

Ann. Inst. océanogr., Paris, 1975, 51 (2), 203-221.

ÉLEVAGE DE COPÉPODES CALANOÏDES. BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS : PREMIERS RÉSULTATS (1)

PAR

JEANINE PERSON-LE RUYET *

MORS-CLÉS : Copépodes Calanoïdes planctoniques.
Élevage.
Biologie et dynamique des populations.

KEY WORDS : Planktonic Calanoid Copepods.
Rearing.
Biology and populations dynamics.

Résumé

Quatre espèces de Copépodes Calanoïdes planctoniques : *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *C. hamatus* et *Temora longicornis* sont gardées en élevage depuis un an. Pour les différentes espèces, le rythme de succession des générations et le taux de reproduction ont été déterminés à 20° et avec une nourriture constituée de *Tetraselmis suecica*. Les espèces les plus productives sont *C. hamatus* et *A. clausi* (50 et 60 adultes par ♀ et par cycle de 20 et 21 jours). —

Le comportement alimentaire des Copépodes est succinctement considéré lorsque la taille et la concentration de l'algue varient. Des algues de 5 à 25 μ sont filtrées et la consommation croît avec la disponibilité de la nourriture. Les incidences de la nutrition sur la production des élevages restent à considérer.

L'évolution de populations de même classe d'âge a été

Abstract

**On rearing planktonic calanoid copepods.
Biology and populations dynamics :
first results.**

Four species of planktonic Calanoid Copepods, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *C. hamatus* and *Temora longicornis*, were cultured during one year, at 20°, with the green algae *Tetraselmis suecica*. The generation time and reproductive rate are investigated, the best results are obtained with *C. hamatus* and *A. clausi* : 50 and 60 adults per female, and per cycle (20 and 21 days). —

The relationship between grazing and the size and density of some algae is briefly investigated. Algae of 5 to 25 μ are filtered, and the ingestion rate increases with the food density. The effect on culture production has still to be studied.

(1) Contribution n° 279 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

* Laboratoire Arago, F 66650 Banyuls-sur-Mer.

Adresse actuelle : Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, F 29273 Brest.

suivie en volume de 10 à 40 litres. Au-delà d'une certaine concentration (350 à 1 200 adultes par litre chez *A. clausi*), liée aux conditions expérimentales encore perfectibles, il apparaît toujours une mortalité (sans rapport avec l'âge) de 80 à 90 % des Copépodes et une réduction du taux de reproduction des survivants. L'inoculation régulière et fréquente de nouveaux bacs permet de maintenir la concentration et de prélever un maximum de Copépodes.

L'association d'un Copépode Harpacticoïde *Tisbe furcata*, à un élevage d'*A. clausi* est susceptible d'améliorer la production du Calanoïde et assure l'entretien naturel du bac.

The increase in density of a definite age group was investigated in 10 to 40 liters tanks. Beyond a specific density (350 to 1 200 adults/l for *A. clausi*), an 80 to 90 % mortality (unrelated to age) occurs and the reproductiveness of survivors decreases. This can change with an improvement in the experimental conditions. A regular and frequent inoculation of new tanks stabilizes the density and allows a maximum harvesting.

The introduction of the Harpacticoid *Tisbe furcata* to a culture of *A. clausi* increase the Calanoid's production, insuring a natural cleaning of the tank.

