

BIOLOGIE ET GENETIQUE DES POPULATIONS DE CRUSTACES . STRATEGIES MISES EN JEU, ESSAI DE SYNTHÈSE.

GAUDY R. (1) KERAMBRUN P. (1)

RESUME - La population, située à un niveau intermédiaire entre l'individu et l'espèce, constitue une structure dynamique caractérisée par différents flux.

- Un flux somatique correspondant à l'arrivée et au départ d'individus par les processus de natalité et mortalité. Cet aspect, essentiellement de nature quantitative, fait l'objet principal de la Biologie des Populations (aspect démographique). Dans la nature, ce flux est contrôlé par les interactions abiotiques et biotiques se manifestant au niveau écophysologique ou dans les relations de compétition et de prédation.

- Un flux génique, de nature plus spécifiquement qualitative, qui est à la base du polymorphisme des populations.

Une synthèse des principales données de la littérature concernant ces deux approches du concept de population chez les crustacés est proposée.

La Biologie des Populations, par le biais du flux somatique, analyse les variations quantitatives matérialisées par le potentiel biotique r_m (taux intrinsèque de croissance) qui indique les capacités théoriques maximales d'expansion de la population et par le taux de croissance instantanée r , réellement observé dans la nature, qui résulte de l'antagonisme des taux de natalité et de mortalité.

La Génétique des Populations, par le biais du flux somatique, analyse les variations quantitatives matérialisées par le potentiel biotique r_m (taux intrinsèque de croissance) qui indique les capacités théoriques maximales d'expansion de la population et par le taux de croissance instantanée r , réellement observé dans la nature, qui résulte de l'antagonisme des taux de natalité et de mortalité.

La Génétique des populations, qui analyse la structure génétique des populations naturelles, a pour objectif une meilleure compréhension des mécanismes de maintien du polymorphisme et des relations entre celui-ci et les conditions physiques, chimiques et trophiques de l'environnement. Dans cette double finalité, elle rejoint la Biologie des Populations dont les aspects démographiques peuvent être perturbés par une baisse de polymorphisme (dépression consanguine) ou par des modifications des conditions écologiques.

Mots-clés : Crustacés, Biologie des Populations, Génétique des Populations.

(1) Centre d'Océanographie de Marseille ; Faculté des Sciences de Luminy
13288 Marseille Cedex 9, France.

ABSTRACT - The population, which is situated at an intermediary level between the individual and the species, constitutes a dynamic structure characterised by different flows.

- A somatic flow corresponding to the arrival and the departure of individuals by the processes of birth and mortality. This aspect, essentially of a quantitative nature, is the main object of the Biology of Populations (demographic aspect). In nature, this flow is controlled by biotic and abiotic interactions which are manifested at the ecophysiological level or in the relations of competition and predation.

- A genic flow, of more specifically qualitative nature, which is at the base of the polymorphism of populations.

A synthesis of the main published data concerning these two approaches of the concept of population is proposed for crustaceans. The Biology of Populations, via the somatic flow, analyses the quantitative variations materialised by the biotic potential r_m (endogenic rate of growth) which indicates the maxima theoretical capacities of expansion of the population and by the instantaneous rate of growth r , really observed in nature, which results from the antagonism of the rates of birth and mortality.

Population Genetics, which analyses the genetic structure of natural populations, has as an objective a better understanding of the mechanisms of support of the polymorphism and of the relations between this one and physical, chemical and trophic conditions of the environment. In this double objectif, Population Genetics meet the Biology of Populations whose demographic aspects can be disturbed by a decrease of polymorphism (inbreeding) or by changes in ecological conditions.

Key-words : Crustaceans, Populations Biology, Populations Genetics.

1. INTRODUCTION

Se situant à un niveau de concept intermédiaire entre celui d'individu et celui d'espèce, la notion de population est d'une approche moins directe car elle sous-tend un ensemble de processus en interactions avec le milieu ou les autres organismes, qui n'apparaissent souvent qu'à l'issue d'une analyse plus ou moins laborieuse. La population au sens où nous l'entendrons ici peut être définie par sa structure: ensemble des individus d'une même espèce qui occupent, en panmixie, un espace donné à un moment donné ("dème") ou par son fonctionnement, comme une unité dotée de propriétés particulières au sein de l'écosystème, et non comme une simple juxtaposition d'individus indépendants. En particulier, les notions de capacités physiologiques (tolérance aux facteurs du milieu) définies au niveau de l'individu, ne peuvent être extrapolées au niveau populationnel, qu'en ajoutant aux critères de survie de l'individu, ceux de survie de la population, ces derniers étant basés en grande partie sur les processus de natalité. On peut ainsi concevoir pour un organisme donné deux niches écologiques emboîtées, une niche "somatique" définissant l'étendue de variation des facteurs permettant la survie de l'individu, et une niche "germinale", plus restrictive et donc incluse dans la précédente, dans laquelle est précisée l'étendue des mêmes facteurs permettant un processus de reproduction suffisant pour assurer la pérennité de l'espèce d'une génération à l'autre, en tenant compte de la mortalité d'origine diverse affectant les individus de tous âges composant la population.

La population, bien qu'isolant une collection d'individus de même espèce, ne constitue pas une entité figée, mais représente au contraire une structure dynamique caractérisée par un ensemble de flux de différentes natures: en dehors de l'ensemble de relations avec le milieu, de nature physique ou chimique, dans le cadre du bilan d'énergie (nutrition, rejet d'excrétats) ou dans celui de l'interaction avec les autres organismes de l'écosystème (compétition, prédation) la population est essentiellement traversée par un flux propre à sa matière vivante; la population est concernée continuellement par un apport d'individus (natalité ou immigration) et par une perte due à la mortalité ou à l'émigration, ce courant étant plus ou moins rapide selon les caractéristiques abiotiques ou biotiques du milieu (hydrodynamisme, température, ressources trophiques, abondance des prédateurs, etc...) ou selon les modalités du cycle biologique propre à l'espèce.

Ce flux de matière somatique s'accompagne d'un flux génique dont l'essentiel est interne à la population étudiée (panmixie), mais dont une partie peut concerner un autre dème isolé jusque là et pouvant être atteint pour des raisons diverses (introduction volontaire ou accidentelle, suppression de barrières physiques ou chimiques, etc...). Ce dernier processus est d'une importance considérable pour le maintien du polymorphisme génétique donnant à l'espèce les potentialités nécessaires pour survivre à une modification de son environnement.

