs, portant sur plusieurs périodes consécutives de reproduction. La base de calcul de production des oeufs est connue depuis assez longtemps (Méthodes..., 1968). Il faut pourtant déplore que la majorité des auteurs, qui l'ont déterminée, ne calculent pas séparément la valeur de la production germinale, mais la comprennent dans la production somatique (Galkovskaïa et Liakhnovitch, 1966 ; Souchenia, 1977 ; Kojova et al., 1981). A notre avis, on doit définir indépendamment la production germinale d'une population puisqu'elle caractérise les potentialités de reproduction de cette population. De plus, en connaissant le rapport des productions germinale et somatique des populations, on peut suivre la dynamique de ces processus pour établir la composition des populations et prévoir également les variations de nombre sous l'influence des

facteurs du milieu. Plusieurs auteurs ont réalisé une analyse différentielle de tous les éléments composant la production totale des populations, y compris de la production germinale (Mathias, 1971 ; Marchant et Williams, 1977).

Dans cette optique, on peut citer les travaux de A.A. Nikogossian (1982) qui a évalué le coût de chaque composante dans la production globale d'une population dominante de daphnies du Lac Sevan. Il a montré que, sur toute l'étendue de la période végétative, la valeur maximale de la production germinale représentait 15 % de la totalité. D'après nos calculs,  $\bar{P}_g$  était égal à  $0,035\text{g/m}^3$ , ce qui correspondait à une densité de 20 000 daphnies/ $\text{m}^3$ . Très probablement, les variations de  $\bar{P}_g$  jusqu'au niveau indiqué sont suffisantes, pour que cette espèce de Cladocères joue un rôle décisif dans le zooplancton du lac.

La détermination de la production germinale ne présente aucune difficulté particulière chez les espèces dont les femelles incubent leurs oeufs jusqu'à l'éclosion des jeunes, dans des poches d'incubation, marsupiums ou sur les pléopodes. Une partie des oeufs est éliminée dans les processus d'incubation pour une raison ou une autre et perdue par les femelles. En outre, le poids et la réserve en calories des oeufs baissent au cours de l'embryogénèse (chap. 1). D'où la nécessité de calculer la production germinale en termes de fécondité, poids et réserve en calories des oeufs, au moment de la ponte.<sup>1</sup>

Les difficultés de calcul commencent lorsque les femelles essaient spontanément leurs oeufs dans l'eau ou les déposent sur le fond. Dans ce cas, on ne peut évaluer la production germinale qu'indirectement d'après la quantité de jeunes qui éclosent et en introduisant une correction pour l'élimination et la "résorption" des oeufs morts.

La production exuviale, la production germinale des Crustacés, ainsi que leur production somatique forment les composantes de la matière organique totale produite par une population animale. Puisque, comme on l'a déjà vu, les rejets au cours de l'existence d'oeufs et d'exuvies, constituent la dépense essentielle de la balance d'énergie au niveau de l'individu, il entre donc une quantité importante de matière organique structurée dans les écosystèmes aquatiques, ce qui montre l'importance, dans le processus général de production par les Crustacés, de ces composantes et rend leur étude actuelle.

En liaison avec le fait que la reproduction et la mue sont des processus cycliques, se déroulant à des saisons déterminées, les valeurs de production germinale et exuviale doivent se rapporter aux périodes correspondantes. Mais la durée des périodes de croissance et de reproduction n'est pas identique chez les différentes espèces, il est donc préférable à titre comparatif, de travailler non pas avec des valeurs saisonnières, mais avec des valeurs journalières moyennes pour une saison donnée, qui correspondront pratiquement aux vitesses instantanées de production germinale ou exuviale. On a établi les rapports entre les valeurs  $\bar{P}_g$ ,  $\bar{P}_{ex}$

1 - C'est une erreur d'assimiler la production germinale à la biomasse d'individus fraîchement éclos, produits sur un intervalle de temps déterminé, comme l'ont fait Polichouk et Romanovski (1980).

et la biomasse moyenne de la population au cours d'une saison donnée. Ils correspondent par leur contenu à la notion de production spécifique (Zaika, 1972), employée auparavant pour caractériser la production somatique des Invertébrés.

Comme on le sait, on calcule la croissance germinale et exuviale des Crustacés d'après des valeurs relatives à la durée des intervalles entre des pontes déterminées, à la fécondité, au poids, à la réserve en calories des oeufs et des exuvies. Pour définir la production germinale et exuviale, en plus de ces paramètres, il faut connaître la croissance, les variations saisonnières dans le nombre et la biomasse des populations, et, corrélativement, leur structure sexuelle et leur structure d'âges. La majorité des paramètres énoncés sert de base aussi pour les calculs de production somatique.

L'absence de méthodes standardisées pour ces calculs et l'immense difficulté d'avoir une série de données initiales sont des raisons de la pauvreté relative (comparée à la production somatique) des résultats concernant la production germinale et exuviale. Pour les déterminer, les chercheurs commettent souvent des erreurs graves de méthodes. Nous en examinerons une série par la suite. Nous avons tenté d'avancer dans la résolution de ce problème, en examinant les bases de calcul des productions germinale et exuviale, déjà utilisées par les chercheurs et celles que nous avons établies, tout en montrant les limites de leurs applications.

## BASES DE CALCUL DES PRODUCTIONS GERMINALE ET EXUVIALE.

La production germinale des Crustacés peut être définie par quelques bases dont le choix est conditionné par les particularités de leur reproduction et de leur cycle vital. On connaît assez bien la base de calcul de production des oeufs, effectuée en plusieurs pontes successives au cours de la saison de reproduction par les espèces polycycliques (Méthodes..., 1968), car elle a connu une large diffusion. La production germinale d'une série de Copépodes et de Cladocères a été calculée sur cette base. Malheureusement pour décrire cette méthode, on a admis une série d'inexactitudes sur lesquelles il faut attirer l'attention. Sous la forme répandue (Méthodes..., 1968), le calcul de  $\bar{P}_g$ , par unité de temps s'exprime :

$$\bar{P}_g = \frac{W_{ov} \times NE}{D_q} \quad (165)$$

$W_{ov}$  étant le poids d'un oeuf ;  $D_q$ , la durée de l'embryogénèse ;  $N$ , le nombre d'individus adultes ;  $x$ , le rapport du nombre de femelles au nombre total d'animaux ;  $E$ , la fécondité moyenne des femelles\*. L'utilisation de la formule est basée sur l'hypothèse d'une absence de synchronisme de la ponte dans la population et sur son déroulement relativement régulier dans le temps. De notre point de vue, l'équation (165) est incorrecte, la valeur ( $X$ ) devant caractériser le rapport du nombre de femelles ovigères ( $N\text{♀}$ ) au nombre total d'individus, non pas de toute la population, mais seulement

\* Symboles substitués par ceux utilisés dans le présent travail.

de la fraction adulte, sinon cela n'a pas de sens biologique. Dans ce cas,  $\alpha NE$  caractérise le nombre total des oeufs dans la population à un moment déterminé et  $\alpha NE/D_q$ , la quantité d'oeufs émis par unité de temps. Si  $D_q$  est exprimé en jours,  $\alpha NE/D_q$  correspond alors au nombre moyen d'oeufs formés par jour, il en résulte que  $\alpha N$  caractérise le nombre de femelles ovigères dans la population, à un moment donné, puisque seules, les femelles ovigères produisent une matière germinale.

L'utilisation de la valeur  $D_q$  n'est acceptable que pour les espèces dont les femelles incubent les oeufs jusqu'à l'éclosion des larves, ce qui est le cas chez les Cladocères, Mysidacés, Amphipodes, Isopodes et Décapodes. On sait, cependant, que les représentants d'autres ordres comme les Anostracés, Phyllopoètes, Copépodes, Euphausiacés, etc... essaient dans le milieu extérieur leurs oeufs déjà parvenus aux premiers stades d'embryogénèse, après quoi, ils pondent une nouvelle fois. Dans ce cas, il est plus correct d'utiliser dans les calculs, non pas la durée de l'embryogénèse, mais celle de l'intervalle entre deux pontes successives, c'est-à-dire le cycle germinale ( $D_{ov}$ ). En principe, il conviendrait de prendre aussi cette valeur pour les espèces qui incubent leurs oeufs pendant toute la croissance embryonnaire, puisque l'émission d'une nouvelle ponte ne se produit pas immédiatement après l'éclosion des jeunes de la portée précédente, mais après un certain laps de temps au cours duquel les femelles muent. Mais étant donné que la valeur de  $D_{ov}$ , pour ces espèces, ne dépasse pas  $D_q$  de plus de 10 %, on peut tout à fait le négliger. En sachant cela, on peut présenter l'équation (165) de la manière suivante :

$$\bar{P}_g = \frac{W_{ov} N_f E}{D_{ov}} \quad (166)$$

$N_f$  est le nombre de femelles ovigères par unité de lieu ou d'habitat ;  $E$ , la fécondité moyenne des femelles ;  $W_{ov}$ , le poids d'un oeuf ;  $D_{ov}$ , l'intervalle de temps entre les pontes à une température correspondante à celle du bassin. La production germinale pour une période ( $\tau_{i+1} - \tau_i$ ) s'écrit alors :

$$\bar{P}_g = \frac{W_{ov} N_f E}{D_{ov}} (\tau_{i+1} - \tau_i) \quad (167)$$

à condition que les valeurs  $N_f$ ,  $E$  et  $D_{ov}$  restent suffisamment constantes. Si ces paramètres diffèrent au début et à la fin de la période, la production germinale se définit :

$$\bar{P}_g = \frac{\bar{P}_{gi} + \bar{P}_{gi+1}}{2} (\tau_{i+1} - \tau_i) \quad (168)$$

Dans cette équation,  $\bar{P}_{gi}$  et  $\bar{P}_{gi+1}$  sont les productions germinales du début et de la fin de la période.

En complétant la formule (166) avec la valeur de la teneur en calories de l'unité de poids des oeufs, nous obtenons les valeurs  $\bar{P}_g$  exprimées en unités énergétiques soit :

$$\bar{P}_g = \frac{N_f E W_{ov} K_{ov}}{D_{ov}} \quad (169)$$

On voit facilement que  $EW_{OV}$  et  $EW_{OV}K_{OV}$  correspondent au poids et à l'équivalent énergétique de la ponte, c'est-à-dire  $W_g$  et  $C_g$ . Comme cela a déjà été montré (chap.3), le rapport du poids de la ponte ou de son équivalent énergétique aux paramètres analogues des femelles ( $W_\varphi$  et  $C_\varphi$ ) (fécondité relative) est assez constant dans les limites de l'espèce et ne diminue que vers la fin du cycle vital des individus. Cependant, la plupart des individus ne vivent pas, dans la nature, jusqu'à leur âge maximum, tels les Crustacés planctoniques qui sont habituellement intensivement consommés. De la sorte, l'abaissement de la fécondité relative avec l'âge n'apparaît pratiquement pas.

En relation avec ces données, nous avons posé une nouvelle base de calcul, relativement simple pour la croissance germinale, en fonction de la fécondité relative des femelles ( $F_w$  et  $F_c$ ). Puisque  $W_g = F_w W_\varphi$  et  $C_g = F_c C_\varphi$ ,

$$\bar{P}_g = \frac{F_w W_\varphi N_\varphi}{D_{OV}} \quad (170)$$

$$\bar{P}_g = \frac{F_c C_\varphi N_\varphi}{D_{OV}} \quad (171)$$

$W_\varphi N_\varphi$  correspond à la biomasse des femelles incubantes et  $C_\varphi N_\varphi$  a sa valeur exprimée en unités énergétiques ( $B_g$ ). L'équation 171 s'obtient encore :

$$\bar{P}_g = \frac{F_c B_g}{D_{OV}} \quad (172)$$

Conformément à cette équation, on peut définir approximativement la production germinale des espèces d'après leur fécondité relative. Si l'on n'a pas les valeurs  $K_{OV}$ , on peut évaluer la production germinale à partir des valeurs  $F_w$  sur une base analogue. Pratiquement, il suffit pour un chercheur de choisir dans la population un groupe de n'importe quelle taille, et en pesant la ponte, de déterminer quelle fraction du poids de la femelle, elle représente. Pour des calculs préliminaires, on peut utiliser les valeurs  $F_w$  réunies dans le tableau 12 (chap. 3).

Nous avons établi une autre méthode de calcul de la production germinale sur la base de la relation entre la vitesse de la croissance germinale des Crustacés et le poids de leur corps (chap. 4, équation 85).

Dans la formule (169), la valeur  $E W_{OV} K_{OV}/D_{OV}$  correspond effectivement à la vitesse de la croissance germinale  $P_{OV}$ . Elle peut donc être représentée sous la forme :

$$\bar{P}_g = P_{OV} N_\varphi \quad (173)$$

Comme la vitesse de la croissance germinale diminue avec l'accroissement du poids ou de l'équivalent énergétique des femelles, on peut représenter l'équation (173) d'une manière plus correcte sous la forme :

$$\bar{P}_g = \sum_{i=1}^n N_{\varphi i} P_{Ovi} W_{\varphi i} \quad (174)$$

où  $N_{\varphi i}$  est le nombre de femelles ovigères d'un groupe de taille  $i$  ;  $P_{Ov}$  la vitesse de la croissance germinale de femelles d'un poids moyen pour le groupe déterminé. Les valeurs ( $P_{Ov}$ ), pour des femelles de poids différents, se définissent par les équations correspondantes (85, 92-100). Si ces données font défaut pour une certaine espèce, on peut utiliser les équations générales établies pour les différents groupes écologiques (tableau 17). La production exuviale au cours d'une période  $\tau_{i+1} - \tau_i$  se définit d'une manière analogue (168). Si la température moyenne pendant cette période est différente de celle à laquelle l'équation (84) a été calculée, on introduira dans le calcul une correction établie en fonction de la relation entre le  $Q_{10}$  de la température et  $D_{Ov}$  ou  $D_g$ .

Le calcul de  $\bar{P}_g$  sur cette base pour des femelles de l'Amphipode *Gammarus pulex* est représenté d'après les données de Welton (1979) dans le tableau 27. On voit facilement que la forme de calcul de  $\bar{P}_g$ , d'après l'équation (174), est analogue à celle des dépenses métaboliques de la population en fonction de la relation entre la vitesse de respiration et le poids des individus.

Pour des espèces monocycliques ne produisant qu'une seule ponte au cours de leur vie, on peut calculer la production germinale, lorsque l'émission de la ponte a lieu de façon suffisamment synchrone :

$$\bar{P}_g = \sum_{i=1}^n N_{\varphi i} \bar{E}_i W_{Ov} K_{Ov} \quad (175)$$

Dans cette formule  $N_{\varphi i}$  est le nombre de femelles ovigères d'une classe de taille  $i$  ;  $\bar{E}_i$ , la fécondité moyenne de ce groupe de femelles ;  $W_{Ov}$ , le poids d'un oeuf et  $K_{Ov}$  la réserve en calories des oeufs. Puisque les femelles ovigères d'espèces monocycliques sont, en règle générale, de tailles peu différentes, les calculs de  $\bar{P}_g$  s'en trouvent encore simplifiés :

$$\bar{P}_g = \bar{N}_{\varphi} \bar{E} W_{Ov} K_{Ov} \quad (176)$$

$\bar{N}$  est le nombre moyen de femelles incubantes ;  $\bar{E}$ , la fécondité moyenne des femelles de la population ;  $W_{Ov}$  et  $K_{Ov}$ , respectivement le poids et la réserve en calories des oeufs. Calculons, par exemple,  $\bar{P}_g$  pour des femelles de l'espèce monocyclique *Pontoporeia affinis* du lac Sud-Volos, d'après les données de Sementchenko (1980). Le nombre moyen de femelles ovigères, au début de la période de reproduction, est de 490 /m<sup>2</sup> ; la fécondité moyenne d'une femelle est de 18 oeufs, le poids sec d'un oeuf au moment de la ponte est de 0,0188 mg et sa réserve en calories est de 6,34 cal/mg de matière sèche. On peut facilement calculer la production germinale de cette espèce, soit 1050 cal/m<sup>2</sup>. Puisque la durée du développement embryonnaire de ce *Pontoporeia* dans le bassin mentionné est d'environ 115 jours ( $t = 2,4^{\circ} - 5,5^{\circ}C$ ), la valeur journalière de  $\bar{P}_g$  est égale à 9,13 cal/m<sup>2</sup>. Les calculs de production

Tableau 27

Calcul de la production germinale journalière d'une population de *Gammarus pulex* dans la rivière Dorset, le 21 mars 1972 (t = 7,8 °C).

Taille mm	Poids humide des femelles g	Vitesse de la crois- sance germinale P <sub>ov</sub> , cal.indiv. <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup> à 5°C, calculées selon (85).	Vitesse P <sub>ov</sub> à 7.8°C avec Q <sub>10</sub> = 4,15, P <sub>ov</sub> , cal. indiv. <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>	Nombre de femelles incubantes (N). ex. m <sup>-2</sup>	Production germinale P <sub>g</sub> = N P <sub>ov</sub> cal. m <sup>-2</sup> jour <sup>-1</sup>
6,3 - 7,2	0,0088	0,042	0,063	8	0,50
7,3 - 8,2	0,0129	0,058	0,086	-	--
8,3 - 9,2	0,0180	0,078	0,116	20	2,32
9,3 - 10,2	0,0242	0,102	0,152	16	2,43
10,3 - 11,2	0,0317	0,129	0,192	12	2,31
11,3 - 12,2	0,0405	0,160	0,238	4	0,95

$$\Sigma \bar{P}_g = 8,51 \text{ cal.M}^{-2} \text{ jour}^{-1}$$

germinale moyenne/jour pour la saison de ponte sont corrects, une partie des oeufs régulièrement perdue par les femelles dans le processus de ponte se déposant dans le bassin.

La production germinale des espèces polycycliques, dont les femelles forment une seule ponte par saison de reproduction, se calcule en faisant la somme des valeurs (175) ou (176) pour chaque saison, en relation avec la série de tailles des femelles de la population. La plupart des Décapodes Reptantia appartiennent à cette catégorie : écrevisses, crabes, homards, langoustes, nombre d'entre eux ayant une valeur commerciale. Un exemple de calcul de la production germinale de l'écrevisse *Astacus astacus* (lac Biarjoukas en Lithuanie) est donné dans le tableau 28). Il a été établi d'après les données de Tsoukerzis et al. (1971) concernant le nombre et la structure d'âges de cette population.

D'autres bases de calcul de la production germinale sont possibles. Tourpaeva et Galperine (1980, a et b) ont défini la production germinale de balanes, en partant de la balance énergétique de la population :

$$\bar{P}_g = A - (T + \bar{P}_s - \bar{P}_{ex}) \quad (177)$$

A étant l'énergie fournie par l'assimilation de la nourriture par la population ; T, les dépenses métaboliques ;  $\bar{P}_s$  et  $\bar{P}_{ex}$ , respectivement les productions somatique et exuviale. Sans rejeter cette conception, nous considérons qu'elle n'est utile que pour des évaluations très approximatives de  $\bar{P}_g$ , la part de la dernière production n'étant relativement pas élevée dans la balance énergétique de la population, tandis que les paramètres des dé-

penses métaboliques et de l'énergie apportée par l'assimilation varient dans de larges proportions en fonction de l'assortiment complexe des facteurs du milieu.

Comme chez tous les Crustacés les actes de rejet des oeufs ou des exuvies sont séparés par des intervalles de temps, les principes du calcul de la production exuviale sont tirés dans les grandes lignes des principes de détermination de la production germinale. Il faut pourtant s'arrêter sur ce sujet d'une manière plus précise, car de graves erreurs de méthode ont été commises dans une série de travaux sur la production exuviale.

Pour les espèces, chez lesquelles existe un synchronisme entre la mue et l'âge, la production exuviale par saison est égale à la somme des valeurs pour une cohorte d'âges différents :

$$\bar{P}_{ex} = \alpha_1 W_1 K_{ex} N_1 + \alpha_2 W_2 K_{ex} N_2 + \dots + \alpha_i W_i K_{ex} N_i \quad (178)$$

Dans cette équation  $\alpha_1, \alpha_2 \dots \alpha_i$  sont les rapports du poids de l'exuvie au poids du corps après la 1<sup>è</sup>, 2<sup>è</sup> ... i - mues ;  $K_{ex}$ , la réserve en calories des exuvies ;  $N_1, N_2 \dots N_i$  et  $W_1, W_2, \dots W_i$ , respectivement le nombre et le poids des individus d'une cohorte d'âges déterminés aux mues correspondantes. Pour de tels calculs, on doit tenir compte du fait que les mâles et les femelles d'une même classe d'âges peuvent avoir un nombre différent de mues au cours d'une saison et aussi des valeurs inégales de leur poids relatif et de la réserve en calories de leurs exuvies. On peut déterminer, d'après l'équation (178), la production exuviale de Décapodes tels que les écrevisses, les crabes, les homards où les langoustes dont les individus

**Tableau 28**

**Calcul de la production germinale d'une population d'écrevisses *Astacus astacus*, pendant la saison de ponte, dans le lac Biajourkas (surface : 1,2 ha).**

Age (années)	Nombre de ♀ incubantes (N)	Poids humide moyen d'une ♀, g	Fécondité moyenne d'une ♀ (E).	Poids sec d'un oeuf ( $W_{ov}$ ), mg.	Teneur en calories de la matière sèche d'un oeuf. Kg, cal.mg <sup>-1</sup>	Production gen. du bassin. $\bar{P}_g = N \cdot W_{ov} \cdot K_g$ kcal.
4	423	20	108	4,96	6,18	1400,3
5	210	35	186	4,96	6,18	1197,3

$$\Sigma \bar{P}_g = 2597,6 \text{ kcal.}$$

Tableau 29

Calcul de la production exuviale de la fraction pubère d'une population d'écrevisses *Astacus astacus*, en période de croissance dans le lac Biajourkas (15.V - 15.IX).

Age (années)	N° d'ordre des mues	Nombre total d'individus (N).	Poids sec (corps) g.	Poids sec (exuvies) ( $W_{ex}$ ), g.	Teneur en calories, matière sèche des exuvies ( $W_{ex}$ ). kcal.g <sup>-1</sup>	Production exuviale du bassin. $\bar{P}_{ex} = N W_{ex} K_{ex}$ (kcal.)
Mâles						
4	1	330	4,46	1,668	1,35	742,5
	2	330	7,58	2,835	1,35	1263,9
5	1	312	7,58	2,835	1,11	982,8
	2	312	12,27	4,589	1,11	1588,1
6	1	76	15,05	5,630	1,11	475,0
7	1	2	17,84	6,672	1,11	14,8
Femelles						
4	1	423	4,46	1,980	1,11	930,6
5	1	210	7,81	3,460	1,11	806,4

$$\Sigma \bar{P}_{ex} = 6804 \text{ kcal.}$$

mâtures ne muent pas plus de 2-3 fois par saison. Un exemple de ce calcul est donné dans le tableau 29 pour l'écrevisse *Astacus astacus* du lac Biajourkas (Lithuanie).