INTRODUCTION

ALLEN et NELSON (1910), puis CRAWSHAY (1915), ont été les premiers auteurs à s'intéresser à la survie en laboratoire de Copépodes planctoniques marins. La reproduction des Copépodes Calanoïdes ne devient possible, dans des conditions artificielles, que bien plus tard. Il faut signaler que les premières espèces ayant produit en laboratoire une génération filiale sont *Pseudodiaptomus coronatus* (JACOBS, 1961) et *Calanus hyperboreus* (CONOVER, 1962). Par la suite, les essais d'élevage se poursuivent et quelques générations successives (le plus souvent moins de 5) sont obtenues chez *Acartia tonsa* (ZILLIOUX et WILSON, 1966), *Pseudocalanus elongatus* (KATONA et MOODIE, 1969), *Calanus helgolandicus* (PAFFENHÖFER, 1970), *Centropages typicus*, *Acartia clausi*, *Ctenocalanus vanus* et *Clausocalanus arcuicornis* (NASSOGNE, 1970). Tous ces élevages sont de durée limitée (quelques mois) et leur volume est, le plus souvent, de moins de 2 litres. Il faut toutefois préciser que de nombreux chercheurs étudiant la reproduction (ponte et développement larvaire) se sont intéressés à l'obtention, en nombre limité, de formes juvéniles et à leur maintenance en laboratoire (de quelques jours à quelques semaines). Nous ne citerons que les travaux de MC LAREN, 1966; MC LAREN *et al.*, 1969; CORKETT, 1968; CORKETT et MC LAREN, 1970; LAWSON et GRICE, 1970; BERNARD, 1971 sur plusieurs genres de Copépodes Calanoïdes. Dans le but de satisfaire les besoins de l'écologie expérimentale, ZILLIOUX (1969), ZILLIOUX et LACKIE (1970) mettent au point une technique d'élevage en grand volume (100 litres), avec recyclage de l'eau de mer d'origine synthétique. *Acartia clausi* et *A. tonsa* sont utilisées pour tester le système et les 2 espèces se sont reproduites durant un an sans que l'évolution des populations ait été précisée. Jusqu'à présent, HEINLE (1969) est le seul

auteur à avoir suivi, durant 3 ans, par période de 5 à 6 mois, la réaction de populations de Copépodes Calanoïdes en élevage, *Acartia tonsa* ou *Eurytemora affinis*, soumises à un certain rythme de prélèvement. Les élevages se font en eau de mer, naturelle ou artificielle, renouvelée périodiquement et en petit volume (de l'ordre du litre).

A l'opposé des Copépodes Calanoïdes, les élevages de Copépodes Harpacticoïdes ne présentent guère de difficultés et leur durée excède le plus souvent plusieurs années. Nous ne citerons ici que les travaux de FRASER (1936), PROVASOLI *et al.* (1959), GILAT (1967) sur le genre *Tigriopus* et ceux de BARR (1969) sur *Tisbe furcata*. L'espèce planctonique, *Euterpina acutifrons*, se reproduit, de même, aisément en captivité (BERNARD, 1963; NEUNES et PONGOLINI, 1965; NASSOGNE, 1969; HAQ, 1972); elle est souvent utilisée pour l'expérimentation.

Notre objectif est d'obtenir en laboratoire, de manière suivie, des Copépodes Calanoïdes planctoniques susceptibles d'être utilisés d'abord comme matériel expérimental, puis ultérieurement, selon le succès et les possibilités de développement des élevages, comme nourriture pour de petits carnivores. Il est schématiquement possible de procéder en trois étapes principales : sélection de quelques espèces de Copépodes et obtention de cycles suivis, concentration au maximum des animaux dans le milieu, et enfin, détermination de la quantité maximale de Copépodes prélevable (taux et rythme), compatible avec le maintien du stock. La biologie des Copépodes Calanoïdes obtenus en élevage, ainsi que les premiers résultats relatifs à l'évolution des populations, en volume de 20 ou de 40 litres, vont être exposés et discutés.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les géniteurs sauvages ont été recueillis dans la rade de Brest en février-mars 1973, période où la température moyenne de l'eau est comprise entre 9° et 9,5°. Un choc thermique initial trop intense est évité en maintenant les Copépodes à une température avoisinant celle de leur milieu naturel. Progressivement, par étapes d'une durée moyenne de 15 jours, la température est élevée. La température maximale adoptée jusqu'à présent est de $21 \pm 0,5^\circ$. Les élevages sont produits dans 2 salles à température et à éclairage réglables.