Ainsi, l'étude des variations spatio-temporelles des populations peut être abordée par deux voies différentes: la Biologie et la Génétique des Populations. Notre propos n'est pas de fournir un exposé exhaustif de ces deux approches chez les crustacés, mais, par l'analyse d'un certain nombre d'exemples, d'essayer de montrer quelques stratégies mises en jeu par les populations et d'en dégager les aspects complémentaires.

Historiquement, cependant, le lien entre biologie et génétique ne s'est resserré que récemment, à la suite notamment des importants progrès de la génétique moderne, alors que la sensibilisation aux problèmes de biologie des populations est plus ancienne puisqu'elle remonte aux idées de Malthus, largement prises en compte par la suite dans la théorie évolutionniste de Darwin. Depuis Malthus, la Biologie des Populations animales a surtout

progressé en prenant pour objet d'étude l'homme lui-même, pour qui on dispose traditionnellement de statistiques détaillées sur une longue période (état civil), et sur ce qui touche à son alimentation, à son bien être ou à la protection de son environnement: les ravageurs de récoltes, les vecteurs de maladies, le gibier et ses prédateurs, etc...

Les plus gros progrès dans l'analyse théorique des phénomènes ont ainsi été obtenus chez les rongeurs et leur prédateurs, et surtout chez les insectes propices à l'élevage en cycle rapide d'individus nombreux. C'est également chez les insectes (la drosophile en particulier) et pour les mêmes raisons que la Génétique des Populations animales a fait le plus de progrès et amené les hypothèses les plus fécondes au plan théorique.

Chez les crustacés, l'étude de la Biologie des Populations a surtout été développée chez les entomostracés (cladocères et copépodes en particulier) qui constituent un matériel favorable en raison de la fiabilité relative des stratégies d'échantillonnage utilisables dans la nature, et dans la mesure où la rapidité de leur cycle biologique permet d'envisager l'élevage en cycle complet d'individus nombreux sous des conditions aisément contrôlables. En Génétique des Populations, l'éventail des groupes zoologiques pris en compte est plus étendu en raison de la diversité des critères quantitatifs ou qualitatifs étudiés.

2. BIOLOGIE DES POPULATIONS

Sous ce terme, nous regroupons les concepts de démographie et d'écologie des populations que nous considérons inséparables, puisque, par opposition à la biologie de l'individu, qui sous-entend surtout l'étude des grandes fonctions physiologiques (nutrition, métabolisme, relation, reproduction), la Biologie des Populations fait essentiellement appel à la fonction de reproduction et à son efficacité à long terme, matérialisée par le maintien de générations successives (faisant l'objet de l'étude démographique), ceci en fonction des conditions biotiques ou abiotiques du milieu (analysées dans une optique écologique).

Les fluctuations temporelles des populations sont la résultante de leurs capacités physiologiques de croissance et des contraintes de l'environnement. La capacité maximale d'expansion numérique est caractérisée par le paramètre r_m , appelé selon les auteurs taux intrinsèque d'accroissement naturel, capacité innée d'accroissement en nombre, paramètre de Malthus, ou potentiel biotique. Il caractérise une population se développant exponentiellement dans un environnement idéal, sans limitation trophique ou spatiale et sans prédateur. Ce paramètre, qui est une grandeur sans dimension, permet des comparaisons de potentiels d'expansion dans l'ensemble du règne animal; il est d'autant plus élevé que la taille de l'espèce est petite, car il dépend beaucoup de la rapidité du cycle biologique. Par ailleurs, il peut varier selon les conditions du milieu, la température notamment, si bien que les différentes valeurs trouvées dans la littérature ne sont pas forcément comparables si les conditions optimales du milieu d'élevage n'ont pas été déterminées au préalable.

En fait, r_m n'est approché dans la nature que dans de rares cas (colonisation d'un milieu neuf, par exemple), et pour un temps limité, l'un des exemples classiques étant celui de l'expansion de la population de lapins après leur introduction en Australie. En général, même pour des conditions écologiques idéales et sans prédation, les contraintes du milieu (nourriture, espace disponible) deviennent rapidement limitantes au fur et à mesure que la population croît en nombre. On aboutit ainsi à la courbe logistique dans laquelle on fait intervenir le concept de K, charge écologique maximale, valeur limite de la possibilité de croissance numérique.

Ces deux modèles ne sont pleinement applicables que sous certaines conditions (stabilité de la structure de population avec des taux de recrutement et de mortalité constants) rarement réalisées dans la nature. En

particulier, ils sont inutilisables quand l'effectif et la structure des populations fluctuent en raison de la succession de cohortes ou du fait d'une prédation sélective ou non.

On arrive ainsi au troisième type de courbe de croissance dans laquelle les oscillations numériques résultent des variations des taux de natalité b ("birth rate") et de mortalité d ("death rate"). Le taux de croissance r de la population est positif ou négatif selon l'importance respective de b et de d . Alors que r_m représente la capacité maximale théorique (calculée sous conditions expérimentales optimales), le calcul de r permet de quantifier le phénomène réellement observé dans la nature en tenant compte de l'impact des contraintes de l'environnement et des interrelations avec les autres organismes.

Les notions de r et de r_m constituent un cadre commode pour analyser la Biologie des Populations car leur calcul intègre plusieurs éléments relatifs aux tables de vie ou au cycle biologique des espèces, dont chacun, considéré isolément, peut réagir à l'action d'un facteur du milieu dans un sens plus ou moins favorable au succès de la population. Les principaux paramètres intervenant dans le taux de croissance des populations sont : - la fécondité (l_x), - la mortalité au cours du développement embryonnaire ou larvaire (m_x), - la rapidité du cycle biologique, et en particulier la séquence temporelle du phénomène de ponte (âge d'apparition de la maturité et durée de la période fertile des femelles).

Le calcul de r_m tient compte de ces différents éléments en fonction du temps x selon l'équation de base

$$\sum l_x m_x e^{-r m_x} dx = 1$$

l_x et m_x sont calculés d'après des données d'observations journalières d'élevages de lots d'individus ayant commencé leur développement en même temps.

Cette procédure a été utilisée chez les copépodes calanoides *Diaptomus* (Gehrs et Robertson, 1975) mais elle a été surtout développée chez les harpacticoides, principalement ceux du genre *Tisbe* (cf. Parise et Lazzaretto, 1966; Gaudy et Guérin, 1977; Bergmans, 1981, 1984).