La production exuviale des Copépodes peut être aussi déterminée sur cette base. Comme on le sait (Ivanova, 1979), les courbes de croissance des Copépodes de différentes espèces se ressemblent, si on utilise, au lieu des valeurs absolues du poids du corps, à différents stades de développement, leur pourcentage par rapport au poids des individus définitifs (tableau 5). En ayant admis que le rapport du poids de l'exosquelette rejeté au poids de l'individu reste constant à tous les stades de développement chez ces Crustacés, il est facile de calculer le poids total de toutes les exuvies rejetées pendant la période nauplienne, soit  $3,2 \alpha W_n$  ( $\alpha$  étant  $W_{ex}/W$ ;  $W_n$ , le poids final des nauplii de Copépodes). La valeur totale du poids des exuvies rejetées pendant la phase copépodite est de  $2,3 \alpha W_k$ , où  $W_k$  est le poids final des copépodites. Pour des calculs plus avancés, on peut sans faire une lourde erreur, prendre la valeur  $W_n$  comme égale au poids initial des Copépodites et  $W_k$ , comme le poids initial des adultes. Ainsi, on établit dans

une population de Copépodes, la quantité moyenne de matière exuviale rejetée par les nauplii et par une unité de temps :

$$\bar{P}_{ex} = \frac{3,2 \alpha W_n N_n}{D_n} \quad (179)$$

$N_n$  étant le nombre de nauplii à un moment donné,  $D_n$  la durée de la période nauplienne à une température donnée. Pour les copépodites, on a :

$$\bar{P}_{ex} = \frac{2,3 \alpha W_k N_k}{D_k} \quad (180)$$

$N_k$  étant le nombre de copépodites ;  $D_k$ , la durée de la phase copépodite. La somme des valeurs obtenues par les formules (179) et (180), c'est-à-dire la production exuviale de toute la population de Copépodes, puisque les adultes, comme on le sait, ne muent plus, s'inscrit sous la forme :

$$\bar{P}_{ex} = \left( \frac{3,2 \alpha W_n N_n}{D_n} + \frac{2,3 \alpha W_k N_k}{D_k} \right) (\tau_{i+1} - \tau_i) \quad (181)$$

Dans cette équation, les valeurs  $D_n$  et  $D_k$  doivent être rapportées à celles de la température moyenne pendant la période ( $\tau_{i+1} - \tau_i$ ).

**Tableau 30**

**Calcul de la production exuviale des Cyclops du lac Drisviati et des Epishures du lac Baikal.**

Stade de développement	Poids humide (w), mg	Nombre (N) mil.ex.M <sup>-2</sup>	Durée du stade, jours	Production exuviale pendant $\Delta\tau$ *, selon (179) et (180), mg mat. sèche/m <sup>2</sup> .
CYCLOPS				
Nauplii copépodites	0,0008	68,3	10,2	43,9
	0,0017	48,2	12,8	37,6
				$\Sigma \bar{P}_{ex} = 81,5 \text{ mg/m}^2$
EPISHURA BAIKALENSIS				
Nauplii copépodites	0,0055	54,2	90	159,0
	0,051	12,5	90	245,0
				$\Sigma \bar{P}_{ex} = 404,0 \text{ mg/m}^2$

\* la durée de la période est de 26,6 jours pour les Cyclops et de 150 jours pour les Epishures.  $\alpha = 0,1..$

En disposant de données sur la teneur en calories de la matière exuviale, on exprime facilement  $\bar{P}_{ex}$  en unités énergétiques. Des exemples du calcul de  $\bar{P}_{ex}$  pour plusieurs espèces de Copépodes sont reportés dans le tableau 30. Pour ces calculs, le poids relatif des exuvies est estimé à 10 % du poids des Crustacés.

Cependant, pour une majorité de Crustacés, le nombre de mues au cours du cycle vital n'est pas rigoureusement constant et les croissances pondérales peuvent être considérablement différentes au cours d'intermues déterminées. La production exuviale par unité de temps est calculée, pour de telles espèces, de la façon suivante :

$$\bar{P}_{ex} = \frac{\alpha \bar{W} N K_{ex}}{D_{ex}} \quad (182)$$

formule dans laquelle  $\bar{W}$  est le poids moyen des individus de la population ;  $\alpha$ , le rapport entre le poids de l'individu et celui de l'exuvie ;  $N$ , le nombre des individus et  $D_{ex}$ , la durée moyenne des intermues,  $K_{ex}$  restant la teneur en calories de la matière exuviale. Les valeurs  $D_{ex}$  varient chez les Crustacés en fonction de leur poids et peuvent être différentes chez les mâles et les femelles ovigères de même taille, ce qui n'est pas toujours pris en compte. Comme on l'a déjà dit (chap. 1), dans certains cas, les valeurs de  $K_{ex}$  et  $\alpha$  ne semblent pas stables non plus. Avec la formule (182), on ne peut donc obtenir que des valeurs approchées de la production exuviale, mais elles sont très suffisantes pour une évaluation approximative de  $\bar{P}_{ex}$ .

Pour une définition plus précise, on peut utiliser l'expression :

$$\bar{P}_{ex} = \frac{\sum_{i=1}^n \alpha_i W_i N_i K_{ex}}{D_{exi}} \quad (183)$$

où  $W_i$  est le poids des individus d'un groupe de taille  $i$  ;  $D_{exi}$ , la durée des intermues chez les individus de ce groupe à la température correspondante ;  $N_i$ , le nombre de ces individus,  $K_{ex}$  et  $\alpha_i$  étant respectivement la teneur en calories de la matière exuviale et le rapport entre le poids des exosquelettes et celui du corps pour les individus du groupe  $i$ .

Si les valeurs  $\alpha$ ,  $K_{ex}$  et  $D_{ex}$  sont différentes pour les mâles et les femelles, on doit calculer leur production séparément. La production exuviale totale de la population est alors égale à la somme de celles des deux sexes. La production exuviale pendant la période ( $\tau_{i+1} - \tau_i$ ) se calcule d'une manière analogue (168).

On voit facilement que les calculs de  $\bar{P}_{ex}$ , conformément à l'équation (182) sont comparables à la détermination de la production germinale, d'après la base de calcul (166) qui a une assez large application en hydrobiologie. On peut, cependant, dans certains cas, faire une erreur en appliquant cette méthode. Tourpaeva et Galperine (1980, b) calculaient la production exuviale journalière du Balane *Balanus improvisus* par la formule :

$$\bar{P}_{ex} = \alpha \bar{W} K N \quad (184)$$

dans laquelle  $K$  est la teneur en calories du corps des balanes ;  $N$ , leur nombre.

Tableau 31

Calcul de la production exuviale journalière d'une population de *Gammarus pulex* dans la rivière Dorset au 21 mars 1972 (t = 7,8 °C).

Long. corps mm	Poids sec moyen corps, mg.	Vitesse de crois- sance exuviale à 20°C (selon 138), $I_{ex}$ , cal./ind <sup>-1</sup> x jour <sup>-1</sup>	Vitesse de crois- sance exuviale à 7,8 °C avec $Q_{10} =$ 2,24. $I_{ex}$ , cal. x ind <sup>-1</sup> / jour <sup>-1</sup>	Nombre d'individus N, ex. M <sup>-2</sup> .	Production exuviale $\bar{P}_{ex} = I_{ex} N$ , cal. M <sup>-2</sup> x jour <sup>-1</sup>
Juvéniles, mâles et femelles sans oeufs.					
1,3—2,2	0,048	0,006	0,002	314	0,63
2,3—3,2	0,168	0,014	0,005	144	0,72
3,3—4,2	0,394	0,026	0,009	114	1,06
4,3—5,2	0,755	0,042	0,015	127	1,91
5,3—6,2	1,277	0,061	0,022	85	1,85
6,3—7,2	1,984	0,084	0,030	74	2,22
7,3—8,2	2,900	0,111	0,040	38	1,51
8,3—9,2	4,051	0,141	0,050	34	1,71
9,3—10,2	5,455	0,176	0,063	28	1,76
10,3—11,2	7,135	0,214	0,076	16	1,22
11,3—12,2	9,112	0,255	0,091	3	0,27
12,3—13,2	11,41	0,301	0,108	3	0,32
Femelles ovières					
6,3—7,2	1,984	0,084	0,030	8	0,24
7,3—8,2	2,900	0,111	0,040	—	—
8,3—9,2	4,051	0,141	0,050	20	1,01
9,3—10,2	5,455	0,176	0,063	16	1,01
10,3—11,2	7,135	0,214	0,076	12	0,92
11,3—12,2	9,112	0,255	0,091	4	0,36

$$\Sigma \bar{P}_{ex} = 18,75 \text{ cal. M}^{-2} \text{ jour}^{-1}$$

Cette formule n'est exacte que dans le cas où  $D_{ex}$  est égal à une journée. En réalité, la durée des intermues chez les Balanes, pour des températures voisines de 20°C, varie entre 3 et 5 jours (Kouznetzova, 1974). En conséquence, les valeurs de la production exuviale chez les Balanes seront sur-estimées entre 3 et 5 fois.

Si l'on tient compte que, dans l'équation (183), l'expression de forme  $a_i \bar{W}_i K_{exi}/D_{exi}$  apparaît effectivement comme la vitesse de la croissance exuviale d'individus de poids  $W_i$ , nous obtenons :

$$\bar{P}_{ex} = \sum_{i=1}^n I_{exi} N_i \quad (185)$$

ce qui permet de calculer la production exuviale d'une population de Crustacés par unité de temps et en fonction de leur croissance exuviale.

On calcule les valeurs  $I_{ex}$  pour des Crustacés de groupes de tailles différentes d'après les équations (107-133) et, en l'absence de ces équations, on peut utiliser, pour une quelconque espèce, les équations générales étendues à la classe des Crustacés (138, 139).

Au cas où les valeurs empiriques  $\alpha$ ,  $D_{ex}$ ,  $K_{ex}$  feraient défaut, on peut définir  $I_{ex}$  par les équations qui établissent la relation entre la vitesse de la croissance exuviale et le poids des individus de l'espèce étudiée (138). Si la température pour la période  $\tau_{i+1} - \tau_i$  est différente de celle pour laquelle on a pu établir l'équation de relation entre  $I_{ex}$  et  $W$ , on devra apporter, pour la valeur de  $\bar{P}_{ex}$ , une correction de température correspondante que l'on calculera d'après le coefficient  $Q_{10}$  de l'accélération de  $I_{ex}$  ou  $D_{ex}$ . Nous donnons un exemple du calcul de production exuviale journalière, établi sur ce principe pour une population d'Amphipodes *Gammarus pulex* (tableau 31).

On a de cette manière la possibilité de choisir entre plusieurs bases de calcul et moyens pour déterminer la production germinale et exuviale. Ils peuvent être utilisés pour modéliser la production de matière rejetée au cours de l'existence et permettre l'analyse comparative de  $\bar{P}_g$  et  $\bar{P}_{ex}$ , obtenus par différentes méthodes. Cela permet d'évaluer avec sérieux le rôle de cette matière rejetée, de leur vivant, par les animaux dans les écosystèmes aquatiques.

## VALEURS DES PRODUCTIONS GERMINALE ET EXUVIALE ; FACTEURS QUI LES DÉTERMINENT.

Les productions germinale et exuviale de populations particulières de Crustacés se définissent par plusieurs méthodes mais, le plus souvent, à l'aide des équations (165) et (182). Jusqu'à présent, les données obtenues sur les valeurs de  $\bar{P}_g$  ou  $\bar{P}_{ex}$  n'ont pu être généralisées, parce que les différentes unités dans lesquelles elles sont exprimées sont, dans une certaine mesure, un obstacle. Dans un souci d'unification, nous avons réduit les in-

formations recueillies dans la littérature à une seule forme d'expression : les valeurs journalières moyennes (pour la saison de reproduction, de croissance germinale ou de production exuviale) par  $m^2$  de fond pour les formes benthiques ou de surface pour les formes planctoniques. Les valeurs des équivalents énergétiques de  $\bar{P}_G$  et  $\bar{P}_{ex}$  donnent ainsi une bonne représentation du rôle de la production germinale et exuviale dans les processus de transformation de l'énergie à l'intérieur des écosystèmes aquatiques. Pour les calculs, en unités d'énergie, nous avons été obligés, dans certains cas, d'utiliser les valeurs de la réserve en calories des oeufs ou exuvies, obtenues par d'autres chercheurs sur des espèces déterminées ou systématiquement proches (tableaux 1 et 2). D'une manière générale, nous avons transcrit toutes ces données sans y introduire de corrections.

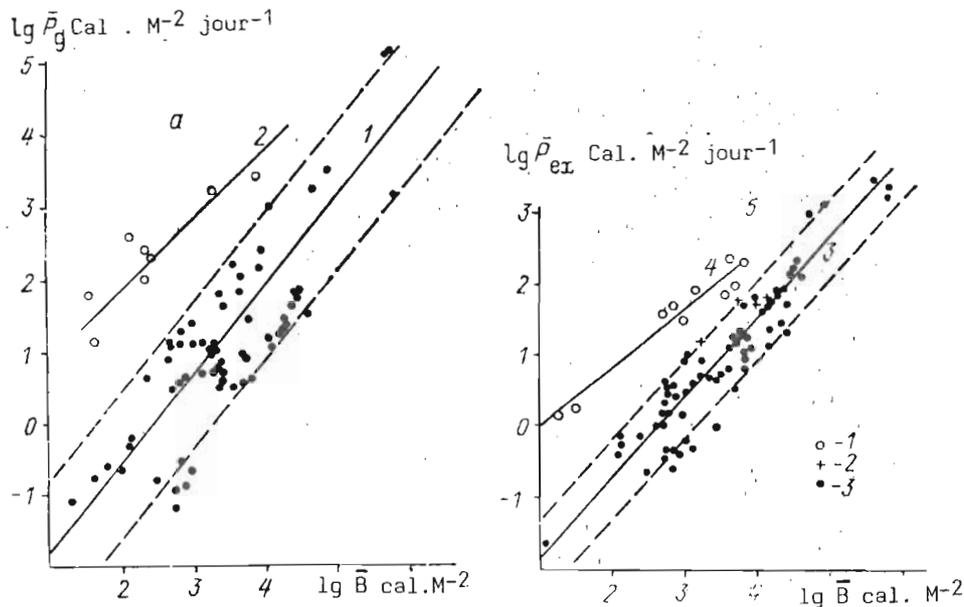
Toutefois, pour le balane *Balanus improvisus*, nous avons cru nécessaire de revoir les calculs de  $\bar{P}_G$  et  $\bar{P}_{ex}$ , établis par Iourpaeva et Galperine (1980, b). Pour l'Amphipode *Gammarus pulex*, nous avons déterminé la production germinale et exuviale sur la bases des résultats de Welton (1979), d'après la structure de la population et les équations établissant la relation entre  $P_{ov}$  et  $I_{ex}$  en fonction du poids (86 et 138), selon les méthodes de calcul indiquées dans les tableaux 27 et 31. Pour *Cyclops* et *Epishura baikalensis*, les valeurs  $\bar{P}_G$  ont été définies par l'équation (181).

Les résultats concernant les valeurs journalières moyennes de  $\bar{P}_G$  et  $\bar{P}_{ex}$  chez les Crustacés sont indiqués dans les tableaux 32 et 33. Ces résultats, rapportés à la biomasse moyenne de la population pour une saison, sont représentés sous forme graphique dans la figure 42. Nous avons pensé qu'il était possible de représenter, non seulement les valeurs journalières moyennes de  $\bar{P}_G$  et de  $\bar{P}_{ex}$  pour des espèces pendant leur saison de reproduction ou de croissance, mais aussi les données pour des générations, biotopes ou mois particuliers, etc. Pour caractériser des vitesses momentanées des productions germinale et exuviale, on a indiqué les valeurs moyennes des coefficients de  $\bar{P}_G/\bar{B}$  et  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$ , où  $\bar{B}$  est la biomasse moyenne pendant la saison de reproduction. Leurs valeurs journalières correspondent à la conception de production spécifique telle qu'elle a été définie pour la première fois par V.E. Zaika (1971), à propos de la production somatique des Invertébrés. Pour calculer  $\bar{P}_G/\bar{B}$ , il nous a semblé plus exact d'utiliser la biomasse, non pas des femelles, mais de la population toute entière, puisque dans les populations bissexuées la proportion des mâles limite, dans certains cas, la vitesse de la reproduction.

Dans le tableau 32, on peut constater que les valeurs de la production germinale des Crustacés varient entre de vastes limites de  $0.08 \text{ cal.M}^{-2} \text{ jour}^{-1}$  chez le Notostracé *Lepidurus apus*, jusqu'à  $159\,700 \text{ cal.M}^{-2} \text{ jour}^{-1}$  chez le balane *Balanus improvisus*. Pour cette dernière valeur d'ailleurs, il convient d'être prudent, parce qu'elle est obtenue non pas par un calcul direct, mais par une méthode de modélisation mathématique de la balance énergétique de la population. Dans la majorité des cas, les valeurs de  $\bar{P}_G$  se maintiennent entre 1 et  $50 \text{ cal.M}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ . Les valeurs des coefficients  $\bar{P}_G/\bar{B}$  sont de 0,001-0,020 pour la plupart des espèces. Seuls les Cladocères *Chydorus sphaericus* et *Daphnia cucullata* ont des coefficients  $\bar{P}_G/\bar{B}$  très élevés, atteignant 1-1,5. Il découle de tout ceci que la production germinale d'espèces déterminées est d'environ 100 fois supérieure à la biomasse moyenne pendant la saison végétative (qui dure environ 4 à 5 mois, dans les bassins aquatiques de la zone tempérée). Il est certain que le rythme de reproduction est remarquable chez les Cladocères où la proportion de femelles parthénogénétiques et ovigères peut atteindre, dans ces populations, 90 % (Babitski, 1976). Il faut donc tenir compte de cette large participa-

tion des pontes de Cladocères, par rapport à celles des autres Crustacés, et de leur fécondité relative, exprimée en unités énergétiques, atteignant dans certains cas 70-80 % (tableau 12). Cependant même avec ces considérations, les valeurs journalières  $\bar{P}_g/\bar{B}$  qui, pour ce groupe défini de Crustacés, atteignent 1,0-1,5 semblent excessives. Il est plus normal d'admettre que ce paramètre est de 0,2-0,3 chez les Cladocères, ce qui justement découle des valeurs  $\bar{P}_g/\bar{B}$ , calculées d'après la fécondité relative.

On a aussi montré chez une autre espèce, hermaphrodite, le Cirripède, *Balanus improvisus*, que les valeurs  $\bar{P}_g/\bar{B}$  se tiennent entre 0,246 et 0,336.



**Figure 42** : Relation entre la production journalière moyenne germinale (a), exuviale (b) des Crustacés et la biomasse moyenne de la population : 1 - Cladocères (printemps-été) ; 2 - Cladocères (hiver) ; 3 - autres Crustacés. Droites continues 1, 2, 3, 4 : droites de régression des équations 187, 188, 189, 190 ; en tirets : limites de l'écart  $\pm 3\sigma$  des droites 1 et 3.

Pour les espèces bissexuées, les valeurs  $\bar{P}_g/\bar{B}$  sont effectivement inférieures à celles des Cladocères et des Cirripèdes, ce qui est dû à la réduction du nombre de femelles ovigères dans la population. Ce paramètre est particulièrement bas chez les écrevisses, du fait que pendant la saison de reproduction (jusqu'à 8 mois), les femelles ne portent qu'une seule ponte. Il est intéressant de noter que chez l'Amphipode monocyclique *Pontoporeia affinis*, les valeurs  $\bar{P}_g/\bar{B}$  sont comparables à celles des Amphipodes polycycliques.

Tableau 32

## Production germinale de quelques Crustacés.

Espèces, bassins.	Saison où est définie la production germinale.	$\bar{P}_g$ (pour la saison). cal.M. <sup>-2</sup> jour <sup>-1</sup>	$\bar{P}_g/\bar{t}$ (val. moy. jours) pour la saison	Auteurs des données
<i>Artemia salina</i> Liman de Kouialnits	juin	1365	0,0022	Makarov, Litovskaia 1978.
<i>Parartemia zieziana</i> Lac Pink-Leik	novembre, 1973 octobre, 1975	23,4	0,0076	Marchant, Williams, 1977.
Lac Kandeir	novembre, 1973 mars, 1975	1,52	0,0021	idem.
<i>Lepidurus apus</i> Etang de pisciculture.	juin	0,16	0,0038	Sadirine, Khakimouline, 1981.
	juin	0,46	0,0037	idem
	juin	0,54	0,0038	idem
	juin	0,24	0,0037	idem
	juin	7,86	0,0037	idem
	juin	0,08	0,0037	idem
<i>Daphnia longispina</i> Lac Santo	juin-août	12,8	0,097	Di Cola et al., 1978
<i>Polyphemys pediculus</i> Bassins de retenue, piscicole.	juin	1583	0,78	Boutorina, 1975
<i>Daphni cucullata</i> Lac Narotch	mai-octobre	208	0,69	Babitski, 1976
Lac Miastro	mai-octobre	159	0,39	idem
Lac Batorino	mai-octobre	105	0,44	idem
<i>Chydorus sphaericus</i> Lac Narotch	mai-octobre	14,0	0,29	idem
Lac Miastro	mai-octobre	64,3	1,53	idem
Lac Batorino	mai-octobre	264	1,05	idem
<i>Bosmina coregoni</i> Lac Batorino	juin	4251*	0,49	idem

Suite du tableau 32

Espèces, bassins.	Saison où est définie la production germinale.	$P_g$ (pour la saison cal.M. $-2 \text{ jour}^{-1}$ )	$\frac{P_g}{B}$ (val. moy. jours) pour la saison	Auteurs des données
<i>Mesocyclops leikarti</i>				
<i>M. oithonoides</i>				
Lac Narotch	mai-octobre	68,4	0,027	Babitski, 1976
Lac Miastro	mai-octobre	41,6	0,015	idem
Lac Batorino	mai-octobre	23,1	0,024	idem
<i>Eudiaptomys graciloides</i>				
Lac Narotch	mai-octobre	16,4	0,0079	idem
Lac Miastro	mai-octobre	9,8	0,0052	idem
Lac Batorino	mai-octobre	5,5	0,0037	idem
<i>Daphnia longispina</i>				
Lac Iachilkoul	mai-juin	1296*	0,149	Pardaev, 1979
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>				
Lac Iachilkoul	mai-juin	1257*	0,052	idem
<i>Eurycercus lamellatus</i>				
Lac Iachilkoul	mai-juin	1995*	0,024	idem
<i>Epishura baikalensis</i>				
Lac Baikal	février-juin	6,8	0,0028	Afanasseva, 1977
<i>Limnocalanus macrurus</i>				
Lac Ichar	1969	0,06	0,00011	Rigler et al., 1974
	1970	0,16	0,00054	idem
	1971	0,11	0,00016	idem
	1972	0,11	0,00019	idem
<i>Balanus glandula</i>				
Littoral de la Colombie britannique.	toute l'année	2850	0,037	Wu, Lewings, 1979.
<i>B. improvisus</i>				
Mer d'Azov				
faible densité		159700	0,246	Tourpaeva, Galperine, 1980
forte densité		144700	0,336	idem

Suite et fin du tableau 32

Espèces, bassins.	Saison où est définie la production germinale.	Pg (pour la saison), cal. M. -2 jour-1	$\frac{Pg}{\sqrt{t}}$ (val. moy. jours) pour la saison	Auteurs des données
<i>Gammarus pulex</i> Rivière Dorset	toute l'année	27,8	0,0015	Welton, 1979
<i>G. pseudolimnaeus</i> Rivière Kredit- Rivière	mars-juin avril-août	3,6 4,6	0,0014 0,0018	Marchant, Hynes, 1981 idem
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Lac Otradno	mai-septembre	12,2	0,018	Mitskevitch, 1980
<i>Corofium volutator</i> fjord Kolbeck	mai-août	4,8	0,0023	Birklund, 1977
<i>Pontoporeia affinis</i> Lac Sud-Volos	novembre-avril	9,1	0,0045	Sementchenko, 1980
<i>Hyatella azteca</i> Lac Marion				
- faible prof.	20 mai- 16 oct.	2,6	0,00074	Mathias, 1971
- prof. moyenne	20 mai- 16 oct.	2,6	0,0012	idem
- grande prof.	20 mai- 16 oct.	0,20	0,0017	idem
<i>Crangonyx richmodensis occidentalis</i> Lac Marion				
- faible prof.	20 mai- 16 oct.	0,20	0,00020	idem
- grande prof.	20 mai- 16 oct.	0,25	0,00036	idem
<i>Astacus astacus</i> Lac Biarjoukas	novembre-juin	0,90	0,00034	Résultats personnels ; Tsoukerzis et al., 1971

\* Maximales pour la saison.