La mise en route d'un élevage se fait, en général, à partir d'un petit nombre de femelles sauvages venant d'être pêchées. Les femelles matures pondent, le plus souvent, dans les 3 ou 4 heures suivant la pêche, mais la mortalité reste très importante lors de l'éclosion des œufs et au cours du développement larvaire. Il nous semble moins aléatoire d'isoler le plus rapidement possible, dans un grand volume d'eau de mer filtrée, quelques représentants, adultes et juvéniles, des principales espèces présentes dans la pêche. Après un ou deux mois de séjour en laboratoire, quelques copépodites âgés, en général 20 mâles et 20 femelles de la première (F_1) ou seconde (F_2) génération filiale d'une espèce déterminée, sont sélectionnés pour débiter un élevage dont les chances de succès sont très nettement accrues.

L'eau de mer, d'origine néritique, est utilisée après filtration. Celle-ci doit être suffisante pour réduire la quantité de particules en suspension et retenir les œufs et les nauplii d'un Copépode Harpacticoïde, *Tisbe furcata*, normalement très répandu dans la zone littorale et qui prolifère dans les canalisations d'eau de mer. L'eau de mer est passée sur filtre *Millipore* de porosité $0,45 \mu$ et renouvelée au minimum une fois par semaine, les élevages se faisant pour le moment en milieu confiné. Ce rythme de renouvellement de l'eau permet d'éviter une acidification du milieu; le pH se maintient aux alentours de 8,3. Par ailleurs, des mesures de contrôle ont montré que la $S_{\%}$ se maintient aux alentours de 35,2‰-35,3‰. L'oxygénation du milieu est assurée par 5 arrivées d'air à la base du bac d'élevage. En remontant vers la surface, les bulles d'air maintiennent une certaine turbulence dans le milieu et, en particulier, évitent une sédimentation trop rapide des algues. Cette agitation, d'intensité obligatoirement modérée, maintient les Copépodes en pleine eau, tout en leur laissant une certaine liberté de déplacement, selon leur phototropisme par exemple. Par contre, même si l'agitation est suffisante, les œufs et les premiers

stades larvaires ont tendance à se déposer sur le fond du bac avec les rejecta et sont susceptibles de devenir alors la proie des Ciliés.

Des tonnelets ou ballons de 10 litres en pyrex ont d'abord été retenus, puis remplacés par des jarres de 20 litres en altuglass, à section cylindrique et à fond conique, où sont ménagées 5 ouvertures (GIRIN et DEVAUCHELLE, 1974). L'une d'elle est prévue pour l'élimination des cadavres et pelotes fécales, les 4 autres servent pour l'aération.

La concentration des Copépodes est estimée, en général, 2 fois par semaine. Les comptages sont faits par échantillonnages de 100 ou de 250 ml selon la densité de la population. La concentration des algues en suspension est évaluée par numération à la cellule de *Malassez*. Les pesées de Copépodes sont faites avec une électrobalance du type CAHN G2. Les échantillons varient entre 50 et 500 adultes, selon les espèces. Les Copépodes vivants, rincés à l'eau douce, sont séchés à 40° pendant 24 h, dans une microcoupelle auparavant passée à l'étuve et pesée.

Bien que les espèces de Copépodes retenus ne soient pas des herbivores stricts, une nourriture exclusivement végétale leur est administrée. Le régime alimentaire de base est constitué à 95 % d'une Chlorophycée : *Tetraselmis suecica* (15μ). Deux autres formes flagellées appartenant aux Chryso-phyccées : *Isochrysis galbana* (5μ) et *Monochrysis lutherii* (8μ) sont parfois utilisées en complément, ainsi qu'une Diatomée : *Phaeodactylum tricorutum* (25μ). La quantité de nourriture fournie, en général quotidiennement aux Copépodes, est telle que la concentration des algues dans le milieu se maintient aux alentours de 100 000 cellules par ml, ou de 50 000, selon l'importance de la population de Copépodes. Les bacs d'élevage étant soumis soit à 8 h de lumière pour 16 h d'obscurité, soit à un éclairage permanent, la multiplication des algues est parfois plus importante que la consommation des Copépodes et un excès de nourriture devient rapidement néfaste. En photopériode comme en lumière permanente, les jarres d'élevage perçoivent une intensité lumineuse allant de 1 000 à 1 200 lux pour la face la mieux exposée.