La fécondité, considérée au niveau populationnel, dépend en premier lieu de la proportion de femelles: le sex-ratio est en général voisin de 1, mais des écarts à cette règle ne sont pas rares, d'autant plus que la salinité, la température ou même la nature de la nourriture peuvent affecter ces taux (Gaudy et al., 1982). La fertilité des femelles peut présenter des variations individuelles: chez les copépodes du genre *Tisbe*, par exemple, 5 à 10% des femelles demeurent stériles. Par ailleurs, l'âge des femelles joue un rôle sur l'abondance des pontes journalières, les plus prolifiques se situant chez les copépodes dans le premier tiers de la vie adulte, alors que les dernières pontes produites par les femelles sénescences ne produisent généralement que peu d'oeufs (Gaudy et Guérin, 1977).

La mortalité s'exerce à partir du stade oeuf; chez *Tisbe holothuriae*, jusqu'à 20% d'oeufs n'éclosent pas (Gaudy et Guérin, 1977). Par la suite, la courbe de mortalité affecte en général une forme caractéristique. Chez les entomostracés, la mortalité larvaire, d'abord très forte chez les jeunes stades, diminue ensuite progressivement jusqu'à des valeurs très réduites au début de la vie adulte, avant de s'intensifier à nouveau lors de la sénescence (Gehrs et Robertson, 1975; Bergmans, 1981).

En dehors de leurs variations intrinsèques en fonction de l'âge, la fécondité et la mortalité dépendent en outre des facteurs du milieu. Chez les copépodes, le taux de production d'oeufs apparaît directement lié à l'abondance de la ressource trophique: expérimentalement, on observe le plus souvent une proportionnalité directe entre la ration alimentaire ingérée et la production d'oeufs. La température agit essentiellement sur la cinétique des processus physiologiques, et donc sur la vitesse du cycle biologique, ceci dans les limites des tolérances spécifiques, saisonnières ou géographiques (cf. revue de Vernberg et Vernberg, 1972). Elle semble agir également, dans une certaine mesure, sur la production d'oeufs et sur le sex-

ratio. Sur le plan démographique, l'augmentation de la température aboutit à un accroissement du taux de croissance instantanée de la population. Cet accroissement peut être continu dans toute la gamme des températures testées (Heip et Smol, 1976) ou présenter un maximum ou un plateau ayant probablement une signification écophysologique (adaptation de la population à un optimum thermique) comme chez le copépode *Eurytemora hirundoides* (Castel et al., 1983).

La salinité influe également sur la dynamique des populations selon le degré de tolérance des espèces ou de certains de leurs stades de développement, plus sensibles. Lazzaretto Colombera (1970), montre par, exemple une réduction de la survie, de la fertilité et du taux net de reproduction de *Tisbe* en milieu dessalé, la modification observée étant plus ou moins accusée selon l'origine géographique de la souche utilisée, ce qui semble indiquer un probable mécanisme génétique agissant sur les processus de régulation physiologique.

Dans la nature, les facteurs du milieu agissent rarement isolément. Il est donc utile d'analyser expérimentalement l'effet simultané de plusieurs facteurs. Nous avons par exemple considéré, chez *Tisbe holothuriae*, l'impact des variations conjuguées de température et de salinité sur la démographie de populations élevées à partir de deux sources alimentaires différentes (Gaudy et al., 1982). La longévité, le temps moyen de génération, le nombre de descendants, le sex-ratio et les valeurs de r_m sont modifiées selon les combinaisons de facteurs considérés. Le taux de croissance maximal se situe à la température la plus élevée (24°C) et dans les conditions de salinité (38‰) les plus proches de celles du milieu naturel habituel. En traçant les courbes d'iso-valeurs de r_m (en pourcentage du r_m maximal), on constate que le potentiel d'expansion de l'espèce se réduit au fur et à mesure que les conditions physico-chimiques s'éloignent de l'optimum, mais la nature de la nourriture joue aussi un rôle : avec la Germaline, aliment dérivé de céréales, le r_m est proportionnellement moins affecté par les variations de facteurs qu'avec le Renutryl, préparation polyvitaminée à usage médical. Le r_m indique ainsi, au niveau populationnel des différences dans le degré de sténothermie-eurythermie des populations en fonction du type de nourriture disponible. Ceci laisse entrevoir le degré de complexité des interrelations pouvant, dans la nature, agir sur le potentiel d'expansion des populations de différents dèmes.

Une étape intermédiaire entre les études démographiques basées sur la filiation d'individus isolés et celles traitant de la Biologie des Populations dans la nature consiste à étudier les fluctuations des paramètres de dynamique dans des populations de masse élevées sous conditions, au moins partiellement, contrôlées. Ce type d'approche permet d'analyser les mécanismes régulant le maintien des populations face aux contraintes intrinsèques ou extrinsèques dues à la limitation de l'espace, par exemple, l'effet du surpeuplement (avec ses conséquences liées à l'accumulation des métabolites et, au plan génétique, à l'inbreeding), ou l'impact d'une exploitation régulière, simulant une prédation non sélective.

Dans ce type d'élevage, les variations de sex-ratio et de structure de la population jouent un rôle important dans la régulation quantitative des populations. Katona (1970) indique, par exemple, que le sex-ratio de deux espèces de copépodes du genre *Eurytemora* diffère selon la densité d'organismes dans l'élevage. De même, Heinle (1970) montre sur des cultures d'*Acartia tonsa* et d'*Eurytemora affinis* que la densité, la structure de la population et le sex-ratio varient en fonction du taux journalier d'exploitation, et avance l'existence de deux mécanismes homéostatiques de régulation: le cannibalisme, plus élevé quand la population est nombreuse (rareté des nauplii) et, dans le cas contraire, l'augmentation du taux de femelles (avec pour corollaire celui du taux de reproduction), ces femelles semblant provenir de mâles génotypiques se transformant en femelles phénotypiques au cours de leur croissance.

Des phénomènes assez semblables se rencontrent également chez les daphnies (Marshall, 1967) et chez des harpacticoïdes, dont *Tisbe holothuriae* (Hoppenheit, 1975, 1976). Nous avons pu ainsi démontrer chez cette dernière espèce que le nombre d'oeufs par femelles, le taux de femelles ovigères, le sex-ratio et la production de nauplii fluctuaient en fonction des conditions d'élevage, avec une tendance à l'homéostasie indiquée par les relations inverses entre nombre d'oeufs par sac, sex-ratio et abondance globale (Gaudy et Guérin, 1982). Le mécanisme de ces régulations est encore mal connu. Il ferait appel à l'effet d'un complexe chimique de nature encore indéfinie, émis par la population lorsqu'elle atteint des densités élevées (Hoppenheit, 1976; Fava et Crotti, 1979).