Tableau 33

## Production exuviale de quelques Crustacés.

Espèces, Bassins.	Saison où est définie la production exuviale.	P <sub>ex</sub> (pour la saison). cal.M <sup>2</sup> jour <sup>-1</sup>	P <sub>ex/B</sub> Val. moy. jours pour la saison	Auteurs des données
<i>Parartemia zitziana</i> Lac Pink-Leik	novembre 1973	10,8	0,0035	Marchant, Williams, 1977
Lac Kandeir	octobre 1975 novembre 1973 mars 1975	0,96	0,0013	idem
<i>Triops cancriformis</i> Etang de pisciculture	juin	14,9	0,0010	Goloubev, 1981
<i>Daphnia ambigua</i> Etang de pisciculture	toute l'année	69,5	0,0210	Chi-Hsiang-Lei, Armitage, 1980
<i>Epishura baikalensis</i> Lac Baikal	février-juin	1,07	0,00044	Afanasseva, 1977
<i>Cyclops</i> sp. Lac Drisviati	août	1,45	0,0028	Méthodes... 1968
<i>Limnocalanus macrurus</i> Lac Tchar	1969 1970 1971 1972	0,41 0,23 0,47 0,43	0,00071 0,00080 0,00065 0,00075	Rigler et al., 1974 idem idem idem
<i>Balanus improvisus</i> Mer d'Azov - faible prof.	été	2267	0,0035	Tourpaeva, Galperine, 1980.
- grande prof.	été	2753	0,0064	idem
<i>B. glandula</i> Littoral de Colombie britannique.	toute l'année	1145	0,015	Wu, Lewings, 1979.

## Suite du tableau 33

Espèces, bassins.	Saison où est définie la production exuviale.	P <sub>ex</sub> (pour la saison). cal.M. <sup>-2</sup> . jour <sup>-1</sup>	P <sub>ex/B</sub> Val. moy. jours pour la saison	Auteurs des données
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Lac Otradno	avril-novembre	5,12	0,0034	Mitskevitch, 1980
<i>Gammarus pulex</i> Rivière Dorset	toute l'année	83,5	0,0045	Welton, 1979
<i>Hyatella azteca</i> Lac Marion	20 mai-16 oct.			
- faible prof.	idem	9,1	0,0056	Mathias, 1971
- prof. moyenne	idem	4,6	0,0020	idem
- grande prof.	idem	0,42	0,0036	idem
<i>Crangonyx richmodensis occidentalis</i> Lac Marion				
- faible prof.	20 mai-16 oct.	0,42	0,00045	idem
- grande prof.	20 mai-16 oct.	0,29	0,00042	idem
<i>Nyctiphanes australis</i> Baie de Stormbie	toute l'année	10,1	0,0089	Ritz, Hosie, 1982
<i>Meganyctiphanes norvegica</i> Golfe du St Laurent	juin	9,4	0,0015	Sameoto, 1976
<i>Thysanoëssa inermis</i> Golfe du St Laurent	juin septembre	5,4 0,60	0,0018 0,0006	idem idem
<i>T. raschii</i> Golfe du St Laurent	juin septembre décembre	10,4 51,8 28,0	0,0016 0,0020 0,0014	idem idem idem
<i>Euphausia pacifica</i> Zone nord de l'océan Pacifique.	toute l'année	8,2	0,0087	Goloubev, 1977
<i>E. Superba</i> Antarctique	toute l'année	2,47	0,00049	Ikeda, Dixon, 1982

Suite et fin du tableau 33

Espèces, bassins.	Saison où est dé- finie la produc- tion exuviale.	$\bar{P}_{ex}$ (pour la saison). cal. M. <sup>2</sup> jour <sup>-1</sup>	$\bar{P}_{ex} / \bar{B}$ val. moy. jours pour la saison	Auteurs des données
<i>Astacus astacus</i> Lac Biarjoukas	mai-septembre	4,4	0,0017	Goloubev, 1981
<i>Rhithropanopeus</i> <i>harrisu</i> Mer d'Azov	juin-septembre	1580	0,0024	Ichougai et al., 1981
<i>Carcinus maenas</i> Fjord Goulmar	toute l'année	0,76	0,0057	Eriksson, Edlung, 1977

Dans les limites des espèces étudiées, on peut attendre des corrélations positives entre les valeurs journalières moyennes  $\bar{P}_g$  et la biomasse des populations, de même qu'entre les variations saisonnières de  $\bar{P}_g/\bar{B}$  et la température du bassin. Les équations empiriques entre la vitesse de production des oeufs et l'élévation de la température, dans les limites de tolérance, ont été proposées (Mac Laren et Corkett, 1981) pour divers Crustacés. Toutefois, on ne peut pas les appliquer à des populations naturelles puisque la température agit non seulement sur la fréquence des pontes, mais aussi sur la taille des femelles, ce qui à son tour influence la fécondité. Pour d'autres espèces, on a établi un rapport quantitatif entre l'alimentation et la vitesse de production des oeufs (Checkley, 1980). La faible quantité des résultats ne permet pas de juger des rapports de  $\bar{P}_g/\bar{B}$  avec les facteurs trophiques du bassin. Ainsi, pour un groupe de Cladocères et de Copépodes, vivant dans un lac mésotrophique (lac Narotch), eutrophique (lac Miastro) et largement eutrophique (lac Batorino), aucune relation entre  $\bar{P}_g/\bar{B}$  et le gradient trophique n'a pu être mise en évidence.

Il existe dans la totalité de la classe des Crustacés, une relation positive et précise entre les valeurs de la production germinale moyenne et journalière et la biomasse de la population (fig. 42,a), bien que la dispersion des points empiriques puisse être, dans certains cas, de l'ordre de 1,5. Cette dispersion est provoquée, dans une large mesure, par la disparité des femelles dans la population, par des différences de température au cours de la période de reproduction, par l'allongement de l'incubation, etc. Ce dernier paramètre, comme on l'a vu précédemment, est corrélé au poids des oeufs (fig. 18) et à la taille des individus. Les valeurs  $\bar{P}_g$  correspondent sur le graphique  $\lg \bar{P}_g - \lg \bar{B}$  à une seule droite de régression. Seules, quelques espèces de Cladocères font exception. Pour elles, les va-

leurs  $\bar{P}_g$  se disposent au-dessus du massif commun de points. On peut établir, de la sorte une relation fonctionnelle entre  $\bar{P}_g$  et  $\bar{B}$ , qui sera transcrite par une équation parabolique :

$$\bar{P}_g = a \bar{B}^k \quad (186)$$

et sous une forme chiffrée :

$$\bar{P}_g = 0,00105 \bar{B}^{1,165} \quad (187)$$

Dans cette équation,  $\bar{P}_g$  est la production germinale moyenne pour la saison de reproduction (cal. M.<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup>) ;  $\bar{B}$ , la biomasse moyenne de la population (cal.M<sup>-2</sup>).

Nous avons utilisé, pour le calcul de  $\bar{P}_g$  par l'équation (187), 58 valeurs de  $\bar{P}_g$  chez 22 espèces différentes de Crustacés. Les limites de variation de  $\bar{B}$  s'établissent entre 4,7 et 648 000 cal.M<sup>-2</sup>, c'est-à-dire qu'elles peuvent différer de 5 ordres de grandeur. Le coefficient de corrélation entre  $\lg \bar{P}_g$  et  $\lg \bar{B}$  est égal à 0,843 pour l'équation (187) ;  $\sigma k = \pm 0,094$  et  $\sigma \lg a = \pm 0,692$ . La plupart des valeurs empiriques de  $\bar{P}_g$  s'entassent dans les limites de  $\pm 3 \sigma \lg a$  de part et d'autre de la droite d'équation (187).

Une équation analogue peut-être posée pour les Cladocères :

$$\bar{P}_g = 0,764 \bar{B}^{0,964} \quad (188)$$

$r = 0,964$  ;  $\sigma k = \pm 0,109$  ;  $\sigma \lg a = 0,223$

Les équations (187) et (188) peuvent être utilisées pour des calculs approximatifs de  $\bar{P}_g$ , d'après les valeurs de la biomasse des populations dans des groupes correspondants de Crustacés. Les valeurs connues de la production exuviale des Crustacés varient de 0,23 cal. M<sup>-2</sup>/jour<sup>-1</sup>, chez le Copépode arctique *Limnocalanus macrurus*, jusqu'à 2753 cal. M<sup>-2</sup>/jour<sup>-1</sup>, chez *Balanus improvisus* (tableau 33). La valeur maximale  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$ , égale à 0,021 pendant la période végétative, a été relevée chez le Cladocère *Daphnia ambigua*. Pendant l'été, le rapport  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  atteint 0,08 chez cette même espèce. Les valeurs absolues  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  au cours de la période printemps-été, chez la daphnie étudiée, dans les limites qui coïncident avec la biomasse de la population, dépassent de beaucoup celles des autres Crustacés (fig. 42, b) et sont comparables à celles d'hiver. Le coefficient annuel  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  chez cette espèce est égal à 7,0. Les forts coefficients  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  des Cladocères, par rapport à ceux d'autres Crustacés, sont dûs aux très brefs intermues (n'excédant par 4 à 5 jours) et au poids relatif de l'exosquelette assez élevé (jusqu'à 10 %). Chez les daphnies, on note une relation précise entre les variations saisonnières de  $\bar{P}_{ex}$  et la biomasse de la population, de même qu'entre l'accroissement de  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  et la température (Chi-Hsiang-Lei et Armitage, 1980). On peut s'attendre à une analogie dans l'allure saisonnière de ces paramètres chez d'autres Crustacés. La cause essentielle de l'accroissement de  $\bar{P}_{ex}$  en fonction de la température est l'augmentation de la fréquence des mues. L'influence sur l'évolution saisonnière de  $\bar{P}_{ex}$  indique aussi un changement de la structure de

taille de la population puisque la fréquence des mues chez de nombreuses espèces s'abaisse avec l'accroissement de la taille. Toutefois, nous manquons encore de données quantitatives sur cette relation.

Chez la plupart des Crustacés, les valeurs  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  varient pendant la saison végétative entre 0,00042 et 0,0087. Notons aussi que les valeurs  $\bar{P}_G/\bar{B}$ , varient très largement, sauf chez les Cladocères. C'est parce que tous les individus des populations muent, à l'exception des Copépodes et Ostracodes chez lesquels les adultes ont cessé de muer, et que seules les femelles adultes, d'ailleurs, en proportions variables chez les différents Crustacés, pondent.

En dépit de l'absence de mues chez les Copépodes adultes, les valeurs  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  se maintiennent à un niveau assez semblable pour ce groupe à celui des autres Crustacés, la quantité d'individus mûres étant, en règle générale, moyenne dans leurs populations. La production exuviale de Copépodes épi- et bathypélagiques de la mer Noire est égale respectivement à 6,4 et 16,0 cal. M.<sup>-2</sup>jour<sup>-1</sup> pendant l'été et les coefficients  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  à 0,0075 et 0,0041 (Petipa, et al., 1970). Comme on pouvait le prévoir, les valeurs  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  pour les Copépodes d'eaux froides (*Epishura* et *Limnocalanus* du lac Baikal) sont beaucoup plus faibles que pour les Copépodes de zones tempérées.

De très fortes valeurs de  $\bar{P}_{ex}$  caractérisent les Euphausiacés des zones océaniques boréales et australes. Pour ces Crustacés,  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  peut atteindre la valeur de 0,08, d'où les valeurs annuelles  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  de 3. Mais ce coefficient demeure bas pour un Euphausiacé antarctique, *Euphausia superba*, qui vit à une température inférieure à 2°C.

Les valeurs journalières moyennes  $\bar{P}_{ex}$  chez les Crustacés, à l'exception de celles qui concernent *Daphnia ambigua*, pendant la période du printemps et de l'été, sont reportées sur le graphique  $\lg \bar{P}_{ex} - \lg \bar{B}$  et s'alignent sur la droite de régression (fig. 42, b). D'où la relation de fonction entre  $\bar{P}_{ex}$  et  $\bar{B}$ , telle qu'on peut l'exprimer par l'équation (186). Pour les raisons énoncées plus haut, la dispersion des points empiriques sur le graphique  $\lg \bar{P}_{ex} - \lg \bar{B}$  est moins évidente que sur le graphique analogue (fig. 42, a). La relation entre la production exuviale journalière moyenne au cours de la saison végétative ( $\bar{P}_{ex}$ , cal.M<sup>-2</sup>) et la biomasse moyenne de la population ( $\bar{B}$ , cal. M<sup>-2</sup>) correspond sous une forme numérique à l'équation suivante :

$$\bar{P}_{ex} = 0,00107 \bar{B}^{1,118} \quad (189)$$

Pour établir cette équation, nous avons utilisé 66 valeurs de  $\bar{P}_{ex}$ , chez 20 espèces de Crustacés. La gamme de  $\bar{B}$ , pour cette équation s'étend de 4,7 à 648 000 cal.M<sup>-2</sup>. Le coefficient de corrélation  $r$  entre  $\lg \bar{P}_{ex}$  et  $\lg \bar{B}$  dans l'équation (189) est de 0,945 ;  $\sigma k = \pm 0,048$  ;  $\sigma \lg a = \pm 0,350$ . La plupart des valeurs  $\bar{P}_{ex}$  sont situées dans les limites  $\pm 3 \sigma \lg a$  de la droite d'équation (189). Une relation analogue a été établie pour *Daphnia ambigua* en période estivale.

$$\bar{P}_{ex} = 0,174 \bar{B}^{0,804} \quad (190)$$

$$r = 0,968 ; \sigma k = \pm 0,066 ; \sigma \lg a = \pm 0,184$$

On peut utiliser ces équations (189) et (190) pour une estimation préliminaire de la production exuviale des Crustacés, en fonction de la biomasse de leurs populations. On exprime alors, d'une manière identique, la relation

entre les productions journalières moyennes exuviale et germinale des Crustacés et leur biomasse (équations 187 et 189), avec des coefficients voisins. Ceci tend à prouver une égalité approximative des dépenses d'énergie pour ces processus, au sein des populations. Ainsi pour une valeur moyenne de  $\bar{B}$  dans la série étudiée, égale à 10 000 cal. M<sup>-2</sup>, le rapport entre  $\bar{P}_{ex}$  et  $\bar{P}_g$ , calculé d'après les formules (189) et (187), est de 1,0/1,5. Au niveau de l'individu, ce rapport chez les Crustacés est de 1,0/7,6 (Khmeleva et Goloubev, 1978). Cette différence considérable peut être attribuée au fait qu'à l'intérieur d'une population tous ou une majorité d'individus muent, alors que seules, les femelles mûres peuvent produire une matière germinale et que, dans bien des cas, la proportion de ces femelles dans la population n'est pas très grande. Comme l'existence et la multiplication normale de l'espèce dépend beaucoup de la quantité de la matière germinale, une nouvelle répartition de l'énergie s'opère dans l'organisme chez les femelles au bénéfice de la croissance germinale. Un moyen d'accroître la production germinale (passage à la reproduction parthénogénétique), encore plus efficace, est réalisé chez les Cladocères et quelques autres Crustacés. Certes, les rapports mentionnés plus haut sont des rapports moyens pour l'ensemble des Crustacés. Chez certaines espèces, ils peuvent s'écarter de façon significative de part et d'autre des valeurs que nous avons citées. Pour les populations parthénogénétiques, l'excès de  $\bar{P}_g/\bar{P}_{ex}$  est caractéristique, comme nous l'avons montré, en particulier chez les Cladocères et les Cirripèdes. Pour les espèces bissexuées, il est vraisemblable que la production exuviale dépasse la production germinale. C'est ce que l'on peut observer par exemple chez les Amphipodes, *Hyatella azteca*, *Crangonyx richmodensis occidentalis* et aussi chez le Copépode *Limnocalanus macrurus*.

Il est facile de déduire des équations (187) et (189) la relation entre  $\bar{P}_g/\bar{B}$  et  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$ , coefficients de production journalière moyenne, et la biomasse de la population :

$$\bar{P}_g/\bar{B} = \frac{0,00105 \bar{B}^{1,165}}{\bar{B}} = 0,00105 \bar{B}^{0,165} \quad (191)$$

$$\bar{P}_{ex}/\bar{B} = \frac{0,00107 \bar{B}^{1,118}}{\bar{B}} = 0,00107 \bar{B}^{0,118} \quad (192)$$

Puisque les indices des coefficients dans les équations (191) et (192) sont voisins de 0,  $\bar{P}_g/\bar{B}$  et  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  ne varient pas d'une manière significative avec la biomasse des populations. Pour une population où  $\bar{B} = 10.000 \text{ cal.M}^{-2}$ , leurs valeurs sont de 0,0048 et 0,0032. Dans ce cas, pour la saison végétative, (sa durée moyenne est d'environ 150 jours dans les bassins de zone tempérée),  $\bar{P}_g/\bar{B}$  et  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$  sont de 0,72 et 0,48. Dans le cas où la croissance et la reproduction s'effectuent toute l'année, ces valeurs s'élèvent de 1,75 et 1,17.

Le matériel concernant le rapport entre la production somatique et la biomasse des populations de Crustacés est abondant, mais malheureusement, insuffisamment standardisé. Cela ne nous a pas permis d'avoir une valeur moyenne des rapports de production somatique, germinale et exuviale pour la classe. Cependant les valeurs connues de la production somatique spécifique (c'est-à-dire du coefficient journalier moyen  $\bar{P}_g/\bar{B}$ ) s'expriment par des grandeurs de l'ordre de celles de  $\bar{P}_g/\bar{B}$  et  $\bar{P}_{ex}/\bar{B}$ . Ainsi pour les Clado-

cères, les Copépodes et les Amphipodes, les limites de variations de  $\bar{P}_S/\bar{B}$  sont respectivement de 0,10-0,45 ; 0,019-0,031 et 0,0052-0,048 (Zaika, 1972). On peut en conclure que l'apport de matière rejetée "du vivant" des Crustacés est important dans leur production générale. Il est certain que les recherches qui ont trait à la productivité de ce groupe d'hydrobiontes restent incomplètes sans le calcul des dépenses d'énergie pour la mue et la reproduction.

Les relations quantitatives, établies sur une base de données relativement peu considérable, entre les valeurs  $\bar{P}_G$ ,  $\bar{P}_{ex}$ , la biomasse des populations et d'autres facteurs ont sans nul doute, un caractère préliminaire. Elles doivent être précisées et se concrétiser au fur et à mesure de l'acquisition de nouveaux résultats. Il est fort probable que pour des groupes systématiques ou écologiques particuliers, les limites de variations de  $\bar{P}_G$  et  $\bar{P}_{ex}$  puissent s'écarter d'une manière significative du niveau moyen qui caractérise la classe dans son ensemble. Il faut donc accumuler des données pour définir la relation entre  $\bar{P}_G$ ,  $\bar{P}_{ex}$  et les différents facteurs : structure de la population, température du milieu, photopériode, abondance de la nourriture. Les méthodes de modélisation mathématique peuvent être d'un certain secours, si elles sont basées, toutefois, sur un abondant matériel biologique.

Les recherches futures, orientées dans cette direction, permettront d'évaluer sérieusement le rôle fonctionnel des Crustacés dans les processus de transformation de matière et d'énergie au sein des écosystèmes aquatiques. Elles permettront aussi de concrétiser la notion de conversion de la matière germinale et exuviale rejetée pendant leur vie par les Crustacés dans les bassins aquatiques.

#### **RÔLE FONCTIONNEL DE LA MATIÈRE STRUCTURÉE REJETÉE AU COURS DE LA VIE DANS LES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES.**

Comme nous le savons, l'activité des Crustacés dans les écosystèmes aquatiques a pour résultat le dépôt ininterrompu de matériel biogène sous formes d'oeufs et d'exuvies. Ainsi, à côté de cette "pluie de cadavres" bien connue, il existe une pluie originale de matière organique néoformée, d'origine exuviale et germinale. La question du rôle de ces structures dans les transformations de matière et d'énergie, à l'intérieur des systèmes aquatiques, se pose bien évidemment. C'est un problème qui n'a pas été étudié et sur lequel on n'a que des notions générales au niveau des processus de transformation de ces substances dans les bassins.

Actuellement, il semble qu'il y ait davantage de données en faveur d'un excès de destruction dans les bassins par rapport à la production. Cela s'explique par l'introduction d'une matière organique allochtone. Mais même sans cet apport complémentaire, il est fréquent d'observer des "cisaillements" entre ces deux phénomènes. Pour expliquer cette disparité, à notre point de vue, il ne faut pas sous-évaluer l'apport de la production germinale et exuviale des Crustacés dans la productivité des bassins, car un rôle essentiel leur est dévolu. Comme nous l'avons déterminé plus haut, les valeurs  $P_G$ ,  $P_{ex}$  et  $P_S$  sont très comparables chez les Crustacés (tableaux 32, 33) et cela

prouve l'importance de l'apport des productions germinale et exuviale dans la formation des détritus dans les écosystèmes aquatiques.

La matière germinale est présente dans les bassins sous forme d'oeufs vivants et morts. Les oeufs vivants tombent à l'état de frai chez quelques groupes de Crustacés, Euphausiacés, par exemple, ou à l'état d'oeufs durables, chez d'autres (Anostracés, Phyllopoètes, Cladocères). Ainsi, le nombre absolu d'oeufs, émis par 2 espèces massives d'Euphausiacés de la mer de Barents *Thysanoessa inermis* et *T. raschii*, est d'environ 300-400 / m<sup>3</sup> (Zelikman et al., 1980, a et b). Les *Artemia* pondent un nombre considérable d'oeufs "durables", parfois plus de 600 000 / m<sup>2</sup> (Makarov et Lissovskaja, 1978), dans certains bassins, où leur couche atteint alors quelques centimètres d'épaisseur.

Pour diverses raisons, une quantité élevée d'oeufs se trouve détruits au moment de leur émission par les femelles, d'abord par élimination. Ainsi, au cours de l'embryogénèse de la crevette *Macrobrachium nipponense*, 50 % de la quantité initiale peut être détruite (Alexnovitch et Koulech, 1982). Chez d'autres Crustacés d'eau douce, tels que le Mysidacé *Mysis relicta* et l'Amphipode *Gammarus lacustris*, cette valeur ne dépasse pas 11 %. La perte des oeufs au cours de l'embryogénèse diminue en fonction de l'amélioration des conditions de préservation de la descendance chez les femelles. Ainsi chez les Décapodes, dont les oeufs adhèrent aux pléopodes, la perte moyenne est d'environ 43 %. Chez les espèces, dont les oeufs sont abrités dans un marsupium (Mysidacés, Amphipodes, Isopodes), elle tombe à 23 %. Chez les Cladocères et les Copépodes, où le développement des oeufs se déroule dans des poches incubatrices, cette valeur n'est plus que de 12 % (Balasundaram et Pandian, 1982). Sous une forme énergétique, les pertes, dues aux oeufs morts pour deux espèces de Mysidacés du lac Sud-Volos, *Mysis relicta* et *Paramysis affinis*, sont respectivement de 4,14 et 259 cal.M<sup>-2</sup> au cours de la saison de reproduction, ce qui est tout à fait comparable à la production somatique de ces espèces (Baïtchorov, 1980). La substance germinale, ayant une forte réserve en calories, contient beaucoup de glucides et de lipides faiblement assimilés. Les oeufs, émis dans l'eau en grande quantité, sont consommés par des organismes planctophages et détritophages. Ainsi, les produits sexuels, émis par les balanes au cours de leur reproduction, entrent dans la ration alimentaire de toute une série de poissons (Barnes et Barnes, 1977) et servent aussi à leur propre consommation (Kouznetzova, 1974). Les Décapodes, de leur côté, éliminent périodiquement de leurs pléopodes, les oeufs morts qu'ils avalent.

Le rôle de la matière germinale, produite en grande quantité, n'est pas entièrement élucidé dans le flux des éléments biogènes des écosystèmes aquatiques. On a montré, par exemple, que 70 % du phosphore assimilé dans la nourriture en une semaine, peut être fourni par les oeufs de *Calanus* (Marshall et Orr, 1961).