Pour suivre, chez une espèce donnée, le rythme de succession des générations et évaluer le taux de reproduction, quelques copépodites âgés bien calibrés, 20 mâles et 20 femelles, sont régulièrement isolés dans 10 litres d'eau. Sans ces repiquages répétés, il se produit rapidement un léger cheveu-

chement de générations du fait que toutes les femelles ne pondent pas en même temps et que la ponte s'étale, pour un même individu, sur 4 ou 5 jours. Des observations quotidiennes, 3 en moyenne en période de ponte, sont faites pour détecter l'apparition des premiers œufs. L'examen se fait à la loupe sur environ 1 litre de milieu, prélevé après décantation dans la partie inférieure du récipient.

Les expériences de nutrition, faites sur des Copépodes sauvages, se déroulent sur 24 h et à l'obscurité pour freiner la multiplication des algues. Les Copépodes pêchés au filet (trait oblique), dans les environs de Roscoff (juillet 1973), sont, dès leur retour au laboratoire (1 h après la pêche), isolés dans de l'eau de mer filtrée et maintenus à jeun, 12 à 24 h dans une salle thermorégulée. La température adoptée : 16°-16,5°, correspond à celle du

milieu naturel des Copépodes. Pour la mise en expérience, les Copépodes sont à nouveau isolés dans de l'eau de mer filtrée (0,45 µ), thermorégulée et oxygénée. Plusieurs lots de 20 Copépodes pour 500 ml de milieu sont en général utilisés, sauf pour les espèces les moins représentées : *C. typicus* et *C. helgolandicus*. Les ballons en pyrex, recouverts extérieurement d'un enduit noir, sont régulièrement agités (2 minutes toutes les 15 minutes) pour maintenir les algues en suspension et oxygéner le milieu. Le prélèvement d'algues est déduit de la diminution de concentration survenue dans le milieu. Celle-ci est évaluée par numération cellulaire selon la technique d'UTERMOHL. La consommation journalière d'algues est rapportée à l'individu et à l'unité de longueur céphalothoracique. La longueur céphalothoracique est mesurée pour tous les Copépodes mis en expérience, et seule la moyenne est retenue.

II. — RÉSULTATS

A. — Caractéristiques biologiques des espèces en culture.

Quatre espèces de Copépodes Calanoïdes, issus d'individus sauvages de la rade de Brest, ont été acclimatées aux conditions de laboratoire : *Acartia clausi* (GIESBRECHT, 1889), *Centropages hamatus* (LILLJEBORG, 1853), *Temora longicornis* (MÜLLER, 1792) et *Centropages typicus* (KROYER, 1849). L'éle-

vage de ces Calanoïdes est suivi depuis un an à partir de l'isolement des souches (tableau I).

Il est à remarquer que les Copépodes obtenus à 20° sont légèrement plus petits que ceux de la génération hivernale dont ils sont issus, de 10 % pour *C. typicus* et de 20 % pour *T. longicornis* par exemple. En supposant les Copépodes dans leurs conditions optimales de développement, cette réduction de taille peut être liée au fait que, d'une manière générale, lorsque la température s'élève, l'acti-

TABLEAU I. — Caractéristiques des espèces de Copépodes en élevage (20° - *Tetraselmis suecica*).

Espèce de Copépode	<i>Centropages typicus</i>	<i>Centropages hamatus</i>	<i>Temora longicornis</i>	<i>Acartia clausi</i>
	70	80	100	80
Mensurations (µ)	N 80- 320	100- 350	120- 330	70- 240
(longueur totale).	C 400-1 550	430-1 050	390- 950	345-1 000
	A 1 650-1 770	1 100-1 300	950-1 080	1 100-1 200
	(♂ - ♀)			
Début de l'élevage.	16 mars 1973	39 janvier 1973	6 février 1973	29 janvier 1973
Durée du cycle à 20° (jours).	25	22	21	20
Taux moyen de reproduction (nombre d'A issus d'une ♀ par génération).	25	50	30	60

tivité métabolique s'intensifie et le cycle s'accourte (Mc LAREN, 1963).