Si les études expérimentales sont nécessaires pour analyser l'impact de facteurs isolés ou peu nombreux sur la démographie, elles ne peuvent rendre compte de la complexité des situations présentées par l'action simultanée de l'ensemble des facteurs du milieu physique ou biotique en conditions naturelles. Les analyses de populations dans leur milieu visent en premier lieu à décrire leurs fluctuations numériques, à rechercher les facteurs présentant le plus grand pouvoir explicatif, enfin à tenter de modéliser ces variations par une approche déterministe ou stochastique.

Chez les crustacés zooplanctoniques, on observe généralement, au cours du cycle annuel, une succession de périodes d'abondance et de pauvreté. Celles-ci peuvent résulter de perturbations hydrodynamiques ou de variations de la pression de prédation, mais elles correspondent souvent à la succession de générations saisonnières plus ou moins bien individualisées. Chez les copépodes, il est possible de discriminer les générations par le suivi de plusieurs critères: abondance des oeufs par femelle, pourcentage des stades larvaires, variations du sex-ratio (les mâles d'une cohorte déterminée se développant plus vite et vivant moins longtemps que les femelles), taux des femelles à spermatophores, taille des adultes reflétant les différentes conditions thermiques ou trophiques saisonnières régnant au cours de leur développement larvaire. On peut, par exemple, distinguer chez les copépodes pélagiques des régions tempérées, la succession de 5 à 7 générations annuelles (Gaudy, 1984).

Ces fluctuations d'abondance peuvent être décrites en termes démographiques par une valeur positive ou négative du taux de croissance instantanée de la population, r , celui-ci traduisant l'antagonisme entre la natalité (b) et la mortalité (d).

Le taux de natalité des crustacés zooplanctoniques portant leurs oeufs (ou dont on connaît expérimentalement le taux de ponte journalier), est calculé par la méthode du "egg ratio" développée chez les rotifères et étendue chez les copépodes et les daphnies (Edmonsson *et al.*, 1954; Hall, 1964). On calcule d'abord le taux de natalité finale ("per capita") $B = E/D.l/N$ où E est le nombre d'oeufs, D la durée du développement embryonnaire et N l'effectif de la population. On en tire le taux de natalité instantanée, b , d'après la formule $b = \ln(1 + B)$. Comme $r = b - d$, il est possible, en déterminant r par comptage des effectifs entre deux prélèvements successifs de la population, d'en déduire d .

Une méthode récente de modélisation de la population consiste à évaluer directement r par le calcul de b et d (Argentesi *et al.*, 1974; Green, 1976; Castel et Feurtet, 1985). d peut être calculé, non seulement pour la population dans son ensemble, mais pour ses compartiments d'âge, par exemple, chez les copépodes: oeufs, nauplii, copépodites et adultes. L'effectif de chaque compartiment dépend, en effet, du flux d'individus y entrant ou en sortant et de la mortalité des individus à l'intérieur de cette catégorie. Les différents flux peuvent être alors calculés par un système d'équations différentielles en examinant les effectifs des compartiments à intervalles réguliers, en tenant compte du temps de résidence des individus dans chaque catégorie, évalué en général sur des élevages. L'intérêt de cette méthode est de pouvoir situer à quel niveau d'âge se situe l'impact des prédateurs

ou des facteurs de létalité. Dans la nature, en effet, l'action sélective de la prédation semble l'une des principales causes de modification de la structure des populations.

Ce bref examen de quelques aspects de la Biologie des Populations laisse apparaître que, si les connaissances théoriques en démographie obtenues sur des élevages sont assez développées chez les crustacés (harpacticoides en particulier), nous n'en sommes encore, à l'échelle de la nature, qu'à une étape de description des phénomènes. Beaucoup de mécanismes explicatifs des fluctuations numériques demeurent encore inconnus, en raison de la multiplicité des facteurs et de la latitude d'adaptation écophysiologique des espèces, celle-ci étant en partie contrôlée par la génétique.

GENETIQUE DES POPULATIONS

Comme en ce qui concerne la Biologie des Populations, notre propos n'est pas de fournir un exposé exhaustif des données de la littérature dans le domaine de la Génétique des Populations de Crustacés. L'excellente synthèse de Hedgecock *et al.* (1982) sur la Génétique des Crustacés pourra être consultée à cet effet. Nous nous attacherons plutôt ici à mettre en relief certains aspects de la Génétique des Populations qui conduisent à souligner les relations entre la variabilité génétique des populations et les conditions de l'environnement et montrent, par conséquent, l'importance de la Génétique des Populations dans le développement de la Biologie des Populations.

Chez les Crustacés, la Génétique des Populations a été abordée en considérant trois critères principaux de polymorphisme : la coloration, à l'origine de polychromatisme ; les remaniements chromosomiques, à l'origine du polymorphisme chromosomique ; les enzymes, dont la variabilité est à l'origine du polymorphisme enzymatique.

Du point de vue systématique, ces études ont concerné :

- parmi les Entomostracés : des Copépodes (polychromatisme et polymorphisme enzymatique), des Branchiopodes et des Cirripèdes (polymorphisme enzymatique),
- parmi les Malacostracés : des Péracarides, Isopodes (polychromatisme, polymorphisme chromosomique et enzymatique) et Amphipodes (polymorphisme enzymatique) et des Eucarides, Euphausiacés et Décapodes (polymorphisme enzymatique).

La variabilité enzymatique représente le critère le plus étudié, de manière plus ou moins approfondie, chez un grand nombre d'espèces de Crustacés. C'est la raison pour laquelle nous considérerons ici uniquement cet aspect de la Génétique des Populations de Crustacés. A partir de quelques exemples, nous essaierons d'analyser les relations qui existent entre l'Ecologie, la Biologie et la Génétique des Populations, de manière à dégager les différentes stratégies possibles. Voyons donc comment se présente le polymorphisme enzymatique chez les Crustacés.