Il est certain que la croissance germinale est un canal extrêmement important des transformations énergétiques, tant au niveau de l'organisme que de la population et qu'elle doit avoir un rôle régulateur entre les éléments structurés particuliers de l'écosystème. Mais on manque, malheureusement, d'études dans ce domaine.

On peut citer un grand nombre de données concernant le rôle de la matière exuviale des Crustacés dans les bassins. En période de croissance, les populations produisent une quantité considérable d'exuvies. Ainsi, en une seule journée, on peut chiffrer à 50 000/m<sup>2</sup> les exuvies de Copépodes déposées sur le fond de la zone littorale, en mer Noire (Zelezinskaia, 1966).

La production exuviale d'une seule espèce d'Euphausiacés, *Euphausia pacifica*, atteint, pour son aire de répartition, 19 millions de tonnes de matière sèche /an (Goloubev, 1977). Une quantité considérable de rejets exuviaux proviennent d'autres Crustacés. Pourtant, les connaissances sur les transformations de cette matière dans les bassins aquatiques ne sont que générales. Par contre, il existe un nombre assez important de recherches sur les différents aspects de la décomposition de la chitine dans les conditions naturelles. La chitine étant le composé essentiel de la fraction organique des exosquelettes, les résultats de ces travaux permettent de tirer des déductions particulières sur la vitesse de destruction de la matière exuviale dans la nature.

D'après des estimations préalables, il se dépose dans la masse des océans, chaque année, plusieurs milliards de tonnes de chitine. Certes, cette chitine n'est pas formée dans sa totalité par les Crustacés, une part importante s'accumule dans des organismes ayant une autre position systématique. Néanmoins, il n'y a aucun doute sur l'importance du rôle de la production exuviale des Crustacés dans les processus de formation de la chitine, au sein des bassins aquatiques.

On sait que la chitine est un polymère azoté de poids moléculaire élevé, composé de chaînes N-acétylglucosamine. Ce produit est chimiquement et biologiquement très stable. Il ne se décompose pas dans l'eau, mais dans des acides faibles (Drozdova, 1957). De nombreuses bactéries d'invertébrés et de vertébrés possèdent une enzyme, la chitinase, capable d'attaquer la chitine (Barnard, 1977).

La destruction de la chitine, en milieu aquatique, est réalisée par de nombreux invertébrés et poissons. D'après S. Zobell (cité par Kopp et Markianovitch, 1950), environ 1 % de bactéries marines, vivant dans la vase, est capable de détruire la chitine, et, de plus, en anaérobiose un peu plus vite qu'en aérobiose. Dans certains bassins, la quantité de bactéries destructrices de la chitine est très grande. Dans la baie de Iakahama-Iri du lac Kasumigaura, la quantité varie au cours de l'année entre  $10^7$  et  $10^{10}$  cellules/m<sup>3</sup> dans la masse d'eau et  $10^8$  -  $10^{11}$  dans les dépôts du fond (Yamamoto et Seki, 1979). Les bactéries, qui détruisent la chitine dans ce bassin, appartiennent aux espèces *Flabobacterium*, *Actinobacterium* et *Vibrio*. A une température moyenne de 20°C, la vitesse moyenne de destruction de la chitine (en comptant en atomes de carbone), dans l'année, est de  $2,5 \cdot 10^{-9}$  mg/bact./jour. La vitesse est maximale en août, à 30°C, et atteint  $6,0 \cdot 10^8$  mg/bact./jour. D'après ces exemples, on voit que la destruction bactérienne de la chitine est plus lente que celle d'autres substrats organiques, comme les glucides ou les graisses. La vitesse de destruction, déterminée par des méthodes indirectes, n'est pas non plus rapide avec d'autres bactéries. Par exemple, la destruction complète de la chitine contenue dans une carapace de crabe, par des bactéries de la mer Noire, *Bacterium chitinophilum* et *Bacterium chitinodroma*, demande, en expérience, 6 mois (Kopp et Markianovitch, 1950).

En tout cas, la chitine est fragmentée par les enzymes chitinolytiques jusqu'au N-acétylglucosamine et à la glucosamine. Ces composés possèdent une grande capacité de réaction et participent à la formation des "mélaninoides" dans le milieu aquatique (Manskaia et Drozdova, 1964). Les "mélaninoides", eux mêmes produits de condensation d'acides aminés et des composés cités plus haut, constituent la maillon indispensable dans la formation de la partie azotée des acides humiques (Khailov, 1971). La chitine de la matière exuviale des Crustacés remplit un rôle de liaison entre les organismes vivants grâce à sa matière organique dissoute et mesurable, dans

les écosystèmes aquatiques; les matières minérales contenues dans les exuvies, après leur destruction, retournent au milieu extérieur. Le carbonate de calcium est l'un des composés essentiels de la fraction minéralisée des exosquelettes. Chez une série d'espèces, on trouve aussi du carbonate de magnésium et chez les Cladocères, un sel de strontium (Smirnov, 1975). Mais en outre, de nombreux Décapodes possèdent la faculté d'absorber des ions de métaux lourds, qui se concentrent dans les téguments externes. Après leur rejet et la destruction de chitine inerte dans le milieu aquatique, ces ions retournent à l'écosystème.

En dépit d'un nombre suffisamment grand de bactéries chitinophages, tout semble indiquer que, seule, une faible partie de la chitine d'origine exuviale est soumise à la destruction bactérienne. Une part importante est utilisée, selon les apparences, dans les chaînes alimentaires détritiques. On a de nombreux exemples dans la littérature, de la consommation par de nombreuses espèces benthiques de leur propre exosquelette, après la mue. Cela a été souvent décrit chez des Isopodes marins, *Idotea baltica basteri* (Khmeleva, 1973), *I. ochotensis* et *Cymodoce acuta* (Strelnikova, 1975), chez les crevettes *Macrobrachium nipponense* (Khmeleva et Guiguiniak, 1982, a), l'écrevisse *Orconectes propinquus* (Stein et Murphy, 1976), etc. La faculté d'assimiler la chitine d'*Orconectes propinquus* existe chez le poisson perciforme, *Micropterus dolomieu* et toute une série d'autres poissons (Stein et Murphy, 1976). Nous avons noté la consommation de leurs propres exuvies par toutes les espèces de Crustacés étudiées, sauf les Crustacés planctoniques (*Streptocephalus torvicornis*, *Leptesteria raffinis*, *Daphnia magna*). Les espèces planctoniques, dont la plupart sont équipées d'un appareil filtrant, sont incapables de manger leurs propres exuvies, en raison des dimensions de celles-ci. La biochimie de transformation de la chitine est actuellement assez bien étudiée. On a montré que dans ce processus prennent part deux enzymes, une chitinase qui commence la destruction de la chitine et une chitobiase qui la poursuit en achevant sa digestion (Barnard, 1977). Chez une série de Mollusques, ces enzymes sont produites par des bactéries symbiotiques, alors que chez les Crustacés, leur origine endogène ne soulève aucun doute. La chitinase endogène des Invertébrés n'est pas très active. Dans les expériences de Drozdova (1957), l'extrait de chitinase de Mollusque *Arion sulfuscus* ne détruit que 10 % d'une quantité initiale de chitine en 110 jours. La chitinase extraite de la vessie de loup *Lycoperdon*, est comparativement plus active, le quart de la chitine introduite ayant été détruit en 88 jours seulement (Treissa, cité par Drozdova, 1957). Ces faits permettent de penser que, très vraisemblablement, la consommation de matière exuviale par les Crustacés et d'autres organismes vivants n'a pas pour but de satisfaire à des besoins énergétiques (outre sa grande stabilité, la chitine se définit par une faible réserve en calories), mais d'utiliser les sels minéraux qui y sont contenus et qui sont nécessaires à la consolidation des téguments externes, et probablement aussi les substances hormonales.

Les lois quantitatives de la consommation de matière exuviale par les Crustacés n'ont pas été examinées jusqu'ici, bien que les exosquelettes puissent être une composante importante de leur spectre alimentaire. L'évaluation de ce processus conduisait à concrétiser de manière significative les hypothèses sur les transformations de la matière exuviale dans les bassins. Nous avons dans cette optique orienté nos recherches sur la détermination des valeurs de la ration alimentaire R et le taux d'assimilation ( $U^{-1}$ ) pour *Triops cancriformis* (Notostracés), nourris avec leurs propres exuvies, rejetées peu avant l'expérience, et dans une expérience comparable, avec des individus morts de la même espèce. Les expériences ont eu lieu à une température de 21-23°C sur des individus adultes, sur une durée courte (3 à 7h)

et une durée plus longue (13-20h). Les valeurs de  $U^{-1}$  ont été calculées d'après l'équation :

$$U^{-1} = \frac{R - H}{R} \cdot 100 \% \quad (193)$$

où R et H sont respectivement la quantité de nourriture consommée et celle des matières fécales excrétées.

Les résultats de ces expériences attestent des très grandes valeurs de R et  $U^{-1}$  chez *Triops cancriformis*. Ainsi R, calculé par jour, pour la nourriture à base d'exosquelettes, atteint 23,8 - 144,0 % du poids des individus. Par contre, d'après les calculs de Souchénia (1975) sur la relation entre R et le poids du corps chez les Crustacés, les valeurs, qui étaient attendues pour la gamme de tailles des individus expérimentaux, se situaient de 8,9 à 12,2 %. Les valeurs R observées chez les Notostracés, nourris d'individus morts, étaient encore plus grandes.

On n'a pas établi une relation entre les taux d'assimilation des deux types de nourriture et le poids des Notostracés. Le taux moyen de l'assimilation de la matière exuviale chez *T. cancriformis* est égal à 67,5 - 74,3 % ; cette valeur est plus élevée pour la durée la plus longue de l'expérience. Les valeurs obtenues, bien que faibles pour l'assimilation de la nourriture animale par les Notostracés (86,1 - 87,9 %), dépassent les valeurs moyennes du taux d'assimilation d'une nourriture végétale et correspondent au taux d'assimilation bactérienne de la nourriture détritique par les Crustacés (Ostapenia et al., 1968 ; Tsikhon - Loukanina et Soldatova, 1973 ; Souchenia, 1975).

Le taux d'assimilation de la matière exuviale chez les Notostracés est assez élevé et se trouve, par là même, en contradiction avec les faits sur la destruction lente de la chitine par les enzymes chitinolytiques. Il faut, toutefois, se rappeler que la réserve en calories des exuvies de Notostracés est de 4,8 - 5,2 cal.  $mg^{-1}$ , dépassant donc celle de la chitine. Ceci semble indiquer la présence dans leurs exosquelettes, à côté de la chitine, d'autres substances organiques à haut pouvoir calorifique, probablement des glucides et des lipides. Il se peut que, dans la digestion des exuvies, ces matières soient assimilées en premier lieu et que la chitine ne soit utilisée qu'à un moindre degré. Une confirmation indirecte de cette théorie est donnée par la teneur en calories des matières fécales des Notostracés nourris d'exosquelettes. Elle est égale à 2,65 cal.  $mg^{-1}$  de matière sèche, ce qui correspond à la réserve moyenne en calories des exosquelettes de Crustacés (tableau 2).

Comme l'ont montré les calculs, la consommation de matière exuviale couvre entièrement les besoins de *T. cancriformis*. Le rapport  $RU^{-1}/T$  chez cette espèce (où  $RU^{-1}$  est la valeur journalière moyenne de la nourriture assimilée et T, les dépenses métaboliques par jour, calculées d'après l'intensité respiratoire) est compris entre 0,53 et 2,69 avec une valeur géométrique moyenne de 1,2. La matière exuviale peut donc, dans certains cas, couvrir les dépenses non seulement du métabolisme, mais assurer aussi la croissance somatique des Notostracés. Un cas analogue a été observé par Khmeleva (1973) dans une étude expérimentale sur la croissance de jeunes *Idotea baltica basilei*, alimentés différemment. Trois groupes d'individus nouveaux-nés, placés dans des conditions semblables, ont été nourris avec une algue entéromorphe, des détritiques ou des exuvies provenant d'individus plus gros. A l'âge de 12 jours, on a pu constater que la matière sèche des

individus du troisième groupe représentait 1,4 fois le poids de celle du premier groupe et approchait sensiblement de celle du second.

Le phénomène de consommation de leurs propres exuvies par beaucoup de Crustacés ne signifie pas que la perte d'énergie, qui a lieu au moment des mues, soit complètement compensée, comme l'a admis Saito (Saito, 1969), en calculant la balance énergétique d'un Isopode terrestre. En outre, la consommation d'exuvies n'est observée que chez les Crustacés benthiques, rangés d'après leur type de nourriture, parmi les formes carnassières, consommatrices de gros fragments organiques. Il n'y a pas d'exemples de la consommation d'exosquelettes par les Crustacés pourvus d'un appareil filtrant. Les espèces, qui s'alimentent de la sorte, occupent une grande place dans le zooplancton de Crustacés. Les exosquelettes qu'il rejettent, tombent dans une masse d'eau plus profonde ou sur le fond et servent de nourriture à de nombreuses espèces d'invertébrés et de poissons ou sont soumis à une destruction bactérienne.

Ainsi, la matière germinale et plus particulièrement la matière exuviale, entrent dans les écosystèmes marins ou d'eau douce, en de grandes quantités. D'autres travaux sont nécessaires pour étudier les règles quantitatives de leurs transformations. La connaissance de ces règles permettra de mieux appréhender le rôle de la production germinale et exuviale des Crustacés, en tant que sources importantes de matière organique structurée dans les bassins aquatiques.

#### UTILISATION DES RÈGLES DE LA CROISSANCE GERMINALE ET EXUVIALE DES CRUSTACÉS DANS LA PRATIQUE DE LEUR ÉLEVAGE INTENSIF, DE LEUR EXPLOITATION ET DE LEUR ACCLIMATATION.

Parmi les préoccupations de la recherche mondiale, l'exploitation d'Invertébrés aquatiques occupe une place en vue. Elle croît constamment pour atteindre actuellement un niveau de 35 millions de tonnes par an. On obtient essentiellement dans ce cadre, des crevettes, crabes, homards, langoustes et écrevisses. La récolte intensive du krill, dont les Euphausiacés constituent l'élément dominant, a commencé dans les dix dernières années. Il apparaît clairement qu'à l'avenir, le niveau de prélèvement des Crustacés ira en augmentant dans les bassins aquatiques et que les zones de production devront s'élargir. Considérant les perspectives d'utilisation des bioressources océaniques, il faudra en priorité résoudre sur des bases sérieuses la question de leur exploitation, rationnelle et efficace. Les instruments et moyens de pêche contemporains portent un réel préjudice aux populations exploitées, abaissant leur biomasse globale, modifiant leur structure, réduisant l'aire de répartition et diminuant l'étendue des migrations nourricières (Moisseev, 1977, 1983). La réduction du nombre des individus mûres dans les populations abaisse leur vitesse de reproduction et peut aboutir à l'anéantissement complet de l'objet exploité industriellement. Un exemple aigu de cet état de choses est celui du crabe du Kamtchatka dont la population est pratiquement anéantie.

La mise en évidence du rapport entre les dépenses d'énergie en vue de la croissance germinale et exuviale et le métabolisme est une conséquence théorique importante de règles que nous avons établies entre la vitesse de la croissance germinale et le poids des Crustacés (85). Les dépenses pour la croissance germinale et le métabolisme se sont révélées à peu près égales, les pertes au moment des mues étant plus faibles. On peut déduire des rapports trouvés que l'échange énergétique a une signification particulière. Pour une valeur importante des dépenses d'énergie, au niveau de l'échange gazeux, par exemple lors de migrations, d'un déplacement pour une quête de nourriture ou simplement sous l'influence d'un stress, un déficit survient dans la réserve énergétique de la croissance germinale. Le résultat est, en général, la diminution du nombre de pontes chez les espèces polycycliques, jusqu'à une seule parfois, ce qui peut entraîner la disparition des animaux.

Une autre conséquence de l'équation (85) est que les capacités de reproduction dans l'ordre des Crustacés sont restreintes, ce qui signifie que le taux d'exploitation pour une population de Crustacés doit être conforme aux possibilités réelles de l'espèce, si l'on veut en maintenir le nombre à un niveau optimal.

D'après nos calculs, en utilisant les relations et rapports obtenus pour évaluer les conditions de reproduction d'après les dépenses énergétiques des animaux, l'exploitation industrielle de Crustacés ne doit pas dépasser 25 à 30 % du nombre des populations. Dans le cas où la population visée par l'exploitation est en période de frai, il faut lui donner le temps de rétablir ses capacités reproductrices conformément à  $D_{OV}$ ,  $D_Q$ ,  $E$ ,  $F$  et d'autres paramètres de la croissance et de la reproduction.

Il faut donc considérer les populations de Crustacés (au nombre desquelles figurent celles qui sont exploitées) comme des systèmes dont la stabilité repose sur la capacité du maintien des fonctions essentielles liées à l'activité vitale et sur la faculté de se reproduire à travers une série de générations successives. Le détournement de ces fonctions ou leur perturbation par surexploitation peut causer, à brève échéance, la perte de ces populations.

Par l'une des méthodes express d'évaluation de la capacité reproductrice des Crustacés (potentiel de reproduction), on peut déterminer le nombre total de pontes qu'ils peuvent produire au cours de leur cycle vital. Pour des calculs préliminaires, la méthode établie précédemment (Khmeleva et Guiguiniak, 1982, b) peut être utilisée : on opère une sélection parmi les femelles mûres de la population pour établir les tailles minimales et maximales des ovigères. Le nombre total de pontes est ensuite calculé par l'équation :

$$N = 1,35 \left( \frac{l. \max.}{l. \min.} \right)^{2,5} \quad (194)$$

Selon la durée de la période de reproduction dans la zone de tolérance des températures, on peut calculer, par exemple, en quel délai se reconstituera le stock d'exploitation.

Un aspect important de l'utilisation économique des Crustacés est l'aquaculture. Les objectifs actuels en sont les Anostracés, Cladocères et Décapodes. La conduite rationnelle de l'aquaculture est impossible sans tenir compte de la reproduction des Crustacés. En particulier, pour établir un pronostic sur l'issue de la production des Cladocères, on doit nécessairement connaître tout ce qui concerne leur fécondité, la vitesse du déve-

loppement embryonnaire, et le nombre des pontes (Kokova, 1982). En ce moment, l'actualité est aux élevages d'*Artemia*, cultivés dans le but de récolter leurs œufs, les nauplii d'*Artemia* formant une excellente nourriture de départ pour les larves d'un grand nombre de poissons. En aquaculture, sur deux ans, le nombre total d'œufs émis par des *Artemia* peut atteindre 685 000 par m<sup>3</sup>, ce qui correspond à une biomasse de 42,95 g/m<sup>3</sup> (Voronov, 1977).

L'exploitation des accumulations naturelles d'œufs d'*Artemia* se développe activement. Ainsi, dans les lacs salés de l'Altai, pendant les années 78 et 79, 25 tonnes d'œufs d'*Artemia* ont été récoltées. Pour l'organisation de la récolte, il faut déterminer la présence des réserves exploitables et la quantité d'œufs du bassin. Il nous semble possible d'évaluer par l'une des méthodes, la production germinale d'une population d'*Artemia* en fonction de sa biomasse. On peut recommander, en particulier, de calculer, avec des accumulations exploitables, celles dont la biomasse n'est pas inférieure à 400 g/m<sup>3</sup>.

Les règles énoncées ne sont pas moins importantes dans le développement des bases théoriques de l'acclimatation ou adaptation des hydrobiontes.

A côté des résultats positifs sur l'acclimatation des Crustacés, de nombreuses tentatives n'ont pas été couronnées de succès (Karpevitch, 1975). Ainsi l'adaptation ratée des crevettes du lac Khanka, transférées dans le bassin de retenue des eaux de Rybinsk, était vraisemblablement liée à une absence d'étude préalable des conditions écologiques et biologiques de ces crevettes dans leur nouveau biotope et à l'ignorance de lois générales et caractères particuliers de leur reproduction.

Le repeuplement des bassins par de nouvelles espèces est utile, lorsque les conditions de vie se trouvent perturbées pour les espèces arborigènes. On introduit alors dans le bassin un recrutement plus rentable que l'arborigène ou susceptible d'utiliser plus complètement le biotope et les ressources alimentaires par une adaptation différente (Karpevitch, 1975).

De nos jours, le développement incessant de l'énergie conditionne l'agrandissement constant et la construction de centrales électriques. L'accroissement de la puissance thermoélectrique conduit à son tour à celui du volume des eaux réchauffées déversées dans les bassins. Le problème est de réaliser l'économie la plus stricte en chaleur et en énergie et d'utiliser rationnellement les eaux réchauffées pour une exploitation d'intérêt national, et, en particulier, pour les besoins de la pisciculture.

Les brusques variations du régime hydrobiologique sont une conséquence du rejet d'eaux chaudes dans les bassins de refroidissement par les centrales thermoélectriques. D'autres facteurs du milieu agissent simultanément avec la température sur les hydrobiontes : le développement intense et toxique d'algues bleues, la diminution de la transparence de l'eau, l'accroissement de la vitesse du courant sous l'influence à la fois du déversement des eaux rejetées et de l'enceinte de refroidissement, le changement du régime hydrochimique, la mobilité des dépôts du fond, liée aux nouvelles conditions hydrologiques du bassin, etc.

L'influence des eaux chaudes sur les hydrobiontes qui habitent dans ces bassins de refroidissement se fait sentir de plusieurs côtés sur leur écologie et leur biologie. Il faut compter parmi les conséquences les plus importantes de l'influence de ces eaux chaudes, l'élimination d'un

grand nombre d'hydrobiontes précédemment dominants, l'eutrophisation des bassins, la formation de zones pauvres en oxygène, l'accumulation de déchets qui peuvent finalement compromettre gravement la nourriture de base des poissons, en faisant disparaître la plupart des invertébrés aquatiques.

Nous avons proposé, en vue d'améliorer la base de l'alimentation des poissons et en vue de la reconstitution de la faune des bassins de refroidissement, d'essayer des Crustacés subtropicaux comme objectifs possibles de peuplement de ces bassins. Parmi ces Crustacés, les crevettes du genre *Macrobrachium* se révèlent fort intéressantes.

Le genre *Macrobrachium* est circumtropical ; Il ne s'étend que dans les contrées subtropicales des océans Indien et Pacifique. Différentes espèces, vivant en eau douce ou salée, se répartissent au sud de la ceinture tempérée du sud-est asiatique. Divers représentants de ce genre atteignent des tailles de 25 à 30 cm et des poids de 200 g et sont capables de vivre dans des conditions écologiques différentes. Sous ce rapport, les bassins de refroidissement présentent une série de facteurs écologiques qui sont essentiels au déroulement du cycle vital des crevettes, très proches de ceux qui règnent dans les endroits naturels qu'elles habitent.

L'acclimatation des crevettes d'eau douce, orientée dans un but précis, comporte en elle-même les formes d'une exploitation industrielle et aquacole. Elle se fonde sur l'introduction, suivie d'adaptation, de crevettes dans les bassins, en vue de l'exploitation et de l'utilisation alimentaire. L'acclimatation des hydrobiontes est prévue dans des étangs, viviers, bassins d'engraissement, fonctionnant avec les eaux rejetées par les centrales électriques dans lesquelles les animaux introduits pourront achever leur cycle biologique.

Le type même de l'acclimatation est un moyen de remplacement et de création. Les crevettes compléteront l'effectif de la population appauvrie sous l'influence de l'eau chaude déversée dans le bassin, où les espèces locales ont perdu la capacité de s'adapter aux conditions nouvelles. Il faut créer de nouvelles associations pour remplacer les ressources alimentaires et exploitables du bassin. Un type particulier prévoit une méthode passive avec des éléments d'acclimatation actifs, comprenant non seulement le choix et le transfert de l'espèce que l'on introduit dans le bassin, mais une intervention active dans les processus de survie et d'adaptation des crevettes aux procédés de mise en culture, de protection, d'engraissement, par le choix du moment et du lieu de production des juvéniles (Karpévitch, 1975).