Nous avons observé, dans nos conditions d'élevage, à 20° et en nourriture excédentaire de *Tetraselmis suecica*, que la durée moyenne du cycle de développement, considéré de l'œuf à l'œuf, oscille entre 20 et 30 jours. Le rythme de succession des générations est en moyenne de 20 jours pour *A. clausi*, de 21 jours pour *T. longicornis* et de 22 jours pour *C. hamatus*. Il est légèrement plus lent chez *C. typicus* : 25 jours.

Pour une espèce commune à la Méditerranée occidentale et à la Manche, *C. typicus*, RAZOULS (1974) indique pour les environs de Banyuls-sur-Mer, dans les conditions naturelles, une succession de 7 générations annuelles. L'évolution des populations de Copépodes amène l'auteur à déduire que les Calanoïdes ont un cycle annuel moyen de 52 jours, plus précisément de 100 jours en période hivernale (minimum thermique de 10°) et de 35 à 40 jours en période estivale (maximum thermique de 20°). Pour la région de Roscoff, d'après des critères d'abondance et de taille, il n'est possible de retrouver qu'une succession de 5 générations annuelles (DIGBY, 1950; BODO *et al.*, 1965).

Le taux moyen de reproduction, plus précisément le nombre de Copépodes adultes issus d'une même femelle, varie entre 25 et 60. Il est de 25 chez *C. typicus* et de 30 chez *T. longicornis*. Il est nettement plus élevé chez *C. hamatus* : 50 et chez *A. clausi* : 60. Le nombre d'œufs pondus par une femelle est en réalité plus élevé mais, d'une part, certains œufs n'éclosent pas, d'autre part, tous les juvéniles n'arrivent pas à l'état adulte.

Nous ne disposons, actuellement, que de quelques informations sur la biologie de la reproduction des Copépodes en élevage. Alors que chez *T. longicornis* et *A. clausi* l'accouplement est très bref, quelques minutes, et ne peut être observé que rarement, chez *C. typicus* et *C. hamatus* le mâle reste accroché à la femelle pendant plusieurs jours. Dans une population homogène, le nombre de couples présents dans un bac donné passe par un maximum au cours du cycle, ce qui permet de procéder facilement et rapidement à un repiquage. La ponte a pu être observée chez quelques femelles de *C. typicus* où l'expulsion des œufs se fait sous forme d'une chaîne double, dont chaque élément est enveloppé d'une gangue muqueuse. Ce double chapelet d'œufs se dissocie aussitôt et les œufs sont dispersés dans le milieu. D'après l'une de nos observations, une femelle est susceptible de pondre en l'espace de quelques mi-

nutes 76 œufs qui acquièrent tout de suite une forme sphérique et lisse. Dans ce cas précis, après la ponte, il était possible d'observer, par transparence, qu'une dizaine d'œufs prêts à être pondus subsistaient dans chaque conduit génital. Si le nombre d'œufs susceptibles d'être pondus en quelques heures est élevé, nos données actuelles ne permettent pas de connaître les potentialités de ponte d'une femelle.

Chez *C. typicus*, il se développe sur toute la surface de l'œuf, quelques heures après la ponte, des aspérités arrondies et de petites épines. Chez *C. hamatus*, l'œuf est le plus souvent recouvert d'épines très longues, atteignant parfois plus du tiers du diamètre de l'œuf. Des observations similaires ont été faites par LAWSON et GRICE (1970) sur les mêmes espèces en élevage. Si au moment de la ponte, la taille et la couleur des œufs sont à peu près constantes, il apparaît ensuite une grande variabilité dans l'ornementation des œufs comme dans la pigmentation. Après l'éclosion, la membrane externe de l'œuf se trouve dans le milieu.