Hedgecock *et al.* (1982) ont rassemblé les données du polymorphisme biochimique concernant 97 espèces de Crustacés. Ces données indiquent un taux moyen de polymorphisme de 30,5 % et un taux moyen d'hétérozygotie de 7,3 %. Elles font apparaître un taux d'hétérozygotie plus élevé chez les Copépodes, les Cirripèdes et les Euphausiacés ($H > 0,12$) que chez les Décapodes ($H < 0,07$). Toutefois, au sein d'un groupe taxonomique donné, et en particulier au sein d'un même genre, il existe de grandes différences entre espèces : chez les Copépodes harpacticoides des genres *Tigriopus* et *Tisbe*, le taux d'hétérozygotie varie du simple au triple (Battaglia *et al.*, 1978a); chez les Cirripèdes, le genre *Balanus* présente une hétérozygotie moyenne plus élevée que le genre *Chthamalus* (Hedgecock, 1979) ; chez 4 espèces de krill (*Euphausia*), l'hétérozygotie varie du simple au quadruple (Valentine *et Ayala*, 1976 ; Fevolden *et Ayala*, 1981). Si l'on considère une enzyme donnée, ces différences sont encore plus nettes. Ainsi, la mannose-phosphate-isomérase est polymorphe chez toutes les espèces de Cirripèdes

chez lesquelles elle a été testée (11), chez 8 espèces de Penaeides sur 9 ; par contre, elle n'est polymorphe que chez 4 espèces d'Anomoures sur 11 et chez une seule espèce de Brachyoure sur 16 (Hedgecock *et al.*, 1982).

Quelles relations peut-on établir entre ce polymorphisme et les conditions de l'environnement ?

Battaglia *et al.* (1978 a) ont comparé la variabilité génétique de plusieurs espèces de Crustacés des genres *Tisbe*, *Tigriopus* et *Gammarus* vivant dans des biotopes marins, saumâtres ou des flaques supralittorales. La variabilité est la plus élevée dans les populations marines ; elle est la plus faible dans les flaques supralittorales et intermédiaire dans les eaux saumâtres. *Tigriopus*, qui peuple les flaques supralittorales, apparaît comme le genre dans lequel on a mis en évidence l'un des niveaux de variabilité génétique les plus bas parmi les organismes marins étudiés sous cet aspect. Les auteurs ont émis l'hypothèse d'une stratégie adaptative fondée sur la fixation d'allèles capables de conférer à leurs porteurs une plasticité physiologique élevée. On peut, néanmoins, semble-t-il, s'interroger sur le degré de consanguinité des populations qui peuplent les flaques supralittorales : il pourrait être responsable, au moins en partie, du faible taux d'hétérozygotie observé. *Tisbe holothuriae*, étudiée comparativement dans des biotopes marins et saumâtres (Battaglia *et al.*, 1978 b), est, de toutes les espèces étudiées par ces auteurs, celle qui présente le plus grand nombre d'allèles par locus, le plus grand nombre de locus polymorphes et le plus haut degré d'hétérozygotie moyenne. Toutefois, la population marine est plus variable que celle des eaux saumâtres. L'instabilité du milieu saumâtre, plus que la faible salinité, semble être responsable de cette baisse d'hétérozygotie.

Pendant, des résultats inverses ont été obtenus en étudiant des Cirripèdes : l'hétérozygotie moyenne est 2 fois plus élevée chez *Chthamalus montagui* (0,179) qui se rencontre à des niveaux tidaux plus exposés, que chez *C. stellatus* (0,087) qui se trouve à des niveaux tidaux plus bas (Dando *et al.*, 1979).

Considérant, d'une part, ces disparités de comportement génétique en fonction de l'instabilité des conditions physiques et chimiques de l'environnement et, d'autre part, les taux de variabilité génétique de divers invertébrés marins, Ayala *et al.* (1975), Valentine et Ayala (1978) et Ayala et Valentine (1979) mettent l'accent sur le rôle des ressources trophiques dans cette variabilité. Ils proposent un modèle trophique selon lequel la variabilité temporelle (le caractère saisonnier) des ressources trophiques serait un facteur de sélection en faveur des allèles les plus "flexibles". La variabilité temporelle des ressources trophiques serait donc corrélée à des niveaux plus bas d'hétérozygotie que les milieux trophiquement stables qui favoriseraient le maintien d'allèles spécialisés. Cette conception rejoint celle de Battaglia *et al.* (1978 a et b), mais le facteur de variabilité est différent. Considérant le pélagos, ils prévoient ainsi une diminution du taux d'hétérozygotie pour des latitudes croissantes, ce qu'ils observent effectivement pour 4 espèces de krill (Valentine et Ayala, 1976 ; Fevolden et Ayala, 1981) : *Euphausia distinguenda*, espèce intertropicale, présente l'hétérozygotie la plus grande (0,213), *E. mucronata*, en zone tempérée, présente une hétérozygotie intermédiaire (0,141), alors que dans l'océan arctique, l'hétérozygotie est seulement de 0,091 chez *E. crystallorophias* et de 0,057 chez *E. superba*.

Il convient toutefois de remarquer que le régime alimentaire de ces espèces est différent, *Euphausia superba* étant phytoplanctonophage. Or, la diversité du régime alimentaire est souvent à l'origine d'une adaptation des enzymes digestives (Van Wormhoudt *et al.*, 1980) ; celles-ci peuvent présenter des variations saisonnières (Van Wormhoudt *et al.*, 1973 ; Barnes et Blackstock, 1975). Des cultures de *Tisbe holothuriae* sur différents régimes alimentaires montrent que cette adaptation met en jeu des isoenzymes (Guérin et Kerambrun, 1982), ce qui s'observe également dans l'adaptation

d'*Acartia clausi* et de *Centropages typicus* à la pollution urbaine (Rivière et Kerambrun, 1983). Des variations cycliques de certains alloenzymes sont connues dans des populations naturelles de *Drosophila pseudoobscura* et *D. persimilis* (Dobzhansky et Ayala, 1973). Chez *Balanus balanoides*, des différences dans le polymorphisme d'une estérase ont été décrites en fonction du niveau de fixation sur le rivage et des saisons (Flowerdew et Crisp, 1976). Chez *Acellus aquaticus*, le génotype de l'amylase apparaît corrélé avec la nourriture ou le choix de l'habitat (Christensen, 1977) ; de grandes variations des fréquences de l'allèle Amy-2 s'observent selon les populations. Gooch et Hetrick (1979) observent des faits analogues pour 3 locus enzymatiques chez *Gammarus minus* et Borowsky (1984) montre, chez 3 espèces de Gammarus, l'existence de 2 zones d'activité, Amy-1 et Amy-2, tandis que certains individus présentent une troisième bande, Amy-X. Expérimentalement, Amy-X est induite spécifiquement par un régime riche en amylose ou glycogène et par abaissement de la température d'élevage. L'auteur conclue que l'expression de Amy-X et Amy-1 varie selon la saison et constitue une réponse adaptative à la variation saisonnière du régime alimentaire. Par ailleurs, chez *Gammarus palustris*, espèce dont le régime alimentaire est varié, les préférences alimentaires diffèrent selon le génotype (Borowsky et al., 1985).