Nous avons choisi comme espèce modèle pour l'étude et les tests d'approbation, la crevette *Macrobrachium nipponense* (fig. 6-9). La biologie et l'écologie de cette espèce ont été étudiées sur une population découverte dans le bassin de refroidissement de la centrale hydroélectrique n°3 (Electrogorsk - district de Moscou) où elles avaient été introduites par hasard en 1960, avec des poissons. Cette étude s'est faite dans des conditions expérimentales et de semi-production, réalisées dans le bassin de refroidissement de la centrale hydroélectrique de Brest (Biélorussie).

Les renseignements bibliographiques concernant la biologie de *Macrobrachium nipponense*, dans les conditions naturelles, sont peu nombreux. Quand aux données concernant les travaux sur cette espèce dans les bassins de refroidissement, elles font totalement défaut. Sous cet angle, les résultats que nous avons obtenus présentent donc un intérêt théorique et pratique particulier.

En utilisant les règles que nous avons formulées sur la vitesse de la croissance germinale des Crustacés et une série d'autres paramètres sur la reproduction, établis ou calculés auparavant pour l'espèce modèle de crevette (fécondité relative, nombre total de pontes, élimination des oeufs et des larves, durée de l'acquisition de la maturité, etc. .), on a pu déterminer le nombre minimal, la taille et la structures sexuelle des crevettes, données indispensables à son installation dans le bassin. En mai 1982, conjointement avec nos collègues de l'Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences de Biélorussie, nous avons procédé à l'introduction de l'espèce subtropicale, *Macrobrachium nipponense*, dans le bassin de refroidissement de la centrale hydroélectrique de Brest : un total de 1500 crevettes a été déversé dans l'eau, à une température de 26-28°C. Actuellement, on peut dire que l'opération a eu un succès complet. Après un an, la population de crevettes s'élevait à 100 000 individus, c'est-à-dire qu'elle s'est multipliée 60 fois. Elle a colonisé tout le bassin et les systèmes afférents, canaux, étangs... La composition de la population est très satisfaisante, avec une structure de tailles différentes. En avril-mai ( $t^{\circ} = 30-36^{\circ}\text{C}$ ), pratiquement toutes les crevettes mûres étaient incubantes et une émission massive de larves a eu lieu. Pour la première fois, dans un délai aussi court après l'acclimatation d'une espèce à caractère alimentaire, on l'a retrouvée dans des estomacs de poisson. Les perches d'abord commencèrent à se nourrir de crevettes, et selon des résultats préliminaires, les silures des canaux. On peut penser que la phase larvaire des crevettes, qui entre dans la composition du plancton, sert de nourriture aux poissons planctophages. Les résultats obtenus prouvent que la nourriture de base, dans le système du bassin de refroidissement de la centrale de Brest, est pauvre et que les crevettes que nous y avons introduites peuvent servir à compléter la nourriture de l'ichtyofaune du bassin, ce qui accroît la productivité des poissons.

Il a été dit plus haut que les mues n'assurent pas seulement la croissance somatique, mais une série d'autres fonctions vitales importantes : reproduction, rejet des ectoparasites, nettoyage de l'appareil filtrant, abaissement de la densité du corps, ce qui est important pour la dispersion des Crustacés, etc. A côté de ceci, il se produit au moment des mues, une mortalité importante, qui est la conséquence des détériorations mécaniques et du cannibalisme. Tout ceci rend très actuelle l'étude des différents aspects de la mue, pour des points de vue pratiques. Nous avons déjà parlé de l'utilisation des règles quantitatives de croissance exuviale pour calculer la croissance et la production exuviale des Crustacés. Nous établirons dans le paragraphe qui suit, par une série d'exemples, les possibilités d'application des relations établies, dans quelques uns des domaines exploités industriellement.

On porte actuellement une attention très spéciale à l'élevage de différentes espèces de Crustacés Décapodes, à l'échelle de l'exploitation (Bardatch et al., 1978). Parmi ces Crustacés, la première place revient aux crevettes. Les essais d'élevage expérimental de crabes, homards et langoustes ont été assez satisfaisants. Pour un élevage extensif de crevettes, sur le principe japonais, on obtient des jeunes à partir des mères, maintenues dans des bassins de béton ou de céramique de 10 x 10 x 2 m, avec un système de circulation de l'eau. Les jeunes fraîchement éclos sont élevés dans des bassins semblables, puis transférés dans des bassins d'élevage. La densité de l'ensemencement est de 10 - 12 500 individus/ha. Dans les bassins, elle est encore plus grande. Un nombre aussi élevé dans un volume d'eau modéré peut induire l'agression des crevettes qui viennent de muer et ont encore des téguments externes minces par d'autres individus. Dans la nature, le cannibalisme post exuvial est considérablement réduit par le nombre plus petit d'individus par

unité de surface et aussi, c'est une règle, parce que les Décapodes muent à l'abri des autres animaux, dans les broussailles de plantes, les fissures des rochers, sous les pierres, dans les trous, etc. Il est intéressant d'observer que chez les grosses espèces de Stomatopodes, il se produit pour la plupart des individus un synchronisme entre les mues avec rythmes pré- et post-exuviaux, ce qui réduit sérieusement le préjudice qu'engendre le cannibalisme post-exuvial. En élevage artificiel de crevettes, on peut aussi réduire le cannibalisme post-exuvial en construisant pour les animaux proches de la mue des abris en pierres, branchages, grosses coquilles de Mollusques sur le fond des étangs et des bassins. On peut aussi utiliser pour les crabes, les homards et les langoustes, des tubes de polyéthylène ou de céramique d'un diamètre suffisant. L'usage de tubes en fer n'est pas recommandé, les oxydes de fer ayant une action néfaste sur les animaux. On peut, dans une certaine mesure, prévenir le cannibalisme post-exuvial par l'apport d'un excédent de nourriture. Mais les reliefs de repas altèrent la qualité de l'eau et il y a, de plus, un gaspillage conséquent d'aliments. D'après nos recherches (Goloubev et Majilis, 1977), les jeunes écrevisses, nées le même jour, muent avec un synchronisme assez satisfaisant. Les résultats obtenus avec les juvéniles d'autres espèces le confirment aussi. En conséquence, il faut des juvéniles d'âge approximativement identique pour coloniser un étang ou un bassin. Enfin tous les animaux ne muent pas en même temps. Quand une partie des individus mue, la majorité de ceux qui restent se retrouve à des stades de pré- ou postmue, caractérisés par une activité alimentaire très diminuée. Parfois, lorsque l'on maintient les femelles en maturation ovarienne dans des bassins, la présence d'abris peut rendre difficile le contrôle de la fécondation et de la qualité du développement des produits germinaux. Les femelles de Décapodes qui les incubent ne muent pas. On peut donc maintenir sans abri, un groupe de femelles de tailles assez voisines et fécondées en même temps. La durée du développement embryonnaire de différents Décapodes, y compris d'espèces potentielles pour l'aquaculture, a été notée dans les tableaux 7 et 9. Avec ces données, on peut déterminer les délais approximatifs des mues pour les femelles.

Après le stade de postmue, quand leur exosquelette est devenu suffisamment rigide, on peut transférer les femelles auprès des mâles pour renouveler la fécondation.

L'un des problèmes importants de l'élevage des Décapodes semble l'abaissement des dépenses de matière et d'énergie dans la formation de matière exuviale. On a indiqué (tableau 26) que la valeur totale des rejets exuviaux, en période estivale, chez l'écrevisse, *Astacus astacus*, qui est également un sujet potentiel d'élevage, dépasse largement celle de la croissance somatique. Une quantité énorme de nourriture est utilisée pour la formation de la matière exuviale dont le résultat est l'abaissement du coefficient d'assimilation. La réduction des pertes d'énergie chez les Décapodes, au moment des mues, est un problème actuel. On a montré pour les crabes, qu'une alimentation enrichie en sucres (glucose ou fructose) entraînait l'amincissement de leur carapace et partant de là, augmentait la croissance des tissus mous (Johnsen, 1974). De semblables recherches sur d'autres Décapodes auront une grande portée pratique.

L'accroissement pondéral des rejets exuviaux et l'accélération de la fréquence de mues, chez de gros Décapodes, peut s'avérer efficace dans l'utilisation des exuvies comme source de différentes fractions organiques et minérales. Dans ce cas, l'accroissement de la fréquence des mues permet d'obtenir, à partir d'un seul individu, plusieurs exosquelettes et corrélativement une quantité plus grande de chitine.

On peut induire les mues par différents moyens, le plus simple étant la section des pédoncules oculaires, en se plaçant dans des conditions de température supérieures à celle du blocage de la mue. Cette opération raccourcit fort la durée des intermues, lorsque les animaux ne sont pas en prémue (Passano, 1960 b). Toutefois, les Crustacés épédonculés se montrent peu viables en l'absence du système hormonal. On a montré aussi que l'injection de 20-hydroxyecdysone, ou hormone de mue des Crustacés, et de stéroïdes apparentés réduisait l'intervalle entre les mues sans changement de la viabilité des individus. Mais l'injection massive des Crustacés ayant pour but la récolte d'exosquelettes, est impossible. Elle n'a de sens que pour des recherches de laboratoire. On peut, en aquaculture, raccourcir les intermues par un accroissement de la température, la création d'une photopériode optimale et un apport assuré et correspondant de nourriture. On a montré qu'en élevant le taux de protéines dans la nourriture (jusqu'à 40-60 %), on augmentait la fréquence des mues du homard *Homarus americanus* (Castell et Budson, 1974). Pour obtenir des exosquelettes d'animaux, on peut les isoler par des cloisons dans des bassins peu profonds. Puisque les Décapodes ne se nourrissent pas avant et juste après la mue, des contrôles journaliers des bassins sont largement suffisants pour récolter les exuvies. La durée des intermues peut être parfaitement déterminée en fonction du poids et du Q10 de la température d'accélération de la fréquence des mues, au moyen des équations établies.

La chitine est le composé essentiel de la fraction organique des exosquelettes. Elle et son composé hydrolysé, le chitosan, ont de larges applications dans différents domaines de la technique et de la médecine. On peut, grâce à eux, précipiter les impuretés des eaux polluées d'égouts, accroître la durée d'activité des pesticides, protéger les préparations pharmaceutiques, augmenter la fermeté et la viscosité des émulsions de colorants solubles dans l'eau, améliorer la qualité du papier et des fibres artificielles cellulosiques, extraire de l'eau des combinaisons de métaux, uranium, zinc, plomb, cadmium, etc. Les produits tirés de la chitine sont aussi employés dans l'industrie pharmaceutique pour la production de médicaments actifs dans la cicatrisation des plaies. De plus, des carapaces de crevettes sont ajoutées à la nourriture de plusieurs espèces de poissons (Bouikov et al., 1979 ; Grawitz 1975). On extrait actuellement la chitine des déchets traités de crevettes, crabes, homards, récoltés par la pêche industrielle. Selon les informations, la pêche mondiale de crevettes tourne autour de 670 000 tonnes par an, ce qui permet l'extraction de 28 000 tonnes de chitosan par an. Au Japon, dans les dernières années, on a récupéré seulement 56 tonnes par mois et aux U.S.A. environ 28. Il est prévu d'utiliser le krill pour extraire le chitosan, en raison de ses réserves importantes.

On doit tenir compte des règles établies pour les processus de mue des Crustacés dans le choix du moment optimal de leur pêche industrielle. Ainsi, la pêche au chalut, au moment de la mue massive des crevettes, en mer de Barents, conduit à d'énormes pertes dans la récolte, conséquence des lésions mécaniques chez des animaux qui ont fraîchement mué. La mue massive qui survient au moment de l'offensive de la période chaude est liée, pour les Crustacés, d'une manière tout à fait caractéristique à son blocage par la température. Elle est provoquée parce que la plupart des individus parviennent rapidement aux stades de prémue pendant la longue période d'hiver. C'est pour cette raison que la pêche est meilleure en hiver qu'en été, lorsque la majeure partie des individus a déjà mué et qu'ils sont pourvus de téguments solides. Les Reptantia, crabes, écrevisses, homards, langoustes, muent habituellement dans des endroits abrités et ne sortent qu'après une complète solidification de leur carapace. On peut donc procéder à leur pêche à tout moment puisque la partie "muante" de la population ne peut être piégée par

les instruments de pêche.

Il est facile de fixer expérimentalement la température de blocage des mues chez les Crustacés. Pour ce faire, on place un groupe d'individus mâles et de femelles ovigères, de dimensions identiques et assez petites, dans des récipients contenant de l'eau à différentes températures, depuis la température moyenne d'été jusqu'à la température minimale d'hiver. La nourriture est distribuée en quantité suffisante et les bacs sont contrôlés périodiquement. On note les mues en fonction de la présence d'exuvies ou de leurs fragments. Si pour une température anormalement basse, les individus n'ont pas mué, dans un délai supérieur au double ou au triple du  $D_{ex}$  caractéristique de la taille du groupe, on peut considérer cette température comme proche de celle du blocage des mues. Pour une plus grande précision de cette température, on peut épédonculer les animaux qui n'ont pas mué (on coupe à sa base le pédoncule oculaire avec de petits ciseaux pointus). Si l'on n'observe toujours pas de mue, on peut conclure que la température ainsi fixée bloque bien les processus de mue. Nous avons donné dans le tableau 2, la température de blocage de la mue pour quelques espèces de Décapodes.

Une perte d'animaux importante a lieu lors de leur transfert, rendu nécessaire pour la réalisation de travaux d'acclimatation ou le transport d'une production commerciale sous forme vivante, etc... Dans ce cas, pour faire baisser la mortalité des individus qui ont mué, on recommande de faire ce transport à une température très basse, assurée en été par une couverture de glace ou de neige carbonique. On réduit ainsi l'intensité respiratoire des Crustacés, ce qui écarte, dans une large mesure, le danger d'un déficit en oxygène.

Les recommandations faites ici n'ont, certainement, qu'un caractère général. Il faut les concrétiser pour les espèces utilisées en aquaculture en accord avec les particularités de leur biologie et de leur écologie. Cependant, les résultats déjà obtenus et les conclusions préliminaires que l'on peut en tirer permettent d'orienter les recherches futures en vue de diminuer la perte de matière et d'énergie au moment des mues, de réduire les traumatismes post-exuviaux et le cannibalisme. Il faudra, sans aucun doute, une étude ultérieure des aspects quantitatifs de la reproduction et de la mue des Crustacés pour perfectionner la biotechnique de leur élevage en aquaculture, ce qui présente une importance pratique énorme.

Dans les conditions contemporaines de progrès scientifique et technique, les cadences d'utilisation par l'homme des ressources naturelles dépassent les cadences de leur restauration naturelle. C'est pourquoi, en évaluant les normes de prélèvement au sein de populations à caractère industriel, on doit avant tout se laisser guider par les lois générales de la reproduction des Invertébrés aquatiques. Dans ce cas, seulement, on peut espérer des relations optimales entre l'homme et la nature.

## LITTÉRATURE EN LANGUE RUSSE

1. Аболмасова Г. И. Интенсивность дыхания краба-водолюба *Xantho hydrophilus* (Herbst).— Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 1, с. 114—117.
2. Аболмасова Г. И. Питание и анализ некоторых элементов баланса энергии у черноморских крабов.— Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 6, с. 62—70.
3. Аболмасова Г. И. Плодовитость и расход энергии на образование яиц у некоторых черноморских крабов.— В кн.: Энергетический обмен водных животных. М., 1973, с. 50—52.
4. Аболмасова Г. И. Траты энергии на дыхание и репродукцию яиц у *Gammarus olivii* из Черного моря.— В кн.: Биология моря. Киев, 1975, вып. 33, с. 68—73.
5. Алексеев В. Р. Влияние диапаузы циклопов на их биологию и продукцию во временных водоемах дельты Волги.— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 74—80.
6. Алехнович А. В., Кулеи В. Ф. Элементы экологии пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* при выращивании на сбросной воде Березовской ГРЭС.— В кн.: Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. УННЮ «Фауна Полесья». Гомель, 1982, с. 167—170.
7. Афанасьева Э. Л. Биология байкальской эпишуры.— Новосибирск: Наука, 1977.— 144 с.
8. Бабицкий В. А. Соматическая, генеративная продукция и размеры планктонных ракообразных.— Экология, 1976, № 5, с. 48—52.
9. Бабицкий В. А., Крючкова Н. М. Энергетический баланс популяции *Eurycerus lamellatus* (O. F. Müller) в условиях мезотрофного озера.— Вестн. БГУ, Сер. II, 1970, № 3, с. 42—45.
10. Байчоров В. М. Сравнительная характеристика репродуктивного цикла двух видов бокоплавов различной экологической валентности из фауны БССР.— В кн.: Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии: Тез. докл. IV зоол. конф. БССР. Минск, 1976, с. 4—5.
11. Байчоров В. М. Энергетическая оценка генеративного роста ракообразных различной экологической валентности.— Вестн. АН БССР. Сер. биол. наук, 1979, № 2, с. 100—101.
12. Байчоров В. М. Эколого-энергетическая характеристика размножения некоторых видов пресноводных ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1980.— 24 с.
13. Байчоров В. М. Плодовитость *Streptocephalus torvicornis* при выращивании в постоянных терморегимах.— В кн.: Гидробиологические исследования водоемов юго-западной части СССР. Киев, 1982, с. 7—8.

## LITTÉRATURE EN LANGUE RUSSE

1. Abolmassova, G.I. - Intensité de la respiration du crabe hydrophile Xantho hydrophilus (Herbst). - J. Hydrobiol., 1969, 5, 4, 114-117.
  2. Abolmassova, G.I. - Alimentation et analyse de quelques éléments de la balance énergétique chez les crabes de la mer Noire. - J. Hydrobiol., 1970, 6, 6, 62-70.
  3. Abolmassova, G.I. - Fécondité et dépense d'énergie dans la formation des oeufs de quelques crabes de la mer Noire. - Dans "Echange d'énergie chez les animaux aquatiques". Moscou, 1973, 50-52.
  4. Abolmassova, G.I. - Dépenses d'énergie pour la respiration et la production d'oeufs chez Gammarus olivii de la mer Noire. - Dans "Biologie marine", Kiev, 1975, 33, 68-73.
  5. Alexeev, V.R. - Influence de la diapause des Cyclops sur leur biologie et production dans les bassins aquatiques temporaires du delta de la Volga. - Dans "Bases d'étude des écosystèmes d'eau douce". Léninegrad, 1981, 74-80.
  6. Alexnovitch, A.V. et Koulech V.V. - Eléments d'écologie de la crevette d'eau douce Macrobrachium nipponense. - Rapport de thèse - Conférences scientifiques pratiques YMNO "Faune d'une région boisée" Homel, 1982, 167-170.
  7. Afanasseva, E.L. - Biologie des épishures du lac Baïkal. - Novossibirsk, Sciences, 1977. - 144 p.
  8. Babitski, V.A. - Production somatique, germinale et tailles des Crustacés planctoniques. - Écologie, 1976, 5, 48-52.
  9. Babitski, V.A. et Krioutchkova N.M. - Balance énergétique d'une population d'Eurycercus lamellatus O.F. Müller dans les conditions méso-trophiques d'un lac. - Nouv. Biélor. Ser. 2, 1970, 3, 42-45.
  10. Baitchorov, V.M. - Caractères comparatifs du cycle de reproduction de deux espèces de gammarus d'appartenance écologique différente, de la faune de Biélorussie. - Dans "Bases biologiques pour l'adaptation, la reproduction et la sauvegarde du monde animal de Biélorussie". Rapport de thèse. IV., Conf. Zool. Biélorussie, Minsk, 1976, 4-5.
  11. Baitchorov, V.M. - Estimation énergétique de la croissance germinale des Crustacés, d'appartenance écologique différente. - Nouv. Acad. Sci. de Biélorussie, Ser., Sci. Biol., 1979, 2, 100-101.
  12. Baitchorov, V.M. - Caractéristique éco-énergétique de la reproduction de quelques espèces de Crustacés d'eau douce. - Exposé de candidature (Sci. biol.) - Minsk, 1980, 24 p.
  13. Baitchorov, V.M. - Fécondité de Streptocephalus torvicornis dans des conditions d'élevage à température constante. - Dans "Recherches hydro-biologiques sur les bassins de la partie sud-ouest de l'URSS". Kiev, 1982, 7-8.
-

14. Бардач Дж., Ритер Дж., Макларни У. Аквакультура.— М.: Пищ. пром-сть, 1978.— 296 с.
15. Барнард Е. Биохимическая адаптация к пище.— В кн.: Сравнительная физиология животных. М., 1977, т. 1, с. 26—176.
16. Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа.— Тбилиси: Грузмедгиз, 1941.— 84 с.
17. Богатова Н. Б. Роль *Arus cancriformis* Schäffer как вредителя осетровых.— Вопр. ихтиологии, 1959, вып. 12, с. 165—176.
18. Боруцкий Е. В. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* про-фундали Белого озера.— Тр. лимнол. станции в Косине, 1939а, вып. 18, с. 119—136.
19. Боруцкий Е. В. Определение продуктивности бентоса озер путем изучения динамики биомассы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1939б.— 42 с.
20. Буторина Л. Т. Определение продукции кладоцер.— В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 185—192.
21. Быков В. П., Максимов С. И., Школьникова С. С. Использование панциря ракообразных для получения хитина и хитозана.— Рыбное хозяйство, 1979, № 7, с. 61—63.
22. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общей биологии, 1950, т. 11, № 5, с. 367—380.
23. Воронов П. М. Влияние солености на биомассу, рост и созревание артемий в культуре.— В кн.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977, с. 284—286.
24. Галковская Г. А., Ляхнович В. П. Продукция прудового зоопланктона. Сообщ. 1: Продукция ветвистоусых рачков *Daphnia pulex* (De Geer) и *Daphnia longispina* O. F. Müller в опытных прудах (рыбхоз Изобелино).— Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 4, с. 8—15.
25. Галковская Г. А., Суценья Л. М. Рост водных животных при переменных температурах.— Минск: Наука и техника, 1978.— 144 с.
26. Гигиняк Ю. Г. Изменение калорийности водных беспозвоночных в процессе развития на примере некоторых ракообразных.— В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 141—150.
27. Гигиняк Ю. Г. Плодовитость некоторых видов ракообразных сублиторали моря Дейвиса (Антарктика).— Океанология, 1978, т. 13, № 3, с. 537—541.
28. Гигиняк Ю. Г. Калорийность водных беспозвоночных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 43—58.
29. Голубев А. П. Соотношения между соматическим и экзувильным ростом у широкопалого рака.— В кн.: Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. Минск, 1976, с. 14.
30. Голубев А. П. Роль экзувильного вещества зуфаунид в образовании детрита в океане.— Тез. докл. I Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток, 1977, с. 37—38.
31. Голубев А. П. Количественные закономерности экзувильного роста ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1978.— 23 с.
32. Голубев А. П. Роль экзувильных отторжений ракообразных в процессах трансформации вещества и энергии в экосистемах озер. —