Par ailleurs, avec *Calanus helgolandicus* (CLAUS, 1863), nous n'avons pu obtenir que 3 générations successives. La génération parentale (F₀), constituée au début de copépodites V donnait, à 20°, une première génération filiale (F₁) numériquement bien représentée : en moyenne 13 adultes par femelle; après la ponte, les géniteurs ont survécu de 30 à 35 jours. La F₂ était d'importance comparable mais le succès de la F₃ était moindre, malgré la prédominance de femelles dans la seconde génération filiale. Les mâles étaient absents de la F₃, ou très faiblement représentés (3 %) alors que les femelles pouvaient pondre de nombreux œufs. Aucune éclosion n'a pu être obtenue. Sur les trois générations qui ont été suivies, la durée moyenne du cycle de développement (de l'œuf à l'œuf) a été de 30 jours. Ces échecs peuvent être dus aux conditions d'élevage : vraisemblablement une température de 20°-22° est trop élevée pour cette espèce et les algues sont de trop petites dimensions pour être efficacement retenues. PAFFENHÖFER (1970) obtient, de même, des résultats très variables à 15° avec *C. helgolandicus*.

En conclusion, les cycles de développement de 4 espèces de Copépodes Calanoïdes ont été suivis pendant un an, dans des conditions bien définies. La température de 20° ne convient pas à *C. helgolandicus*. Pour les autres espèces, la durée du cycle oscille entre 20 et 25 jours, ce qui est comparable aux observations faites dans les conditions naturelles les plus favorables (RAZOULS, 1974). D'autre part, en captivité et en petit volume, nous obtenons

des taux moyens de reproduction satisfaisants, mais susceptibles d'être accrus, compris entre 25 et 60. Les espèces les plus productives sont *C. hamatus* et surtout *A. clausi*.

B. — Bases d'une alimentation en nourriture vivante (algues).

Le choix d'un premier régime alimentaire, ou régime alimentaire de base, s'impose dans tout élevage. Il a été établi à la suite de quelques tests de nutrition et des premiers essais d'élevage. En un premier temps, nous avons recherché une espèce d'algue : 1) de taille moyenne, aisément prélevable par les copépodes adultes et les juvéniles, 2) produite en grandes quantités au laboratoire, et 3) assurant pour toutes les espèces de Copépodes une survie et une reproduction « apparemment » (par manque de référence) satisfaisante. Dans un second stade, afin d'améliorer la production des élevages, d'autres types de régimes alimentaires composés, de plus en plus complexes, devront être recherchés. Les élevages de longue durée de Copépodes Calanoides posant de nombreuses difficultés, ce dernier aspect ne peut encore être considéré.

1. — LES ESPÈCES ALGALES

Trois espèces d'algues, soit deux formes flagellées : *Tetraselmis suecica* (15 µ, chlorophycées) et *Isochrysis galbana* (5 µ, chrysophycées) et une dia-

tomée : *Phaeodactylum tricornutum* (25 µ), ont été proposées, isolément (tableau II), ou en mélange (tableau III), à 4 espèces de Copépodes sauvages. *Phaeodactylum tricornutum* a été utilisé à différentes concentrations avec *Temora longicornis* (tableau IV), afin de déterminer à partir de quel moment la consommation n'est plus tributaire de la quantité d'algues disponibles dans le milieu.

a) Nourriture monospécifique (tableau II).

A la suite de quelques expériences d'alimentation en nourriture monospécifique, il apparaît que la consommation de *Tetraselmis* est importante et d'intensité équivalente pour *C. hamatus*, *C. typicus* et *T. longicornis*. En raison de la variation du taux d'ingestion journalier (TI), exprimé en nombre de cellules ingérées par individu, avec la concentration de nourriture par unité de volume, il semble difficile de comparer les TI d'une espèce de Copépode déterminée lorsque les algues varient. Ceci d'autant plus que le nombre de Copépodes mis en expérience est faible, et que le rapport concentration/taille des algues n'est pas maintenu. Les valeurs du TI, en présence de *Phaeodactylum* (6 fois mieux représenté que *Tetraselmis* et dont l'encombrement est important en raison de sa forme triradiée dominante), sont peu homogènes. L'accroissement de la consommation par les Copépodes paraît, cependant, en rapport avec l'augmentation de la concentration cellulaire. Avec *Isochrysis*, la variabilité des résultats obtenus selon l'espèce de Copépode, demande à être confirmée.