Il apparaît donc nécessaire, pour comprendre les stratégies mises en jeu, de prendre en considération, d'une part, le rôle métabolique des enzymes étudiées et, d'autre part, l'éthologie alimentaire des espèces.

En ce qui concerne le rôle des enzymes dans le métabolisme, les enzymes couramment testées par électrophorèse peuvent être classées en 2 groupes dont le niveau d'hétérozygotie est différent dans les populations de Drosophiles (Gillespie et Kojima, 1968 ; Kojima et al., 1970). La distinction se situe entre les enzymes métabolisant le glucose (Groupe I) et les autres (Groupe II). Les enzymes du groupe I, à spécificité restreinte, sont beaucoup moins variables que les enzymes du groupe II, susceptibles d'agir sur différents substrats offerts par l'environnement. D'où l'hypothèse d'une stratégie d'adaptation mettant en jeu une hétérozygotie plus grande des enzymes du groupe II dans les milieux variables.

Chez les Crustacés, néanmoins, cette différence est beaucoup moins nette que chez la Drosophile. Mais il faut souligner que la comparaison n'est pas toujours aisée du fait du choix des enzymes testées par les différents auteurs qui est assez variable. Ainsi, les différences d'hétérozygotie décrites par Dando et al. (1979) entre 2 espèces de *Chthamalus* en fonction du niveau tidal concernent 13 enzymes du groupe I, alors que la variation en fonction de l'environnement décrite par Nevo et al. (1977, 1978) chez *Balanus amphitrite* porte presque exclusivement sur des enzymes du groupe II.

Chez les Décapodes, Nelson et Hedgecock (1980) ont étudié 44 espèces et comparé 51 espèces en prenant en considération divers paramètres de l'environnement et du comportement (trophique notamment). Ils font ainsi apparaître une corrélation entre l'hétérozygotie des enzymes du groupe I et la variation environnementale, tandis que l'hétérozygotie des enzymes du groupe II est corrélée avec le généralisme trophique. Les chiffres fournis par ces auteurs indiquent des pourcentages de corrélations positives qui diffèrent de manière très hautement significative selon le groupe d'enzymes. D'une manière générale, ils observent une corrélation positive entre le taux moyen d'hétérozygotie et l'instabilité des ressources trophiques (et la latitude), ce qui va à l'encontre de l'hypothèse de Ayala et Valentine et est en contradiction avec le comportement génétique du krill. Néanmoins, les valeurs de l'hétérozygotie moyenne ne rendent pas compte de celles de l'hétérozygotie des enzymes des groupes I et II qui peuvent varier en sens inverse. En effet, la variation de l'hétérozygotie moyenne en fonction de la variabilité environnementale rend bien compte du comportement des enzymes du

groupe I, dont elle tend plutôt à minimiser les variations, mais ne rend absolument pas compte des valeurs de l'hétérozygotie des enzymes du groupe II. Ainsi, chez les Décapodes, les taux relatifs d'hétérozygotie observés pour les enzymes des groupes I et II ne semblent pas dépendre de l'instabilité des ressources trophiques, mais du comportement trophique des espèces. Considérant le régime alimentaire des espèces étudiées, Nelson et Hedgecock montrent, d'une part, que l'hétérozygotie moyenne la plus faible s'observe chez les phytophages qui présentent les taux d'hétérozygotie les plus bas à la fois pour les enzymes des groupes I et II, tandis que, d'autre part, les suspensivores et les détritivores ont les taux d'hétérozygotie les plus élevés. C'est pourquoi, ils proposent un modèle de stratégie tenant compte à la fois de la variabilité environnementale et des caractéristiques trophiques des espèces.

CONCLUSION

Les Crustacés offrent une immense diversité : dans l'échelle des tailles, dans la durée de vie, les modalités et le temps de développement, le mode de vie (pélagiques, benthiques, fixés, parasites), le régime trophique (phytophages, carnivores, omnivores, suspensivores, détritivores)... Cette diversité soulève un certain nombre de problèmes qui se posent à la fois en Biologie des Populations et en Génétique des Populations.

La Biologie des Populations doit évidemment prendre en compte cette diversité et considérer les caractéristiques propres à chaque espèce. L'étude expérimentale implique la réalisation de cultures dans des conditions physiques, chimiques et nutritionnelles compatibles avec l'accomplissement satisfaisant du cycle biologique des individus de l'espèce concernée. C'est là une première difficulté que connaissent bien tous ceux qui se heurtent au délicat problème des élevages. Les paramètres physiques et chimiques sont généralement assez bien maîtrisés pour les espèces marines ou d'eau douce, mais gardent un caractère arbitraire en ce qui concerne les espèces saumâtres pour lesquelles la variabilité du milieu qui leur est propre peut difficilement être reproduite en laboratoire. Par contre, le choix de tel ou tel régime alimentaire revêt un aspect beaucoup plus délicat qui peut conduire à des résultats dont l'incidence peut être très différente chez des espèces pourtant faciles à élever. De plus, les conditions expérimentales (espace limité, nourriture qualitativement peu variée,...) peuvent ne pas correspondre au comportement trophique naturel des espèces (qui ne sont plus contraintes de rechercher leur nourriture). Or, la détermination des potentialités démographiques maximales, qui constitue l'un des buts de la Biologie des Populations, ne peut se faire que dans des conditions physico-chimiques et nutritionnelles optimales. Leur reconstitution expérimentale représente une seconde difficulté et n'est réalisable que pour un nombre très limité d'espèces : d'une manière générale, les plus tolérantes et les moins spécialisées au plan trophique.