14. Bardatch, D., Riter D., et Maklarni, Y. - Aquaculture - Moscou : "Industries alimentaires", 1978, 296 p.
  15. Barnard, E. - Adaptation biochimique à l'alimentation. - Dans "Physiologie animale comparée". Moscou, 1977, 1, 26-176.
  16. Bening, A.L. - Cladocères du Caucase. - Tbilissi, Grouzmedguiz, 1941 384 p.
  17. Bogatova, I.B. - Rôle d'Apus cancriformis Schäffer comme parasite d'esturgeons. - Questions ichtyolog., 1959, 12, 165-176.
  18. Boroutski, E.V. - Dynamique de la biomasse de Chironomus plumosus du lac Blanc. - Cah. de Limnol., Stat. de Kossina, 1939 a, 18, 119-136.
  19. Boroutski, E.V. - Evaluation de la population du benthos par l'étude de la dynamique de la biomasse. - Exposé de candidature, (Sci. Biol.), Moscou, 1939 b. 42p.
  20. Boutorina, L.T. - Evaluation de la production de Cladocères. - Dans "Etude méthodique des biocénoses des bassins intérieurs". Moscou, 1975, 185-192.
  21. Bouikov, V.P., Maximov, S.I. et Chkolnikova, C.C. - Utilisation de la carapace des Crustacés pour l'obtention de chitine et de chitosamine. Exploitation pisc., 1979, 7, 61-63.
  22. Vinberg, G.G. - Intensité du métabolisme et taille des Crustacés. - J. Biol. Gen., 1950, 11, 5, 367-380.
  23. Voronov, P.M. - Influence de la salinité sur la biomasse, la croissance et la maturation des Artemia en culture. - Dans "Recherches écophysiologiques dans des conditions naturelles et expérimentales" Frounze, 1977, 284-286.
  24. Galkovskaia, G.A. et Liakhnovitch, V.P. - Production de zooplancton dans les étangs. 1. Production des Cladocères Daphnia pulex de Geer et Daphnia longispina O.F. Müller dans des étangs d'expérimentation (Pisciculture d'Izobielino). - J. Hydrobiol., 1966, 2, 4, 8-15.
  25. Galkovskaia, G.A. et Souchenia, L.M. - Croissance d'animaux aquatiques à température variable. - Minsk - Sciences et Techniques, 1978, 144 p.
  26. Guiguiniak, I.G. - Variation de la teneur en calories des invertébrés aquatiques dans les processus de développement : exemples de quelques Crustacés. - Dans "Aspects énergétiques de la croissance et de la reproduction des Invertébrés aquatiques". Minsk, 1975, 141-150.
  27. Guiguiniak, I.G. - Fécondité de quelques espèces de Crustacés sublittoraux vivant dans la mer de Davis (Antarctique). - Océanologie, 1978, 13, 3, 537-541.
  28. Guiguiniak, I.G. - Teneur en calories des Invertébrés aquatiques. - Dans "Bases générales d'étude des écosystèmes aquatiques" Leningrad, 1979, 43-58.
  29. Goloubev, A.P. - Corrélations entre la croissance somatique et la croissance exuviale chez les écrevisses à pattes larges. - Dans "Bases biologiques pour l'adaptation, la repopulation et la sauvegarde du monde animal de Biélorussie". Minsk, 1976, 14 p.
  30. Goloubev, A.P. - Rôle de la matière exuviale des Euphausiacés dans la formation des détritiques de l'océan. - Rapport de thèse., Conf. sur la biol. mar., Vladivostock, 1977, 37-38.
  31. Goloubev, A.P. - Lois quantitatives de la croissance exuviale des Crustacés. - Exposé de candidature (Sci. biol.) Minsk, 1978, 23 p.
  32. Goloubev, A.P. - Rôle des rejets d'exuvies de Crustacés dans les processus de transformation de la matière et de l'énergie dans les écosystèmes des lacs. - Dans "Tourbillon de matière et d'énergie dans les bassins aquatiques", 2, "Eléments du tourbillon biotique". Irkoutsk, 1981, 126-128.
-

- В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах, вып. 2. Элементы биотического круговорота. Иркутск, 1981, с. 126—128.
33. Голубей А. П., Мажылис А. А. Рост і лінійне шыракапалага рака ў ювенільным перыядзе.—Весті АН БССР. Сер. біял. навук, 1977, № 5, с. 100—103.
34. Дроздова Т. В. Хитин и его превращения в природных процессах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1957.— 18 с.
35. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных.— Киев: Наукова думка, 1972.— 145 с.
36. Зелезинская Л. М. Естественная смертность некоторых форм ихтно- и зоопланктона Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Одесса, 1966.— 20 с.
37. Зеликман Э. А., Лукашевич И. П., Дробышева С. С., Дегтярева А. А. Колебания численности выметываемых яиц у баренцевоморских ракообразных *Thysanoessa inermis* Kr. и *T. raschii* (M. Sars) (Euphausiacea).— Океанология, 1980а, т. 20, № 6, с. 1090—1097.
38. Зеликман Э. А., Лукашевич И. П., Дробышева С. С., Дегтярева А. А. Элиминация яиц и молоди баренцевоморских ракообразных *Thysanoessa inermis* и *T. raschii* (Euphausiacea).— Океанология, 1980б, т. 20, № 5, с. 915—921.
39. Иванов В. Н. К методике определения плодовитости у пойкилотермных животных.— Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 1, с. 99—102.
40. Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем.— Л., 1979, с. 155—169.
41. Иванова М. Б., Умнов А. А. Способы определения продукции популяций водных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 133—139.
42. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Членистоногие.— М.: Наука, 1979.— 224 с.
43. Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии.— В кн.: Физиология морских животных. М., 1966, с. 3—45.
44. Каревич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов.— М.: Пищ. пром-сть, 1975.— 432 с.
45. Кауфман Э. С. Особенности половых циклов у беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт: Морфологические и эволюционные аспекты проблемы.— Л.: Наука, 1977.— 227 с.
46. Кизеветтер И. В. Биохимия сырья водного происхождения.— М.: Пищ. пром-сть, 1973.— 423 с.
47. Кирсинцу А. И., Лаугасте К. Э. Некоторые аспекты влияния температуры на обмен вещества рыб.— В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 371—374.
48. Ковальчук Т. В. Экология, биология размножения и продукция бокоплавов *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) и *P. crassus* (G. O. Sars) в водохранилищах Днепра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1972.— 29 с.
49. Кожова О. М., Кузеванова Е. Н., Помазкова Г. И. Исследования продукционных характеристик копепод озера Хубсугул (МНР).— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 86—92.
50. Кокова В. Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных.— Новосибирск: Наука, 1982.— 168 с.
51. Копп Ф. И., Маркианович Е. М. О разрушающих хитин бактериях в Черном море.— Докл. АН СССР, 1950, т. 75, № 6, с. 859—862.
52. Крючкова Н. М. Некоторые закономерности питания и роста вет-

33. Goloubev, A.P. et Majilis, A.A. - Croissance et mue de l'écrevisse à pattes larges en période juvénile - Nouv. Acad. Sci. de Biélorussie, série Sci. Biol., 1977, 5, 100-103.
34. Drozdova, T.V. - La chitine et ses transformations dans les processus naturels. - Exposé de candidature (Sci. Biol.), Moscou 1957, 18 p.
35. Zaika, V.E. - Production spécifique des Invertébrés aquatiques. - Kiev, Réflexion scientifique, 1972, 145 p.
36. Zelezinskaia, L.M. - Mortalité naturelle de quelques formes ichtyo- et zooplanctoniques de la mer Noire - Exposé de candidature, (Sci. biol.), Odessa, 1966, 20p.
37. Zelikman, E.A., Loukachevitch, I.P., Drobouicheva, S.S. et Degtiareva, A.A. - Variations de la quantité des oeufs émis par les Crustacés de la mer de Barents : Thysanoessa inermis Kroyer et I. raschii (M. Sars) (Euphausiacea). - Océanologie, 1980a, 20, 6, 1090-1097.
38. Zelikman, E.A., Loukachevitch, I.P., Drobouicheva, S.S. et Degtiareva, A.A. - Elimination des oeufs et des juvéniles des Crustacés de la mer de Barents : Thysanoessa inermis et I. raschii (Euphausiacea). - Océanologie, 1980b, 20, 5, 915-921.
39. Ivankov, V.N. - Pour une méthode de détermination de la fécondité chez les animaux poïkilothermes. - J. Hydrobiol., 1974, 10, 1, 99-102.
40. Ivanova, M.B. - Production de Crustacés planctoniques. - Dans "Bases générales d'étude des écosystèmes aquatiques". Léninegrad, 1979, 155-169.
41. Ivanova, M.B. Oumnov, A.A. - Méthodes de détermination de production des animaux aquatiques. - Dans "Bases générales d'étude des éco-systèmes aquatiques". Léninegrad, 1979, 133-139.
42. Ivanova-Kazas O.M. - Embryologie comparée des Invertébrés. Moscou, Sciences, 1979, 224 p.
43. Ivlev, V.C. - Elements d'hydrobiologie physiologique. - Dans "Physiologie des animaux marins". Moscou, 1966, p.3-45.
44. Karpevitch, A.F. - Théorie et pratique d'acclimatation des organismes aquatiques. - Moscou, Ind. alim., 1975, 432 p.
45. Kaufman, Z.S. - Caractères particuliers des cycles sexuels chez les Invertébrés de la mer Blanche comme l'adaptation à l'existence sous de grandes latitudes. Aspects morphologiques et évolutifs. - Léninegrad, Sciences, 1977, 227 p.
46. Kizevetter, I.V. - Biochimie de matières premières d'origine aquatique. - Moscou, Ind. alim., 1973, 423 p.
47. Kirssipouou, A.I. et Laougaste, K.E. - Quelques aspects de l'influence de la température sur l'échange de matière des poissons. - Dans "Bases de bioproduktivité des bassins intérieurs prébaltiques". Vilna, 1975, 371-374.
48. Kovaltchouk, I.B. - Ecologie, biologie, reproduction et production des Amphipodes Pontogammarus maeoticus (sow.) et P. crassus. (G.O. Sars) dans les réservoirs du Dniepr. - Exposé de candidature (Sci. biol.) Kiev, 1972, 29 p.
49. Kojova, O.M., Kouzevanova, E.N. et Pomazkova G.I. - Recherches des caractéristiques de production des Copépodes du lac Koubssougoul (M.N.R.). - Dans "Bases d'étude des écosystèmes d'eau douce". Léninegrad, 1981, 86-92.
50. Kokova, V.E. - Culture continue d'Invertébrés. - Novossibirsk, Sciences, 1982, 168 p.
51. Kopp, F.I., Markianovitch, E.M. - A propos de bactéries détruisant la chitine dans la mer Noire. - Cahiers Acad. Sci. URSS, 1950, 1, 75, 6, 859-862.
52. Krioutchkova, N.M. - Quelques lois de nutrition et de croissance du Cladocère Eurycercus lamellatus, O.F. Müller. - Cah. Sci. Ecole Sup., 1969, 9 (69), 35-38.

- вистоусого рака *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller).—Науч. докл. высшей школы, 1969, № 9 (69), с. 35—38.
53. Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. Утилизация энергии пищи ветвистоусым раком при разных трофических условиях.—Экология, 1971, № 4, с. 44—50.
54. Кузичкин А. П. Влияние температуры на сезонную динамику численности и плодовитости *Leptodora kindtii* (Focke) (*Cladocera*) в районах подогретых вод Конаковской ГРЭС.—Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 2, с. 71—75.
55. Кузнецова И. А. Трансформация энергии у ракообразных рода *Balanus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—М., 1974.—27 с.
56. Курандина Д. П. Некоторые данные о размножении и плодовитости каспийских гаммарид в Кременчугском водохранилище.—Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 5, с. 35—41.
57. Куренков И. И. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дадьнем (Камчатка).—Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океаногр., 1975, т. 97, с. 115—128.
58. Лебедева Л. И. Рост, размножение и продукция кладоцер водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—М., 1968.—24 с.
59. Лебедева Л. И., Рахманова А. Х. Особенности воспроизводства ветвистоусых ракообразных в рисовых полях Узбекистана.—Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1978, т. 22, с. 183—208.
60. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе.—М.: Изд-во иностр. лит., 1957.—296 с.
61. Макаров Ю. Н., Лисовская В. И. Артемия Куяльницкого лимана как кормовой объект для развития морехозяйств в северо-западной части Черного моря.—В кн.: II Всесоюзная конференция по биологии шельфа, ч. 2. Севастополь, 1978, с. 72—73.
62. Макарова Н. П., Заика В. Е. Связь между ростом животных и количеством усвоенной пищи.—Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 3, с. 5—13.
63. Манская С. Н., Дроздова С. В. Геохимия органического вещества.—М.: Наука, 1964.—316 с.
64. Мацкявичене Г. И. Некоторые особенности обмена веществ у широкопалого рака.—В кн.: Биология речных раков водоемов Литвы. Вильнюс, 1979, с. 85—120.
65. Медников Б. М. Температура как фактор развития.—В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М., 1977, с. 7—52.
66. Методы определения продукции водных животных.—Минск: Вышэйшая школа, 1968.—246 с.
67. Мицкевич О. И. Продукция *Gmelinoides fasciatus* Stebb., акклиматизированного в озере Отрадном (Ленинградская обл.).—В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1980, вып. 25, с. 18—28.
68. Мицянина І. Ф. Зміненні вагі і каларійнасці ў *Daphnia magna* у працэсе эмбрыягенезу.—Весті АН БССР. Сер. біял. навук, 1978, № 4, с. 85—88.
69. Моисеев П. А. Промысловая продукция Мирового океана и ее использование.—В кн.: Биология океана. М., 1977, т. 2, с. 289—231.
70. Моисеев П. А. Мировой океан и его биологические ресурсы.—М.: Знание, 1983.—39 с.
71. Мордухай-Болговский Ф. Д., Старобогатов Я. И. Класс ракообразные *Crustacea*.—В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л., 1977, с. 213—218.

53. Krioutchkova, N.M. et Rybak, V.K. - Utilisation de l'énergie des aliments par un Cladocère dans différentes conditions trophiques.- Ecologie, 1971, 4, 44-50.
54. Kouzitchkine, A.P. - Influence de la température sur la dynamique saisonnière du nombre et de la fécondité de Leptodora kindtii (Focke) (Cladocera) dans les zones d'eaux chaudes de la centrale hydroélectrique de Konakova. - J. Hydrobiol., 1975, 11, 2, 71-75.
55. Kouznetzova, I.A. - Transformation de l'énergie chez les Crustacés du genre Balanus. - Autoref. Diss. Candid. Sci. Biol. - Moscou, 1974, 27 p.
56. Kourandina, D.P. - Quelques données sur la reproduction et la fécondité des gammares de la mer Caspienne dans le bassin de retenue de Krementchoug. - J. Hydrobiol., 1975, 11, 5, 35-41.
57. Kourenkov, I.I. - Cycle vital de Daphnia longiremis Sars dans le lac Dalnem (Kamtchatka). - Nouv. Oc. Pac. N.I.I., Pisc. et Oceanogr., 1975, 97, 115-128.
58. Lebedeva, L.I. - Croissance, reproduction et production des Cladocères des bassins de retenue des eaux. - Autoréf., Diss. Cand. Sci. Biol. Moscou, 1968, 24 p.
59. Lebedeva, L.I. et Rakhmanova, A.K. - Particularités de la reproduction des Cladocères dans les rizières d'Ouzbekistan. - Trav. Soc. Hydrobiol., 1978, 22, 183-208.
60. Lek, D. - Le nombre des animaux et sa régulation dans la nature. - Ed. Lit. Etrang., 1957. - 296 p.
61. Makarov, I.N. et Lisovskaia, V.I. - Les Artemia du liman de Kouialnits, aliments potentiels pour une exploitation marine dans le nord-ouest de la mer Noire. - Dans "Conf. gen. sur la Biologie des fonds.", 2, Sebastopol., 1978, 72-73.
62. Makarova, N.P. et Zaika, V.E. - Relation entre la croissance des animaux et la quantité de nourriture assimilée. - J. Hydrobiol., 1971, 7, 3, 5-13.
63. Manskaia, S.N. et Drozdova, S.V. - Géochimie de la matière organique. - Moscou, Sciences, 1964, 316 p.
64. Matskiavitchene, G.I. - Quelques particularités du métabolisme des écrevisses. - Dans "Biologie des écrevisses des eaux de Lithuanie", Vilna, 1979, 85-120.
65. Mednikov, B.M. - La température comme facteur de croissance. - Dans "Milieu extérieur et organisme en développement", Moscou, 1977, 7-52.
66. Méthodes de production des animaux aquatiques, Minsk, Ecole Sup., 1968, 246 p.
67. Mitskevitch, O.I. - Production de Gmélinoïdes fasciatus Stebl, acclimaté dans le lac Otradno (distr. Leningrad). - Dans "les bassins aquatiques intérieurs", Leningrad, 1980, 25, 18-28.
68. Mitsianina, I.F. - Variation du poids et de la teneur en calories de Daphnia magna au cours des processus d'embryogénèse. - Nouv. Ac. Sci. Biélorussie., Sér. Biol., 1978, 4, 85-88. (en biélorusse).
69. Moisseev, P.A. - L'exploitation des océans et son utilisation. - Dans "Biologie de l'océan", Moscou, 1977, 2, 289-291.
70. Moisseev, P.A. - L'océan et ses ressources biologiques. - Moscou, Savoir, 1983, 39 p.
71. Mordoukhai-Boltovski, F.D. et Starobogatov I.I. - La classe des Crustacés. - Dans "Détermination des Invertébrés d'eau douce de la partie européenne d'URSS", Leningrad, 1977, 213-218.

72. Нефедов В. Н. Размножение длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* в водоемах Волго-Ахтубинской поймы.— Тр. Волгогр. отд. НИИ оз. и речн. хоз-ва, 1974, т. 8, с. 68—73.
73. Никогосян А. А. Продукция *Daphnia longispina* (Cladocera) в озере Севан по данным 1977 г.— Биол. журн. Армении, 1982, т. 35, № 2, с. 134—137.
74. Новоселов В. А., Соловов В. П. Природные скопления яиц артемии и организация их лонска.— Рыбное хозяйство, 1981, № 1, с. 44—45.
75. Общие основы изучения водных экосистем.— Л.: Наука, 1979.— 273 с.
76. Остапеня А. П., Павлютин А. П., Бабицкий В. А. Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных (Cladocera).— Журн. общей биологии, 1968, т. 29, № 3, с. 289—313.
77. Остапеня А. П., Сергеев А. И. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных.— Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, № 1, с. 177—183.
78. Пардаев Ш. О продукции массовых видов кладоцер высокогорного озера Яшилкуль на Памире.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. к Рос. респ. совещ. Иркутск, 1979, секц. 1, с. 132—133.
79. Петина Т. С., Павлова Е. В., Миронов Г. Н. Структура пищевых сетей, передача и использование энергии в планктонных сообществах Черного моря.— В кн.: Биология моря. Киев, 1970, вып. 19, с. 3—43.
80. Плохинский Н. А. Биометрия.— Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961.—364 с.
81. Полищук Л. В., Романовский Ю. Э. Теоретический подход к расчету продукции водных животных.— Журн. общей биологии, 1980, т. 41, № 5, с. 645—654.
82. Проссер Л. Обмен воды: осмотический баланс, гормональная регуляция.— В кн.: Сравнительная физиология животных. М., 1977, т. 1, с. 26—176.
83. Пущаева Т. Я. Биология *Daphnia magna* Straus и продукция ее популяции в оз. Бугаево (Красноярский край).— Гидробиол. журн., 1976, т. 12, № 1, с. 105—108.
84. Романова З. А. Эколого-энергетическая оценка репродукции бентосных морских ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1978.—24 с.
85. Романова З. А., Хмелева Н. Н., Стрельникова В. М. Энергетический эквивалент кладок у креветок из разных географических зон обитания.— В кн.: II Всесоюзная конференция по биологии шельфа. Тез. докл., ч. 1. Вопросы общей биологии шельфа. Севастополь, 1978, с. 84—85.
86. Роцин В. Е. Расход вещества и энергии за период эмбриогенеза *Mysis oculata* v. *reliata* (Loven) в южной зоне ареала.— Вестн. АН БССР. Сер. биол. наук, 1978, № 4, с. 108—110.
87. Роцин В. Е. Эколого-энергетическая характеристика эмбрионального развития некоторых пресноводных ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1980.—24 с.
88. Роцин В. Е., Бакулин А. М. Эколого-энергетическая характеристика ранних стадий онтогенеза широкопалого рака *Astacus astacus*.— Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели (Одесса, 22—25 ноября 1977). М., 1977, с. 78—80.

72. Nefedov, V.N. - Reproduction de l'écrevisse Astacus leptodactylus dans les marais de Volgo-Akhtoubine. - Trav. Sect. N.I I. Expl. Lacs et riv., 1974, 8, 68-73.
73. Nikogossian A.A. - Production de Daphnia longispina (Cladocera) dans le lac Sevan, d'après les données de 1977. - J. Biol. Arménie, 1982, 35, 2, 134-137.
74. Novosselov, V.A. et Solovov, V.P. - Accumulations naturelles d'oeufs d'Artemia et organisation de leur récolte. - Exploit. poiss., 1981, 1 44-45.
75. Bases d'étude des écosystèmes aquatiques. - Leningrad, Sciences, 1979 273 p.
76. Ostapenia, A.P., Pavlioutine, A.I. et Babitski, V.A. - Transformation de l'énergie alimentaire chez quelques espèces de Crustacés planctoniques (Cladocera). - J. Biol. Gen., 1968, 29, 3, 289-313.
77. Ostapenia, A.P. et Sergueev, A.I. - Réserve en calories de la matière sèche des Invertébrés aquatiques comestibles. - Questions d'Ichtyol., 1963, 3, 1, 177-183.
78. Pardaiev, Ch. - Sur la production des espèces massives de Cladocères du lac de montagne Iachilkoul dans le Pamir. - Dans "Problèmes d'écologie de la région prébaikale". Rapport de thèse. Rep. d'Irkoutsk, 197, Sect. 1, 132-133.
79. Petipa, T.C., Pavlova, E.V. et Chironov, G.N. - Structure des réseaux alimentaires. Transfert et utilisation de l'énergie dans les associations planctoniques de la mer Noire. - Dans "Biologie marine", Kiev, 1970, 19, 3-43.
80. Plokhinski, N.A. - Biométrie. - Novossibirsk, Ed. Co. Ac. Sci. URSS, 1961, 364 p.
81. Polichouk, L.V. et Romanovski, I.E. - Principes théoriques du calcul de production des animaux aquatiques. - J. Biol. Gen., 1980, 41, 5, 645-654.
82. Prosser, L. - Métabolisme de l'eau : balance osmotique, régulation hormonale. - Dans "Physiologie animale comparée", Moscou, 1971, 1, 26-176.
83. Pouchaeva, I.I. - Biologie de Daphnia magna Straus et production de sa population dans le lac Bougaevo (district de Krasnoïarsk). - J. Hydrobiol., 1976, 12, 1, 105-108.
84. Romanova, Z.A. - Evaluation éco-énergétique de la reproduction des Crustacés marins benthiques. - Autoréf. dans Diss... cand. Sci. Biol., Sebastopol, 1978, 24 p.
85. Romanova, Z.A., Khmeleva, N.N. et Strelnikova, V.M. - Equivalent énergétique des pontes de crevettes provenant de zones géographiques différentes. - Dans "Conf. gen. sur la biologie des fonds.", II. Rapport de thèse, 1, Quest. Biol. Gen..., Sebastopol, 1978, 84-85.
86. Rochine, V.E. - Dépense de matière et d'énergie durant l'embryogénèse de Mysis oculata v. relicta (Loven) dans une aire méridionale. - Nouv Ac. Sci. Biélorussie, Sér. Sci. Biol., 1978, 4, 108-110.
87. Rochine, V.E. - Caractéristique éco-énergétique du développement embryonnaire de quelques Crustacés d'eau douce. - Autoref. Diss. Cand. Sci. Biol., Minsk, 1980, 24 p.
88. Rochine, V.E. et Bakouline, A.M. - Caractéristique éco-énergétique des premiers stades de l'ontogénèse de l'écrevisse Astacus astacus. - Rapport de thèse. "Conf. Scientif. pour l'utilisation des Invertébrés, exploités dans des buts alimentaires et techniques", Odessa, 22-25 nov. 1977. Moscou, 1977, 78-80.