TABLEAU II. — Consommation journalière moyenne (T.I.) de *Centropages typicus*, *C. hamatus*, *Temora longicornis* et *Calanus helgolandicus* selon l'espèce d'algue (juillet 1973, 16,5°). Le T.I. est ramené à l'unité de longueur céphalothoracique (T.I./L). Chaque lot comporte 20 Copépodes/500 ml. CV = coefficient de variation.

Espèce de Copépode	Nb. de Cop. en expérience	TI cel./Cop./jour (CV %)	TI L (mm)	Espèce d'algue et concentration (cel./ml)
<i>C. hamatus</i>	70	91 850 (30)	95 600	<i>Phaeodactylum</i> (26 170 cel./ml)
<i>C. typicus</i>	18	186 550	150 440	
<i>T. longicornis</i>	52	216 000 (30)	222 890	
<i>C. helgolandicus</i>	16	167 000	74 570	
<i>C. hamatus</i>	40	52 000 (> 100)	55 620	<i>Isochrysis</i> (14 750 cel./ml)
<i>C. typicus</i>	10	151 290	121 000	
<i>T. longicornis</i>	40	99 220 (29)	102 700	
<i>C. helgolandicus</i>	20	49 800	24 420	
<i>C. hamatus</i>	40	51 660 (16)	52 120	<i>Tetraselmis</i> (4 780 cel./ml)
<i>C. typicus</i>	15	53 090	43 160	
<i>T. longicornis</i>	40	51 335 (2)	52 240	
<i>C. helgolandicus</i>	23	13 320	6 460	

COPEPODES CALANOÏDES : BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

En ce qui concerne la plus grande espèce utilisée, *Calanus helgolandicus*, le TI est faible, particulièrement en présence d'*Isochrysis* et de *Tetraselmis*.

b) Nourriture plurispécifique.

A la suite des expériences précédentes, les mêmes espèces de Copépodes ont été nourries avec un mélange d'*Isochrysis*, *Tetraselmis* et *Phaeodactylum*. La composition qualitative de la solution nutritive respecte les rapports de concentration du tableau II. Les résultats de la première série d'expériences (tableau III, A) indiquent que la participation de *Phaeodactylum* est supérieure au rapport des concentrations. En supposant que le brassage du milieu assure une distribution uniforme des algues, il apparaît que dans le volume d'eau passant au travers des soies filtrantes, seules les plus grandes seraient efficacement retenues. Il en résulterait un effet de concentration de *Phaeodactylum* au détriment des algues de plus petites dimensions : *Tetraselmis* et surtout *Isochrysis*.

Dans la seconde série d'expériences (tableau III, B) les proportions du mélange sont très légèrement modifiées, à la fois en faveur de la plus grande et de la plus petite algue. D'un point de vue qualitatif, la consommation par *C. typicus* et *C. helgolandicus* est en rapport avec la concentration des 3 espèces d'algues dans le milieu, mais *Phaeodactylum* est encore légèrement mieux retenu. Par contre, chez *T. longicornis* et chez *C. hamatus* surtout,

la quantité d'*Isochrysis* prélevée est très variable et ne respecte guère sa répartition dans le mélange. Il est à signaler, pour cette série d'expériences que, d'une part, la concentration d'*Isochrysis* s'est accrue d'une manière appréciable et que, d'autre part, l'algue se présentait sous sa forme normale de cellules isolées, mais aussi en agrégats de 2 à 3 cellules ou plus (culture sénescence). Ces faits peuvent justifier partiellement les quelques différences constatées entre les deux séries d'expérience en nourriture mixte, d'autant plus que les coefficients de variations observés sont, d'une manière générale, anormalement élevés.