En ce qui concerne la Génétique des Populations, l'un des objectifs majeurs est de parvenir à une meilleure compréhension des mécanismes de maintien du polymorphisme des populations naturelles et des relations entre le polymorphisme et les conditions de l'environnement. La Génétique des Populations de Crustacés est donc, elle aussi, liée à leur diversité, en particulier en ce qui concerne le mode de vie. La variabilité génétique des populations est influencée par les paramètres physiques et chimiques du milieu, leur fluctuation temporelle et spatiale et par le comportement trophique des espèces. Ces facteurs de sélection, qui contrôlent la structure génétique des populations, influent aussi sur les paramètres démographiques. La Génétique des Populations apparaît ainsi étroitement liée à la Biologie des Populations dont les aspects dynamiques peuvent être considérablement perturbés non seulement par une baisse du polymorphisme

(consanguinité), mais aussi par les modifications des conditions écologiques. Cette liaison est conditionnée par l'Ecologie qui contrôle, d'une part, le développement démographique des populations, et d'autre part, leur diversité génétique. Cette dernière est essentielle à l'adaptation des populations à l'hétérogénéité de l'environnement, mais aussi au maintien des performances physiologiques et démographiques. C'est pourquoi, par exemple en ce qui concerne les Décapodes d'intérêt économique, Dynamique et Génétique des Populations sont complémentaires pour envisager une meilleure exploitation des stocks. Le maintien de cette diversité constitue un problème majeur qui se pose à l'expérimentateur : les cultures à partir d'un faible échantillon conduisent inévitablement à une baisse de polymorphisme et à une dérive par rapport aux populations naturelles. Cet aspect prend toute son importance en aquiculture où la consanguinité est inévitable et où le contrôle de la variabilité génétique apparaît nécessaire.

Mais il convient d'évoquer un dernier problème, tout à fait fondamental en Biologie des Populations et en Génétique des Populations, qui est celui de la perception de la variabilité spatio-temporelle de leur environnement par les organismes des différentes espèces. Cette perception est certainement différente selon le mode de vie (benthique, pélagique, fixé), les caractéristiques écologiques (latitude, proximité du rivage, euryhalinité, ...) et l'éthologie alimentaire des espèces. Dans le cadre de leurs réponses écophysologiques, diverses adaptations non génétiques ont été décrites ; il ne faut peut être pas en exclure trop définitivement toute composante génétique.

Les quelques aspects de la Biologie des Populations et de la Génétique des Populations qui ont été exposés permettent d'envisager un certain nombre de stratégies : par exemple, variations du sex-ratio, cannibalisme, comportement trophique conduisant à un optimum de reproduction, variations du taux d'hétérozygotie, variabilité des différentes enzymes en fonction du degré de stabilité de l'environnement et du comportement alimentaire. Nous rappellerons seulement pour mémoire les stratégies *r* et *k* bien connues pour être adoptées la première en milieu instable, la seconde en milieu stable (Barbault, 1983). Ces diverses stratégies, dont résultent, pour chaque population, une certaine structure et une certaine organisation dans le temps et dans l'espace, font clairement ressortir l'importance des données de la Génétique des Populations dans le développement de la Biologie des Populations. L'immense diversité des Crustacés offre un choix quasi-illimité de possibilités et fait de ce groupe systématique un matériel de choix pour appréhender le fonctionnement des populations naturelles.

-
- ARGENTESI F., DE BERNARDI R., DI COLA G., 1974. Mathematical models for the analysis of populations dynamics in species with continuous recruitment, *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 31, 245-275.
- AYALA F.J., VALENTINE J.W., 1979. Genetic variability in the pelagic environment : A paradox ?, *Ecology*, 60, 24-29.
- AYALA F.J., VALENTINE J.W., ZUMWALT G.S., 1975. An electrophoretic study of the antarctic zooplankton *Euphausia superba*, *Limnol. Oceanogr.*, 20, 4, 635-640.
- BARBAULT R., 1983. Ecologie générale, Masson éd., Paris.
- BARNES H., BLACKSTOCK J., 1975. Seasonal changes on the activity of certain enzymes in crude extracts of two common cirripedes, *Balanus balanoides* (L.) and *B. balanoides* (L.), *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 19, 81-96.
- BATTAGLIA B., BISOL P.M., FAVA, G., 1978 a. Genetic variability in relation to the environment in some marine invertebrates, in : *Marine organisms, Genetics, Ecology and Evolution*, édité par B. Battaglia et J.A. Beardmore, Plenum, New York, 53-70.
- BATTAGLIA B., BISOL P.M., VAROTTO V., 1978 b. Variabilité génétique dans des