89. Рощина Н. Н. Оогенез *Streptocephalus torvicornis*.— В кн.: Закономерности развития органического мира и научные основы его использования. Минск, 1978, с. 153—154.
90. Садырин В. М., Хакимулин А. А. Рост *Lepidurus apus* L. и его продукция в осетровых прудах.— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 130—138.
91. Семенченко В. П. Особенности биологии и эколого-продукционная характеристика реликтового бокоплава *Pontoporeia affinis*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1980.— 24 с.
92. Семенова Л. М. Адаптивные черты кутикулы ракообразных и ее морфологические особенности в ряду членистоногих.— Зоол. журн., 1963, т. 42, № 8, с. 1155—1160.
93. Смирнов Н. Н. Биология ветвистоусых ракообразных (Итоги науки и техники: Зоология беспозвоночных, т. 3).— М.: ВИНТИ, 1975.— 118 с.
94. Солдатова И. Н. Энергетический баланс бокоплава *Pontogammarus maoticus*.— Океанология, 1970, т. 10, № 1, с. 166—175.
95. Степанов В. Н. Мировой океан.— М.: Знание, 1974.— 256 с.
96. Стрельникова В. М. Размножение и плодовитость изопод Японского моря.— Тр. ВНИРО, 1971, т. 86, № 6, с. 55—60.
97. Стрельникова В. М. Элементы энергетического баланса у *Idotea ochotensis* и *Cymodoce acuta* из Японского моря.— В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. М., 1974, с. 124—126.
98. Стрельникова В. М. Некоторые черты биологии и элементы энергетического баланса *Idotea ochotensis* Brandt и *Cymodoce acuta* Rich. (*Crustacea, Isopoda*) из Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1975.— 23 с.
99. Стрельникова В. М. Изменение калорийности яиц в период эмбрионального развития у десятиногих и равноногих ракообразных.— В кн.: I съезд советских океанологов: Тез. докл. М., 1977, вып. 11, с. 107—108.
100. Стрельникова В. М. Затраты на генеративный рост у самок креветки *Pandalus borealis* в Прибыловском районе Берингова моря.— В кн.: Проблемы рационального использования запасов креветок: Тез. докл. науч. конф. Мурманск, 1980, с. 51—53.
101. Суценья Л. М. Продукция и годовой поток энергии в популяции *Orchestia bottae* M.-Edw. (*Amphipoda — Talitroidea*).— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, 1967, с. 120—134.
102. Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных.— Киев: Наукова думка, 1972.— 196 с.
103. Суценья Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных.— Минск: Наука и техника, 1975.— 208 с.
104. Суценья Л. М., Кларо Р. Количественные закономерности питания и их связь с балансом энергии у промышленного краба *Menippe mercenaria* (Say).— В кн.: Исследования центрально-американских морей (по материалам Советско-кубинской морской экспедиции). Киев, 1966, вып. 1, с. 217—230.
105. Суценья Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функции веса ракообразных.— Докл. АН СССР, 1967, т. 176, № 6, с. 1428—1431.
106. Турпаева Е. П., Гальперин М. В. Влияние плотности поселения на энергетический баланс усюногого ракообразного *Balanus improvisus* в Азовском море.— Океанология, 1980а, т. 20, № 3, с. 525—533.

89. Rochina, N.N. - Ontogénèse de Streptocephalus torvicornis. - Dans "Lois du développement du monde organique et bases scientifiques de son utilisation", Minsk, 1978, 153-154.
90. Sabourine, V.M. et Khakimouline, A.A. - Croissance de Lepidurus apus L. ; sa production dans les étangs d'esturgeons. - Dans "Bases d'étude des écosystèmes d'eau douce", Léninegrad, 1981, 130-138.
91. Sementchenko, V.P. - Particularités de la biologie et caractéristique éco-productionnelle de l'Amphipode vestigial Pontoporeia affinis. - Autoref. Diss... Cand. Sci. Biol., Minsk, 1980, 24 p.
92. Semenova, L.M. - Caractères d'adaptation de la cuticule des Crustacés et particularités morphologiques d'une série d'Arthropodes. - J. Zool., 1963, 42, 8, 1155-1160.
93. Smirnov, N.N. - Biologie des Cladocères. - Bilans des Sciences et Techniques : Zoologie des Invertébrés, T.3, Moscou, VINITI, 1975, 178 p.
94. Soldatova, I. N. - Balance énergétique de l'Amphipode Pontagammarus maoticus. - Océanologie, 1970, 10, 1, 166-175.
95. Stepanov, V.N. - L'océan. - Moscou, Savoir, 1974, 256 p.
96. Strelnikova, V.M. - Reproduction et fécondité des Isopodes de la mer du Japon. - Trav. VNIRO, 1971, 86, 6, 55-60.
97. Strelnikova, V.M. - Éléments de la balance énergétique d'Idotea ochotensis et Cymodoce acuta de la mer du Japon. - Dans "Hydrobiologie et biogéographie... des eaux froides et tempérées de l'océan", Moscou 1974, 124-126.
98. Strelnikova, V.M. - Quelques traits de la biologie et éléments de la balance énergétique d'Idotea ochotensis Brandt et de Cymodoce acuta Rich (Crust. Isop.) de la mer du Japon. - Autoref. Diss... Cand. Sci. Biol., Moscou, 1975, 33 p.
99. Strelnikova, V.M. - Variations de la réserve en calories des oeufs durant le développement embryonnaire des Décapodes et des Isopodes. - Dans "I. Congrès des Océanologues soviétiques". Rapport de thèse, Moscou, 1977, II, 107-108.
100. Strelnikova, V.M. - Dépenses pour la croissance germinale chez les crevettes femelles Pandalus borealis dans la mer de Bering (district de Pribouïlov). - Dans "Problèmes d'utilisation rationnelle des stocks de crevettes". Rapport de thèse, Conf. Sci., Mourmansk, 1980 51-53.
101. Souchénia, L.M.. - Production et flux annuel d'énergie dans les populations d'Orchestia bottae (Mil. Edw.) (Amphipoda talitroidea). - Dans "Structure et dynamique des associations et populations aquatiques", Kiev, 1967, 120-134.
102. Souchénia, L.M. - Intensité respiratoire des Crustacés. - Kiev, Réflexion scientif., 1972, 196 p.
103. Souchénia, L.M. - Les lois quantitatives de la nutrition des Crustacés. - Minsk, Sciences et Techniques, 1975, 208 p.
104. Souchénia, L.M. et Klaro, R. - Lois quantitatives de la nutrition ; leurs liens avec la balance énergétique chez le crabe commercial Menippe mercenaria Say. - Dans "Utilisation des mers d'Amérique Centrale, d'après le matériel de l'expédition marine cubo-soviétique", Kiev, 1966, 1, 217-230.
105. Souchénia, L.M. et Khmeleva, N.N. - La consommation de nourriture comme fonction du poids des Crustacés. - Cah. Acad. Sci. URSS., 1967, 176, 6, 1428-1431.
106. Tourpaeva E.P. et Galperine, M.B. - Influence de la densité de la colonie sur la balance énergétique du Cirripède Balanus improvisus de la mer d'Azov. - Océanologie, 1980 a, 20, 3, 525-533.

107. Турнаева Е. П., Гальперин М. В. Влияние плотности поселения на поток энергии через популяцию усоногого рачка *Balanus improvisus* в Азовском море.— Океанология, 1980б, т. 20, № 4, с. 694—701.
108. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море.— Киев: Наукова думка, 1971.—252 с.
109. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов.— Л.: Наука, 1974.—236 с.
110. Хмелева Н. Н. Трансформация энергии у *Artemia salina* (L.)— Докл. АН СССР, 1967, т. 175, № 4, с. 934—937.
111. Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение *Artemia salina* (L.)— В кн.: Биология моря. Киев, 1968, вып. 15, с. 71—98.
112. Хмелева Н. Н. Связь плодовитости с величиной тела и энергетическим обменом у *Idotea baltica basteri* (Aud.) и у других ракообразных.— Докл. АН СССР, 1969, т. 185, № 1, с. 198—201.
113. Хмелева Н. Н. Плодовитость *Idotea baltica basteri* (Aud.) и возможность ее определения по дыханию.— В кн.: Биология моря. Киев, 1970, вып. 19, с. 123—141.
114. Хмелева Н. Н. Интенсивность генеративного роста ракообразных.— Докл. АН СССР, 1972, т. 207, № 3, с. 707—710.
115. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных.— Киев: Наукова думка, 1973.—183 с.
116. Хмелева Н. Н., Гигиняк Ю. Г. Экологическая и биоэнергетическая характеристика пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (Decapoda, Palaemonidae) из водоема-охладителя.— Зоол. журн., 1982а, т. 41, № 4, с. 600—602.
117. Хмелева Н. Н., Гигиняк Ю. Г. Способ определения числа пометов у ракообразных.— А. с. 910140 (СССР). Оpubл. в Б. И., 1982б, № 9.
118. Хмелева Н. Н., Голубев А. П. Скорость генеративного и экзубивального роста как функция веса ракообразных.— Докл. АН СССР, 1978, т. 240, № 6, с. 1497—1499.
119. Хмелева Н. Н., Романова З. А. Вес и калорийность генеративных продуктов на разных стадиях эмбрионального развития у *Idotea baltica* и *Palaemon adspersus* (Crustacea).— В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 125—132.
120. Хмелева Н. Н., Романова З. А. Изменения массы и калорийности некоторых ракообразных за период эмбриогенеза.— В кн.: Биология моря. Киев, 1978, вып. 46, с. 54—60.
121. Хмелева Н. Н., Роцин В. Е. Продолжительность периода эмбриогенеза у некоторых ракообразных.— В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 85—93.
122. Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. И. Усвоение пищи водными беспозвоночными.— В кн.: Трофология водных животных. М., 1973, с. 108—121.
123. Цукерзис Я. Биология широкопалого рака (*Astacus astacus* L.).— Вильнюс: Минтис, 1970.—208 с.
124. Цукерзис Я. М., Шяштокас И. А., Терентьев А. Л. Численность и структура изолированной популяции широкопалого рака в оз. Бяржюкас (Тракайский р-н).— Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1972, т. 3 (59), с. 85—93.
125. Цхомелидзе О. И., Сергеева Ж. Н. К биологии массовых форм зоопланктона, пригодных для искусственного разведения.— Тр. науч.-исслед. рыбохоз. станции Грузии, 1964, т. 9, с. 21—29.

107. Tourpaeva, E.P. et Galperine, M.V. - Influence de la densité de la colonie sur le flux d'énergie d'une population du Cirripède Balanus improvisus de la mer Rouge. - Océanologie, 1980 b, 20, 4, 694-701.
108. Khailov, K.M. - Métabolisme écologique dans la mer.- Kiev, Réflexion Scientif., 1971, 252 p.
109. Khlebovitch, V.V. - Salinité critique des processus biologiques. - Léninegrad, Sciences, 1974, 236 p.
110. Khmeleva, N.N. - La transformation de l'énergie chez Artemia salina L. - Cah. Acad. Sci. URSS., 1967, 175, 4, 934-937.
111. Khmeleva, N.N. - Les dépenses d'énergie pour la respiration, la croissance et la reproduction d'Artemia salina L. - Dans "Biologie marine", Kiev, 1968, 15, 71-98.
112. Khmeleva, N.N. - Relation entre la fécondité, la taille et le métabolisme énergétique chez Idotea baltica basteri (Aud) et d'autres Crustacés. - Cah. Acad. Sci. URSS., 1969, 185, 1, 198-201.
113. Khmeleva, N.N. - Fécondité d'Idotea baltica basteri (Aud) et possibilité de la déterminer par la respiration. - Dans "Biologie marine", Kiev, 1970, 19, 123-141.
114. Khmeleva, N.N. - Intensité de la croissance germinale des Crustacés. - Cah. Acad. Sci. URSS. 1972, 207, 3, 707-710.
115. Khmeleva, N.N. - Biologie et balance énergétique des Isopodes marins - Kiev, Réflexion Scientif., 1973, 183 p.
116. Khmeleva, N.N. et Guiguiniak, I.G. - Caractéristiques écologique et bioénergétique de la crevette d'eau douce Macrobrachium nipponense (Deca. Palaem.) dans un bassin de refroidissement. - J. Zool., 1982, a, 41, 4, 600-602.
117. Khmeleva, N.N. et Guiguiniak, I.G. - Base de détermination du nombre de portées chez les Crustacés. - A.S. 910140 (URSS), dans B.I. 1982, b, n°9.
118. Khmeleva, N.N. et Goloubev, A.P. - Vitesse de la croissance germinale et exuviale comme fonction du poids des Crustacés. - Cah. Acad. Sci. URSS. 1978, 240, 6, 1497-1499.
119. Khmeleva, N.N. et Romanova, Z.A. - Poids et réserve en calories des produits germinaux à différents stades du développement embryonnaire d'Idotea baltica et de Palaemon adspersus (Crust.). - Dans "Aspects énergétiques de la croissance et de la reproduction des Invertébrés aquatiques", Minsk, 1975, 125-132.
120. Khmeleva, N.N. et Romanova, Z.A. - Variations du poids et de la réserve en calories de quelques Crustacés pendant l'embryogénèse. - Dans "Biologie marine", Kiev, 1978, 46, 54-60.
121. Khmeleva, N.N. et Rochine, V.E. - Durée de l'embryogénèse chez quelques Crustacés. - Dans "Quelques aspects énergétiques de la croissance et de la reproduction des Invertébrés aquatiques", Minsk, 1975, 85-93.
122. Tsikhon-Loukanina, E.A. et Soldatova, I.N. - Assimilation de la nourriture chez les Invertébrés aquatiques. - Dans "Trophologie des animaux aquatiques", Moscou, 1973, 108-121.
123. Tsoukerzis, I.M. - Biologie de l'écrevisse Astacus astacus L. - Vilna, Mintiss, 1970, 208 p.
124. Tsoukerzis, I.M., Chiachtokas, I.A. et Terentev, A.P. - Nombre et structure d'une population isolée d'écrevisses dans le lac Biarjoukas (district de Irakaisk). - Trav. Acad. Sci. Rep. Lithuanie Ser. V, 1972, 3 3 (59), 85-93.
125. Tskhomelidze, O.I. et Sergueeva, J.N. - Sur la biologie des formes massives du zooplancton, utilisables en recherche. - Etudes Sci. Stn. Pisc. Georgie, 1964, 9, 21-29.

- 
126. Чиркова Э. Н. Размножение партеногенетических самок рода *Hyocryptus* (Cladocera: Macrotrichidae).— Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, вып. 28/31, с. 163—174.
127. Чугай В. В., Гальперин М. В., Турнаева Е. П. Поток энергии, проходящий через популяцию краба *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* в сообществе обрастания.— Океанология, 1981, т. 21, № 5, с. 898—902.
128. Шапунов В. М. Определение калорийности сухого органического вещества в смеси с бензойной кислотой.— Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 5, с. 128—133.

126. Tchirkova, Z.N. - Reproduction de femelles parthénogénétiques du genre Hyocryptus (Cladocèra. Macrotrichidae). - Trav. Inst. Biol. eaux. Int., Acad. Sci. URSS, 1974, 28/31, 163-174.
127. Tchougai, V.V., Galperine, M.V. et Tourpaeva, E.P. - Courant d'énergie au sein d'une population de crabes Rhithropanopeus harrisi tridentatus, en association massive. - Océanologie, 1981, 21, 5, 898-902.
128. Chapounov, V.M. - Détermination de la réserve en calories de la matière organique sèche, mélangée à l'acide benzoïque. - J. Hydrobiol. 1969, 5, 5, 128-133.
-

## LITTÉRATURE INTERNATIONALE

*Achituv G., Barnes H.* Studies in the biochemistry of cirripede eggs. IV: Changes in the general biochemical composition during development of *Tetraclita squamosa rufotincta*, *Balanus perforatus* and *Pollicipes cornucopia*.—J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1978, vol. 32, p. 171—176.

*Anderson G.* Life-cycle and growth of *Asellus aquaticus* (L.) with special reference to the effects of temperature.—Rept. Inst. Fresh Water Res. (Drottningholm), 1969, vol. 49, p. 5—25.

*Anderson G.* The effects of parasitism on energy flow through laboratory shrimp populations.—Mar. Biol., 1977, vol. 42, N 3, p. 239—251.

*Balusundaram C., Pandian T. J.* Energy loss during incubation in *Macrobrachium nobilii* (Henderson & Mathai).—J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1982, vol. 59, N 2, p. 289—299.

*Barnes H.* Light, temperature and the breeding of *Balanus balanoides*.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1963, vol. 43, N 3, p. 717—727.

*Barnes H., Barnes M.* The relation of water uptake and oxygen consumption of the body tissue to the molting cycle in *Balanus balanoides* (L.).—Crustaceana, 1963, vol. 6, N 1, p. 62—68.

*Barnes H., Barnes M.* The importance of being a «Littoral» nauplius.—In: Biol. Benthic Org. 11th Eur. Symp. Mar. Biol. (Galway, 1976). Oxford etc., 1977, p. 45—56.

*Barnes H., Stone R. L.* The effect of food, temperature and light period (day-length) on moulting frequency in *Balanus balanoides*.—J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1974, vol. 15, N 3, p. 275—284.

*Barnes H., Barnes M., Finlayson D. M.* The metabolism during starvation of *Balanus balanoides* (L.).—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1963, vol. 43, N 1, p. 213—223.

*Bertalanffy L. von.* Quantitative laws in metabolism and growth.—Quant. Rev. Biol., 1957a, vol. 32, N 3, p. 217—231.

*Bertalanffy L. von.* Wachstum.—In: Helmske-Lenderken-Stark Handbuch der Zoologie. 1957b, Bd 8, Lfg. 10, 4(6), S. 1—68.

*Bertalanffy L. von.* Quantitative laws in metabolism and growth.—In: Fundamental aspects of normal and malignant growth. Amsterdam, 1960, p. 137—259.

*Betz K.* Plänologie, Reproduktion und Wachstum der Valviferen Assel *Idotea chelipes* (Pallas) in der Schlei.—Kiel. Meeresforsch., 1974, Bd 30, N 2, S. 65—79.

*Birklund J.* Biomass, growth and production of the amphipod *Corojium insidiosum* Grawford and preliminary notes on *Corojium volutator* (Pallas).—Ophelia, 1977, vol. 16, N 2, p. 187—203.

*Bottrell H. H.* Generation time, length of life, instar duration and frequency of molting and their relationship to temperature in eight species of *Cladocera* from River Thames Reading.—Oecologia, 1975, vol. 19, N 2, p. 129—140.

*Bückmann D., Adelung D.* Der Einfluß der Umweltfaktoren auf das

Wachstum und Häutungsrythmus der Strandkrabbe *Carcinides maenas*.—Helgolander wiss. Meeresunters., 1964, Bd 10, N 1—4, S. 91—103.

Castell J. D., Budson S. D. Lobster nutrition: the effect on *Homarus americanus* of dietary protein levels.—J. Fish. Res. Board Can., 1974, vol. 31, N 8, p. 1363—1370.

Chambers M. R. A comparison of the population ecology of *Asellus aquaticus* (L.) and *Asellus meridianus* Rac. in the reed beds of a Tjeukemeer.—Hydrobiologia, 1977, vol. 53, N 2, p. 147—154.

Checkley D. W. Food limitation of egg production by a marine, planktonic copepod in the sea off southern California.—Limnol. and Oceanogr., 1980, vol. 25, N 6, p. 991—998.

Chi-Hsiang Lei, Armitage K. B. Ecological energetics of a *Daphnia ambigua* population.—Hydrobiologia, 1980, vol. 70, p. 133—143.

Christiansen M. E., Costlow J. D. The effect of salinity and cycle temperature on larval development of the mud-crab *Rhithropanopeus harrisi* (*Brachyura*, *Haulhidae*) reared in laboratory.—Mar. Biol., 1975, vol. 32, N 3, p. 216—221.

Clarke A. On living in cold water: K-strategies in Antarctic benthos.—Mar. Biol., 1979, vol. 55, N 2, p. 111—119.

Clutter R. I., Theilacker G. Ecological efficiency of the pelagic shrimps, estimates from growth, energy budget and mortality studies.—Fishery Bull., 1971, vol. 69, N 1, p. 93—115.

Corkett C., McLaren I. Relationship between development rate of eggs and older stages of copepods.—J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1970, vol. 50, N 1, p. 161—168.

Corner E. D. D., Cowey C. B., Marchall S. M. On the nutrition and metabolism of zooplankton. V.: Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1967, vol. 47, N 2, p. 259—270.

Costlow J. D., Bookhout C. G. Moulting and respiration in *Balanus amphitrite* var. *denticulate* Broch.—Physiol. Zool., 1958, vol. 31, N 1, p. 271—280.

Costlow J. D., Bookhout C. G. The effects on environmental factors on development of the land-crab, *Cardisoma guanhumi* Latreille.—Amer. Zoologist, 1968, vol. 8, N 3, p. 399—410.

Costlow J. D., Bookhout C. G., Monroe R. The effect of salinity and temperature on larval development of *Seasarma cinereum* (Bosc) reared in laboratory.—Biol. Bull., 1960, vol. 118, N 2, p. 183—202.

Costlow J. D., Bookhout C. G., Monroe R. Salinity-temperature effects on the larval development of the crab, *Panopeus herbstii* Milne-Edwards, reared in laboratory.—Physiol. Zool., 1962, vol. 35, N 1, p. 79—93.

Costlow J. D., Bookhout C. G., Monroe R. Studies on the larval development of the crab, *Rhithropanopeus harrisi* Gould. I: The effect of salinity and temperature on larval development.—Physiol. Zool., 1966, vol. 39, N 2, p. 81—100.

Crisp D. J. The breeding of *Balanus porcatus* (da Costa) in the Irish Sea.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1954, vol. 33, p. 474—496.

Daborn G. R. Life history and energy relations of the giant fairy shrimp *Branchinecta gigas* Lynch 1937 (*Crustacea: Anostraca*).—Ecology, 1957, vol. 56, N 5, p. 1025—1039.

Daborn G. R. On the distribution and biology of an arctic fairy shrimp *Artemiopsis stefanssoni* Johansen, 1921 (*Crustacea: Anostraca*).—Can. J. Zool., 1977, vol. 55, N 2, p. 280—287.

- Davenport J. Buoyancy in *Porcellana platycheles*.— Mar. Biol., 1972, vol. 17, N 5, p. 308—310.
- Davis C. C. Simultaneous quantitative comparison of planctonic Crustacea in two Newfoundland boreal lakes.— Int. Res. ges. Hydrobiol., 1976, Bd 61, N 6, S. 807—823.
- Di Cola G., Ferrari I., Ascolini A. Estimation of the production of *Daphnia longispina* in a mountain lake.— Bool. Zool., 1978, vol. 45, p. 55—61.
- Diwan A. D., Nagabhushanam R. Moulting behaviour and its control in the freshwater crab *Barytelphysa cunicularis* (Westwood, 1836).— Riv. Biol., 1974, vol. 67, N 3, p. 167—202.
- Dutrieu J. Observations biochimiques sur le développement *Artemia salina* Leach.— Arch. Zool. Exp. et Gen., 1960, vol. 99, N 1, p. 1—133.
- Edward M. J. Density, size and clutch of two high altitude diaptomid copepods.— Limnol. and Oceanogr., 1973, vol. 18, N 6, p. 840—848.
- Emmerson W. D. Induces maturation of prawns *Penaeus indicus*.— Mar. Ecol. Progr. Ser., 1980, vol. 2, N 2, p. 121—131.
- Eriksson S., Edlund A.-M. On the ecological energetics of O-group *Carcinus maenas* (L.) from a shallow sandy bottom in Gullmar Fjord, Sweden.— J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1977, vol. 30, N 3, p. 233—248.
- Evans F. Seasonal density and production estimates of two commoner planctonic copepods of Northumberland coastal waters.— Estuarine and Coast. Mar. Sci., 1977, vol. 5, N 2, p. 223—241.
- Farmer A. S. D. Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus 1758).— FAO Fisheries Synopsis, Rome, 1975, N 112, 77 p.
- Forbes A. T. Breeding and growth of the burrowing prawn *Callinassa kraussi* Stebbing (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea).— Zool. Afric., 1977, vol. 12, N 1, p. 149—161.
- Fowler S. W., Small L. F., Kečkes S. Effects of temperature and size on moulting of euphausiid crustaceans.— Mar. Biol., 1971, vol. 11, N 1, p. 45—51.
- Gable M. F., Croker R. A. The salt marsh *Gammarus palustris* Bousfield, 1969 at the northern limit of the distribution. I: Ecology and life cycle.— Estuarine and Coast. Mar. Sci., 1977, vol. 5, N 1, p. 123—134.
- Grawitz M. A. La chitine une ancienne substance méconnue.— Chimie Actualités, 1975, 12 février, p. 33—36.
- Green J. Growth, size and reproduction in *Daphnia*.— Proc. Zool. Soc. Lond., 1954, vol. 126, N 2, p. 173—204.
- Guyselman B. J. An analysis of the molting in the fiddler crab *Uca pugilator*.— Biol. Bull., 1953, vol. 104, N 2, p. 115—137.
- Hall D. J. The dynamics of a natural populations of *Daphnia*.— Verhandl. Internat. verein. theoret. und angew. Limnol., 1964, Bd 15, N 2, S. 660—664.
- Harris R. P. Feeding, growth, reproduction and nitrogen utilization by the harpacticoid copepod *Tigriopsis breyicornis*.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1973, vol. 53, N 4, p. 785—800.
- Hemmingsen A. M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and evolution.— Rep. of steno mem. Hosp. and Nord Insulin Lab. (Copenhagen), 1960, vol. 9, N 11, p. 7—110.
- Hepper B. T., Gough C. J. Fecundity and rate of embryonic development of lobster *Homarus gammarus* (L.), off the coast of North Wales.— J. Cons. Int. Explor. Mer., 1978, vol. 38, N 1, p. 54—57.

- Heubach W.* Neomysis awatschensis in the Sacramento-san joaquin estuary.—Limnol. and Oceanogr., 1969, vol. 14, N 4, p. 533—546.
- Hewett C. J.* Growth and molting in the common lobster (*Homarus vulgaris*) (Milne-Edwards).—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1974, vol. 54, N 2, p. 379—391.
- Higurashi T., Tauti M.* On the relation between temperature and the rate of development of fish eggs.—J. Imper. Fish. Inst., 1925, vol. 21, p. 1—16.
- Hopkins C. C. E.* The relationship between maternal body size and clutch size, development time and egg mortality in *Euchaeta norvegica* (Copepoda: Calanoida) from Loch Etive, Scotland.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1977, vol. 57, N 3, p. 723—733.
- Ikeda T., Dixon P.* Observation on molting in Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana).—Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1982, vol. 33, N 1, p. 71—76.
- Ivleva I. V.* The influence of temperature on the transformation of matter in marine invertebrates.—In: Marine Food Chains, Edinburg, 1970, p. 96—112.
- Jefferies D. J.* The moulting behaviour of *Palaeomonetes varians* (Leach) (Decapoda: Palaemonidae).—Hydrobiologia, 1964, vol. 21, N 4, p. 457—488.
- Jerde C. W., Lasker R.* Molting of euphausiid shrimp: shipboard observations.—Limnol. and Oceanogr., 1966, vol. 11, N 1, p. 120—124.
- Johnsen O.* Fremgangsmåte ved foring av krabber for å redusere skallverken.—Norv. pat., kl. 53 g 4/04 (A 23 k 1/18) N 128357, заявл. 24.02.71, опубли. 14.02.74.
- Kamiguchi Y.* Studies on the molting in the freshwater prawn *Palaemon paucidens*. I: Some endogenous and exogenous factors influencing the intermolt cycle.—J. Fac. Sci. Hokk. Univ., 1971, ser. 6, vol. 18, N 1, p. 15—23.
- Katre S.* Yolk utilization in the freshwater prawn *Macrobrachium lamarrei*.—J. Anim. Morphol. and Physiol., 1977, vol. 24, N 1, p. 13—20.
- Katre S., Reddi R.* Effects of different feeding levels on moulting growth and conversion efficiency of *Palaemon lamarrei*.—Hydrobiologia, 1976, vol. 50, N 3, p. 239—243.
- Kinne O.* Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj. I: Über die Häutungsfrequenz ihre Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchstien.—Zool. Jb. (Physiol.), 1953, Bd 64, N 1, S. 183—206.
- Kinne O.* Growth, moulting frequency, heart beat, number of eggs and incubation time in *Gommarus zaddachi* exposed to different temperatures.—Crustaceana, 1961, vol. 2, N 1, p. 26—36.
- Kinne O.* Marine Ecology.—London: Wiley, 1970.—467 p.
- Klein Bretelet W. C. M.* Laboratory experiments on the influence of environmental factors on the frequency of moulting and the increase in size at moulting of juvenile shore crabs *Carcinus maenas*.—Neth. J. Sea Res., 1975, vol. 9, N 1, p. 100—120.
- Klekowski R. Z.* Bioenergetic budgets and their applications for estimation of production efficiency.—Pol. Arch. Hydrobiol., 1970, vol. 17(30), N 1/2, p. 55—80.
- Knowlton R. E.* Larval development processes and controlling fac-

- tors in decapod *Crustacea* with emphasis on *Caridea*.—Thalassia Jugoslavica, 1974, vol. 10, N 1/2, p. 138—158.
- Kurata H. Studies on the age and growth of *Crustacea*.—Bull. Hokk. Reg. Fish. Lab., 1962, N 24, p. 1—115.
- Lasker R. Molting frequency of deep-sea crustaceans *Euphausia pacifica*.—Nature, 1964, vol. 203, N 4940, p. 96.
- Lasker R. Feeding, growth and carbon utilization of a euphausiid crustacean.—J. Fish. Res. Board Can., 1966, vol. 23, N 9, p. 1291—1317.
- Lasker R., Wells I. B. W., McInture A. D. Growth, reproduction and carbon utilization of sand-dwelling harpacticoid copepods *Asellopsis intermedia*.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1970, vol. 50, N 1, p. 147—160.
- Lawlor L. R. Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*.—Ecology, 1976, vol. 57, N 6, p. 1179—1194.
- Leersnyder M. de. Influence de la température sur la fréquence des mues et le taux de croissance d'*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (*Crustacea, Decapode, Brachyoure*).—Cah. Biol. Mar., 1972, vol. 13, N 3, p. 351—355.
- Leffler C. W. Some effects of temperature on the growth and metabolic rate of juvenile blue crabs.—Mar. Biol., 1972, vol. 14, p. 104—110.
- Lewis E., Halfner P. Oxygen consumption of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun from proecdysis to postecdysis.—Comp. Biochem. and Physiol., 1976, vol. A54, N 1, p. 55—60.
- Ling S. W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man).—In: FAO World Conf. of Biol. and Cult. of Shrimps and Prawns. Exp. Pap., 1967, N 3, p. 18.
- Logun D. T., Epijanio C. E. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the american lobster *Homarus americanus*.—Mar. Biol., 1978, vol. 47, N 4, p. 381—389.
- Marchant R., Hynes H. B. M. The distribution and production of *Gammarus pseudolimnacus* (*Crustacea: Amphipoda*) along a beach of the Credit River, Ontario.—Freshwater Biol., 1981, vol. 11, N 2, p. 169—182.
- Marchant R., Williams W. D. Population dynamics and production of a brine shrimp *Parartemia ziaziiana* Sayce (*Crustacea: Anostraca*), in two salt lakes in Western Victoria, Australia.—Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1977, vol. 28, p. 417—438.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XII: The phosphorus cycle: excretion, egg production, autolysis.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1964, vol. 41, N 2, p. 463—488.
- Mathians J. A. Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyalella azteca* and *Crangonyx richmodensis* occidentalis in Marion Lake, British Columbia.—J. Fish. Res. Board Can., 1971, vol. 28, N 5, p. 711—726.
- Mathieu-Capderou C. Relation entre la maturation ovocytaire et l'exuviation chez le crustacé amphipode *Orchestia gammarellus*.—C. r. Acad. Sci., 1980, vol. D290, N 23, p. 1495—1498.
- Mauchline J. The biology of *Schistomysis spiritus* (*Crustacea, Mysidacea*).—J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1967, vol. 47, p. 385—396.
- McLaren J. A. Some relationships between temperature and egg size, development rate and fecundity of the copepod *Pseudocalanus*.—Limnol. and Oceanogr., 1965, vol. 10, N 4, p. 535—538.

McLaren J. A. Predicting development rate of *Copepoda*.—Biol. Bull., 1966, vol. 131, N 3, p. 457—469.

McLaren J. A., Corkett C. J. Temperature-dependent growth and production by a marine copepod.—Can. J. Fish. and Aquatic Sci., 1981, vol. 38, N 1, p. 77—83.

McWhinnie M. A., Corkill A. J. The hexosomonophosphate pathway and its variations in the intermolt cycle in crayfish.—Comp. Biochem. and Physiol., 1964, vol. 12, N 1.

Meißner R. Wachstum, Häutung und Fortilanzung von *Cragon cragon* (L.) bei Einzelaufzucht.—Ber. Dtsch. Wiss. Kommiss. Meeresforsch., 1969, Bd 20, N 2, S. 93—111.

Mootz C. A., Epifanio C. E. An energy budget for *Menippe mercenaria* larvae fed *Artemia nauplii*.—Biol. Bull., 1974, vol. 146, N 1, p. 44—55.

Moshiri G. A., Cummins K. W. Caloric values for *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea, Cladocera) and selected food organisms.—Arch. Hydrobiol., 1969, Bd 66, S. 91—99.

Munro I. G. The effects of temperature on development of eggs, naupliar and copepodites stages of copepods *Cyclops vicinus* Uljanine and *Eudiaptomus gracilis* Sars.—Oecologia, 1974, vol. 16, N 4, p. 355—367.

Munro I. G., White R. W. G. Comparison of the influence of temperature on the egg development and growth of *Daphnia longispina* O. F. Müller (Crustacea, Cladocera) from two habitats in southern England.—Oecologia, 1975, vol. 20, N 2, p. 157—165.

Murugan N. Egg production, development and growth in *Moina micrura* Kurz (1884) (Cladocera: Moinidae).—Freshwater Biol., 1975a, vol. 5, N 3, p. 245—250.

Murugan N. The biology of *Ceriodaphnia cornuta* Sars (Cladocera: Daphniidae).—J. Inland Fish. Soc. India, 1975b, vol. 7, p. 80—87.

Murugan N., Sivaramakrishnan G. The biology of *Simocephalus acutirostratus* King (Cladocera: Daphniidae)—laboratory studies of life span, instar duration, egg production, growth and embryonic development.—Freshwater Biol., 1973, vol. 3, N 1, p. 77—83.

Nagabhushanam R., Chinnayya B. The molting behaviour of the prawn, *Caridina weberi*.—Brotéria Cienc. natur., 1972, vol. 41, N 3-4, p. 163—176.

Navanelthakrishnan P., George P. R. Egg production and growth in *Daphnia carinata* King.—Proc. Indian Acad. Sci., 1977, vol. B73, N 3, p. 117—123.

Nelson S. C., Li H. W., Knight A. W. Calorie, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Crustacea, Palaemonidae) with regard to trophic position.—Comp. Biochem. and Physiol., 1977, vol. A58, N 3, p. 319—327.

Ong Kan-sin, Costlow J. D. The effects of salinity and temperature on the larval development of the stone crab, *Menippe mercenaria* (Say), reared in the laboratory.—Chesapeake Sci., 1970, vol. 11, N 1, p. 16—29.

Pandian T. J. Changes in chemical composition and caloric content of developing eggs of the *Crangon crangon*.—Helgoländer. wiss. Meeresunters., 1967, Bd 16, N 3, p. 216—224.

Pandian T. J. Cleidoic properties of marine demersal eggs.—Ind. J. of Exp. Biol., 1970a, vol. 8, N 4, p. 340—342.

Pandian T. J. Ecophysiological studies on the developing eggs and

- embryos of the European lobster *Homarus gammarus*.— Int. J. on Life in Ocean and Coast. Waters., 1970b, vol. 5, N 2, p. 153—167.
- Pandian T. J. Yolk utilization and hatching time in the Canadian lobster *Homarus americanus*.— Mar. Biol., 1970c, vol. 7, N 3, p. 249—254.
- Pandian T. J., Schumann K. -H. Chemical composition and caloric content of eggs and zoea of the hermit crab *Eupagurus bernhardus*.— Helgoländer. wiss. Meeresunters., 1967, Bd 16, N 3, S. 225—230.
- Paranjare M. A. Molting and respiration of euphausiids.— J. Fish. Res. Board Can., 1967, vol. 24, N 6, p. 1229—1240.
- Passano L. M. Low temperature blockage of molting in *Uca pugnax*.— Biol. Bull., 1960a, vol. 18, N 1, p. 129—136.
- Passano L. M. Molting and its control.— In: The Physiology of Crustacea, vol. 1: Metabolism and growth. New York; London: Acad. Press, 1960b, p. 473—536.
- Patel B., Crisp D. I. The influence of temperature on the breeding and the molting activities of some warmwaters species of operculate barnacles.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1960, vol. 39, N 13, p. 667—680.
- Pieper H.-G. Ecophysiology and production biology of the young stages *Gammarus fossarum* Koch 1835.— Arch. für Hydrobiol. (suppl.), 1978, Bd 3, p. 257—327.
- Pierre R. Influence de la température sur la croissance et la mue de *Palaeomon serratus* en fonction de leur taille.— Aquaculture, 1978, vol. 14, N 1, p. 13—22.
- Pradeille-Rouquette M. Influence de différents facteurs sur la croissance somatique de *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) Crustacé: Decapode.— Can. Biol. Mar., 1976, vol. 17, N 1, p. 77—91.
- Prus T. Caloric values of animals as an element of bioenergetical investigations.— Pol. Arch. Hydrobiol., 1970, vol. 17(30), N 1/2, p. 183—199.
- Rao R. M. Studies on the biology of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) of the Hoogly estuary with notes on its fishery.— Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1967, vol. 338, N 5, p. 252—279.
- Richman S. The transformation of energy by *Daphnia pulex*.— Ecol. Monogr., 1958, vol. 28, N 3, p. 273—291.
- Rigler F. H., MacCallum M. E., Roff J. C. Production of zooplankton in Char Lake.— J. Fish Res. Board Can., 1974, vol. 31, N 5, p. 637—646.
- Ritz D. A., Hosie G. W. Production of the euphausiid *Nyctiphanes australis* in Storm Bay, south-eastern Tasmania.— Mar. Biol., 1982, vol. 68, N 1, p. 103—108.
- Rossi L., Comba P., Vitaglino-Tadini G. Dimensioni della figliata e frequenza do accoppiamenti fattori regolativi popolazioni di *Asellus aquaticus* (L.).— Accademia Nazionale dei Lincei Rendiconti della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali, 1977, fasc. 4, ser. 8, p. 101—132.
- Roux A. Température stable et température fluctuante: Etude comparative de leurs effets sur la durée d'intermue de *Gammaridae* femelles.— Verh. Inst. Ver. theoret. und angew. Limnol., 1975, Bd 19, N 4, S. 3014—3021.
- Saito S. Energetics of isopod populations in a forest of central Japan.— Res. Popul. Ecol., 1969, vol. 11, N 2, p. 229—258.
- Sameoto D. D. Respiration rates, energy budgets and molting

frequencies of three species of euphausiids in the Gulf of St. Lawrence.— J. Fish. Res. Board Can., 1976, vol. 33, N 11, p. 2568—2576.

Segestråle S. G. Light control of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea, Amphipoda).— J. Mar. Biol. and Ecol., 1970, vol. 5, p. 272—275.

Shyamasundari K., Hanumantha R. K. Effect of temperature on embryonic and postembryonic stages of *Corophium triaenonyx* Stebbing (Crustacea, Amphipoda).— Brotéria Cienc. natur., 1974, vol. 43, N 3—4, p. 187—194.

Silverthorn S. U. Respiration in eyestalkless *Uca* (Crustacea: Decapoda) acclimated to two temperatures.— Comp. Biochem. and Physiol., 1973, vol. A45, N 2, p. 417—420.

Smith A. H., Kleiber M. Size and oxygen consumption fertilized eggs.— J. Cell. Comp. Physiol., 1950, vol. 35, N 1, p. 136—171.

Steele D. H., Steele V. J. Egg size and duration of embryonic development in Crustacea.— Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1975, Bd 60, N 5, S. 711—715.

Stein R., Murphy M. Changes in proximate composition of the crayfish *Orconectes propinquus* with size, sex and life stages.— J. Fish. Res. Board Can., 1976, vol. 33, N 11, p. 2450—2458.

Stöckner J. G. Ecological energetics and natural history of *Hedriodiscus triquii* (Diptera) in two thermal spring communities.— J. Fish. Res. Board Can., 1971, vol. 28, N 1, p. 73—94.

Stross R. G. Photoperiod control of diapause in *Daphnia*. IV: Light and CO<sub>2</sub>-sensitive phases within cycle of activation.— Biol. Bull., 1971, vol. 140, p. 137—155.

Thienemann A. Der Productionbegriff in der Biologie.— Arch. Hydrobiol., 1931, Bd 22, N 4, S. 616—621.

Templeman W. The influence of temperature, salinity, light and food conditions on the survival and growth of the larvae of lobster (*Homarus americanus*).— J. Biol. Board Can., 1936, vol. 2, p. 485—497.

Travis D. The molting cycle of the spiny lobster *Panulirus argus* Latreille. I: Molting and growth in laboratory-maintained individuals.— Biol. Bull., 1954, vol. 107, N 4, p. 433—450.

Vijerberg J. Effects of temperature in laboratory studies on development and growth of *Cladocera* and *Copepoda* from Tieukemeer, the Netherlands.— Freshwater Biol., 1980, vol. 10, N 4, p. 317—340.

Vlasblom A. G. A study of a population of *Marinogammarus marinus* (Leach) in the Oosterschelde.— Neth. J. Sea Res., 1964, vol. 10, N 4, p. 317—338.

Waters T. F. Secondary production in inland waters.— Adv. in Ecol. Res., 1977, vol. 10, p. 91—164.

Wear R. G. Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development.— J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1974, vol. 54, p. 745—762.

Welton J. S. Life-history and production of the amphipod *Gammarus pulex* in a Dorset shalk stream.— Freshwater Biol., 1979, vol. 9, N 3, p. 263—275.

Wickins J. F., Beard T. W. Observations on the breeding and growth of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) in the laboratory.— Aquaculture, 1974, vol. 3, N 2, p. 159—174.

Williams J. A. The annual pattern of reproduction of *Talitrus salvator* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae).— J. Zool. Lond., 1978, vol. 184, N 3, p. 231—244.

Wu R. S. S., Lewings C. D. Energy flow and population dynamics of the barnacle *Balanus glandula*.—Mar. Biol., 1979, vol. 54, N 1, p. 83—89.

Yamamoto H., Seki H. Impact of nutrient enrichment in a waterchestnut ecosystem at Takahama-iri Bay of lake Kasumigaura. IV: Population dynamics of secondary producers as indicated by chitin.—Water, Air and Soil Poll., 1979, vol. 12, p. 519—527.

Zelinka M., Marvan P. Notes to methods for estimating production of zoobenthos.—Folia facultatus scientiarum naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis, 1976, vol. 17, N 10, p. 5—54.

Zurlini C., Ferrari I., Massogne A. Reproduction and growth of *Euterpina acurifrons* (Copepoda: Harpacticoida) under experimental conditions.—Mar. Biol., 1978, vol. 46, N 1, p. 59—64.



Reproduit par INSTAPRINT S.A.  
264-268, rue d'Entraigues - B.P. 5927 - 37059 TOURS CEDEX  
Tél. 47 38 16 04

Dépôt légal 3ème trimestre 1986

IFREMER - SDP  
Centre de BREST  
Bibliothèque  
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX

---



## OUVRAGES de l'IFREMER

OBJECTIF MER, UNIVERSITÉ PARIS I - PANTHÉON SORBONNE (1984) .....	396 p.	150 F
PEUPELEMENTS PROFONDS DU GOLFE DE GASCOGNE. L. LAUBIER, Cl. MONNIOT (1985) .....	630 p.	400 F
MANUEL DES ANALYSES CHIMIQUES EN MILIEU MARIN, A. AMINOT, M. CHAUSSEPIED (1983) .....	408 p.	180 F
AMOCO CADIZ, CONSÉQUENCES D'UNE POLLUTION ACCIDENTELLE PAR LES HYDROCARBURES (1981) .....	900 p.	120 F
NAISSANCE D'UN OCÉAN - CYAMEX (1980) .....	photos couleurs	88 p.
ÉVALUATION DES STOCKS EXPLOITÉS, techniques des pêches (1971) .....	348 p.	100 F
TECHNIQUES DE PÊCHE, CI NEDELEC, M. PORTIER, J. PRADO (1981) .....	146 p.	140 F
LE RAMENDAGE DES FILETS DE PÊCHE, L. LIBERT, A. MAUCORPS (1984) .....	88 p.	25,50 F
LE POISSON EN FILETS ET EN TRANCHES, J. COLLIGNON, G. DORER, F. JACQUES (1984) .....	64 p.	50 F
LA FLOTTE DE PÊCHE FRANÇAISE, 1945-1983. Politiques et réalités, E. MEURIOT (1984) .....	188 p.	120 F
LA CONCHYLICULTURE FRANÇAISE - sous la direction de L. MARTEIL - 3 volumes (1974-1979) .....		145 F
INVENTAIRE DES SECTEURS CONCHYLICOLES DU LITTORAL FRANÇAIS - cartes 1 50.000 (1984) .....		1.400 F
CATALOGUE ÉLECTROPHORÉTIQUE DES POISSONS COMMERCIAUX (1985) .....		220 F
MÉCANIQUE DES SOLS EN MER PROFONDE (1977) .....	pag. mult.	320 F
CATALOGUE DE L'INSTRUMENTATION OCÉANOGRAPHIQUE FRANÇAISE. - sous la direction de P. JUHEL (1985) .....	124 p. — Version anglaise 18 \$	Version française 120 F
L'ÉNERGIE THERMIQUE DES MERS, Ph. MARCHAND (1986) .....	216 p.	180 F

## LA PRODUCTION CHEZ LES CRUSTACÉS Chantal Bellon-Humbert

L'ouvrage de N.N. Khmeleva et A.P. Goloubev est le premier à établir par une étude systématique les règles qui contrôlent le rejet de matière organique structurée, sous forme d'œufs et d'exuvies, au cours de la vie des Crustacés. Le poids et la valeur énergétique du matériel rejeté sont les critères essentiels choisis pour caractériser la production germinale, relative à la masse d'œufs émise, et la production exuviale, concernant la fraction organique de l'exosquelette. L'estimation de ces paramètres, au niveau de l'individu ou de la population, tient compte de la place systématique des animaux, de la durée des intermues, de la fécondité et d'autres indices dépendant des facteurs du milieu. La perte de matière et d'énergie liée à la reproduction et à la mue, exprimée sous forme d'équations, est étudiée chez différents Crustacés dont certaines espèces de valeur commerciale. Les données exposées peuvent être utilisées pour une meilleure sélection des Crustacés à des fins commerciales, telles que l'alimentation animale et humaine, la production industrielle de chitosan. Ce livre est destiné aux pêcheurs et producteurs des fermes aquacoles concernés par les problèmes d'exploitation des Crustacés, aux hydrobiologistes, écologistes, biologistes, ainsi qu'aux étudiants et chercheurs en biologie marine.

1 volume 16 x 24 broché, 198 pages

ISBN 2-905 434-09-0

150 F

*Service de la Documentation  
et des Publications (S D P)*

**IFREMER - Centre de Brest**

B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX

Tél. 98.22.40.13 - Télex 940 627 F