- populations marines et lagunaires de *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida), *Arch. Zool. exp. gén.*, 119, 251-264.
- BERGMANS M., 1981. A demographic study of the life of *Tisbe furcata* (Baird 1837) (Copepoda, Harpacticoida). *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 61, 691-705.
- BOROWSKY R., 1984. Environmental control of amylase phenotype in Amphipods of the genus *Gammarus*, *Biol. Bull.*, 167, 647-657.
- BOROWSKY R., BOROWSKY B., MILANI H., GREENBERG P., 1985. Amylase variation in the salt marsh Amphipod, *Gammarus palustris*, *Genetics*, 111, 311-323.
- CASTEL J., CANTIES C., POLI J.M., 1983. Dynamique du copépode *Eurytemora hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde : effet de la température, *Oceanologica Acta*, N. SP., *Proceedings 17th European marine Biology Symposium*, Brest, France, 57-61.
- CASTEL J., FEURTET A., 1985. Dynamique du copépode *Eurytemora hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde : utilisation d'un modèle à compartiments. *J. Rech. Océanogr.*, 10, 4, 134-136.
- CHRISTENSEN B., 1977. Habitat preference among amylase genotypes in *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea), *Hereditas*, 87, 21-26.
- DANDO P.R., SOUTHWARD A.J., CRISP D.J., 1979. Enzyme variation in *Chthamalus stellatus* and *C. montagui* (Crustacea, Cirripeda). Evidence for the presence of *C. montagui* in the Adriatic, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 59, 307-320.
- DOBZHANSKY T., AYALA F., 1973. Temporal frequency changes of enzyme and chromosomal polymorphisms in natural populations of *Drosophila*, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 70, 3, 680-683.
- EDMONSON W.T., COMITA G.F., ANDERSON G.C., 1954. Reproductive rate of copepods in nature and its relation to phytoplankton populations, *Ecology*, 43, 625-634.
- FAVA G., CROTTI E., 1979. Effect of crowding on nauplii production during mating time in *Tisbe clodiensis* and *T. holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida), *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 32, 466-475.
- FEVOLDEN S.E., AYALA F.J., 1981. Enzyme polymorphism in Antarctic krill (Euphausiacea); genetic variation between populations and species, *Sarsia*, 66, 167-181.
- FLOWERDEW M.W., CRISP D.J., 1976. Allelic esterase isozymes, their variation with season, position on the shore and stage of development in the Cirripeda *Balanus balanoides*, *Mar. Biol.*, 35, 319-325.
- GAUDY R., 1984. Biological cycle of *Centropages typicus* in the northwestern Mediterranean neritic waters, *Crustaceana*, suppl. 7, 199-213.
- GAUDY R., GUERIN J.P., 1977. Dynamique des populations de *Tisbe holothuriae* (Crustacea : Copepoda) en élevage sur trois régimes artificiels différents, *Mar. Biol.*, 39, 137-145.
- GAUDY R., GUERIN J.P., 1982. Population dynamics of *Tisbe holothuriae* (Copepoda : Harpacticoida) in exploited mass cultures, *Neth. J. Sea Res.*, 16, 208-216.
- GAUDY R., GUERIN J.P., MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M., 1982. Effect of temperature and salinity on the populations dynamics of *Tisbe holothuriae* Humes (Copepoda : Harpacticoida) fed on two different diets, *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 57, 257-271.
- GEHRS C.W., ROBERTSON A., 1975. Use of life tables in analysing the dynamics of Copepod populations, *Ecology*, 56, 665-672.
- GILLESPIE J.H., KOJIMA K., 1968. The degree of polymorphism in enzymes involved in energy production compared to that in nonspecific enzymes in two *Drosophila ananassae* populations, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 61, 582-585.
- GOOCH J.L., HETRICK S.W., 1979. The relation of genetic structure to environmental structure : *Gammarus minus* in a karst area, *Evolution*, 33, 1, 192-206.
- GREEN J.D., 1976. Population dynamics and production of the calanoid copepod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand lake, *Arch. Hydrobiol.*, (suppl.) 50, 313-400.
- GUERIN J.P., KERAMBRUN P., 1982. Effects of diet on esterases, alkaline phosphatase, malate dehydrogenase and phosphoglucomutase activity observed

- by polyacrylamide gel electrophoresis in *Tisbe holothuriae* (Harpacticoid Copepod), *Comp. Biochem. Physiol.*, 73 B, 4, 761-770.
- HALL D.J., 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*, *Ecology*, 45, 94-112.
- HEDGECOCK D., 1979. Biochemical genetic variation and evidence of speciation in *Chthamalus* barnacles of the tropical eastern Pacific, *Mar. Biol.*, 54, 207-214.
- HEDGECOCK D., TRACEY M.L., NELSON K., 1982. Genetics, in : *The Biology of Crustacea*, édité par L.G. Abele, Acad. Press, New York, vol.2, 283-403.
- HEINLE D.R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of Calanoid Copepods, *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 20, 366-372.
- HEY C., SMOL N., 1976. Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish-water harpacticoids (Crustacea : Copepoda), *Mar. Biol.*, 35, 327-334.
- HOPPENHEIT M., 1975. Zur Dynamik exploitierter Population von *Tisbe holothuriae* (Copepoda : Harpacticoida), II Populationsdichte, Alterszusammensetzung, Wachstum und Ausbente, *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 27, 377-395.
- HOPPENHEIT M., 1976. Zur Dynamik exploitierter Population von *Tisbe holothuriae* (Copepoda : Harpacticoida), III Reproduktion, Geschlechtsverhältnis, Entwicklungsdauer und Überlebenszeit, *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 28, 109-137.
- KATONA S.K., 1970. Growth characteristics of the copepod *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures, *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 20, 373-384.
- KOJIMA K., GILLESPIE J., TOBARI Y.N., 1970. A profile of *Drosophila* species enzymes assayed by electrophoresis. I Number of alleles, heterozygosities, and linkage disequilibrium in glucose-metabolizing systems and some other enzymes, *Biochem. genet.*, 4, 627-637.
- LAZARETTO-COLOMBERA, 1970. Effetti della diluizione su alcuni parametri di popolazione in razze geografiche del copepode *Tisbe holothuriae* Humes (Harpacticoida), *Archo. Oceanogr. Limnol.*, 16, 263-274.
- MARSHALL J.B., 1967. Radiation stress in exploited *Daphnia* population, *Limnol. Oceanogr.*, 12, 154-158.
- NELSON K., HEDGECOCK D., 1980. Enzyme polymorphism and adaptive strategy in the Decapod Crustacea, *Am. Nat.*, 116, 2, 238-280.
- NEVO E., SHIMONY T., LIBNI M., 1977. Thermal selection of allozyme polymorphisms in barnacles, *Nature*, (London), 267, 699-701.
- NEVO E., SHIMONY T., LIBNI M., 1978. Pollution selection of allozyme polymorphisms in barnacles, *Experientia*, 34, 1562-1564.
- PARISE A., LAZZARETTO I., 1966. Misure di popolazione sul copepode *Tisbe furcata* Baird (Harpacticoida), *Mem. Accad. Patavina Sci. Let. Atti*, 79, 3-11.
- RIVIERE D., KERAMBRUN P., 1983. Impact d'une pollution d'origine urbaine sur les activités enzymatiques de deux copépodes planctoniques (*Acartia clausi* et *Centropages typicus*), *Mar. Biol.*, 75, 25-35.
- VALENTINE J.W., AYALA F.J., 1976. Genetic variability in krill, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 73, 2, 658-660.
- VALENTINE J.W., AYALA F.J., 1978. Adaptive strategies in the sea, in : *Marine organisms, Genetics, Ecology and Evolution*, édité par B. Battaglia et J.A. Beardmore, Plenum, New York, 323-345.
- VAN WORMHOUDT A., CECCALDI H.J., MARTIN B.J., 1980. Adaptation de la teneur en enzymes digestives de l'hépatopancréas de *Palaemon serratus* (Crustacea, Decapoda) à la composition d'aliments expérimentaux, *Aquaculture*, 21, 63-78.
- VAN WORMHOUDT A., CECCALDI H.J., LE GAL Y., 1973. Variations aux différentes saisons des activités enzymatiques digestives chez *Palaemon serratus* ayant subi l'ablation des pédoncules oculaires, *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277, 369-372.
- VERNBERG W.B., VERNBERG F.J., 1972. Environmental physiology of marine animals, Springer Verlag, Berlin, 346 p.