Il ressort de ces trois séries de mesures qu'*Isochrysis galbana* (5 µ), *Tetraselmis suecica* (15 µ) et *Phaeodactylum tricorutum* (25 µ) sont aisément retenus par les 4 espèces de Copépodes. La limite supérieure de la taille des particules ingérables est d'ailleurs de plusieurs centaines de µ (PERSON-LE RUYET, 1972). Il semblerait qu'en nourriture monospécifique la filtration de *Tetraselmis* ait été proportionnellement plus intense que celle d'*Isochrysis* et de *Phaeodactylum*. En nourriture plurispécifique, le « choix » alimentaire des Copépodes est surtout lié à la quantité de nourriture disponible dans le milieu. A concentration équivalente, les dimensions des particules interviennent et accessoirement leur forme, ou mieux, leur encombrement.

TABLEAU III. — Consommation journalière globale et partielle de 5 espèces de Copépodes en nourriture plurispécifique (conditions expérimentales du tableau II). La composition initiale du mélange et la répartition des Algues dans le nombre de cellules prélevées par le Copépode sont exprimées en %; CV = coefficient de variation.

Concentration globale (cel./ml)	Espèce d'Algue	Répartition dans le témoin %	Espèce de Copépode					Répartition des Algues dans le nombre de cel. prélevées par le Copépode (%)	
			<i>C. hamatus</i> CV	<i>C. typicus</i>	<i>T. longicornis</i>	<i>A. clausi</i> CV	<i>C. helgolandicus</i>		
	<i>Phaeodactylum</i> .	53	73 (3)	69		65 (29)	83		
	<i>Isochrysis</i> .	26	15 (53)	13		13 (37)	0		
	<i>Tetraselmis</i> .	21	12 (7)	18		22 (57)	17		
9 200									
Série A.			117 730 (7)	97 540		37 100 (30)	85 840	Cel./Cop/jour.	TI
			122 030	75 030		44 300	37 160	TI/L (mm).	glo-
			13 260	8 160		4 820	4 040	TI p. 1 000 cel./ml.	bal.
			40	20		100	30	Nombre de Copépodes en expérience.	
	<i>Phaeodactylum</i> .	59	35 (5)	67 (81)	42 (25)		62 (23)	Répartition des algues dans le nombre de cel. prélevées par un Copépode (%).	
	<i>Isochrysis</i> .	33	59 (56)	20 (15)	48 (14)		30 (100)		
	<i>Tetraselmis</i> .	8	6 (56)	12 (100)	10 (15)		8 (17)		
19 900									
Série B.			224 900 (30)	65 490 (71)	242 550 (29)		218 295 (63)	Cel./Cop/jour.	TI
			231 860	51 070	241 580		95 230	TI/L (mm).	glo-
			11 650	2 570	12 150		4 790	TI p. 1 000 cel./ml.	bal.
			40	30	40		40	Nombre de Copépodes en expérience.	

2. — CONCENTRATION D'ALGUES

Afin de déterminer une quantité de nourriture satisfaisante pour les espèces de Copépodes en élevage, 7 lots de *Temora longicornis* (520 adultes au total avec 67 % de femelles) ont été mis pendant 24 heures en présence de concentrations variables de *Phaeodactylum tricornutum* (tableau IV). Les premières concentrations utilisées correspondent à celles rencontrées en période de floraison planctonique. Entre 10^3 et $5 \cdot 10^4$ cel./ml, la consommation journalière est proportionnelle à la concentration d'algues. Au-delà de 10^5 cel./ml, c'est-à-dire dans nos conditions expérimentales de $2,5 \cdot 10^6$ cellules disponibles par Copépode et par jour, l'accroissement du prélèvement quotidien est moins rapide que celui de la concentration d'algues et la consommation paraît se rapprocher d'une valeur maximale. Si y représente la quantité d'algues ingérée par individu par jour (TI) et x la concentration de l'algue (cel./ml), l'expression $\log y = 0,72724 \log x + 1,92788$ traduit, pour une concentration cellulaire n'excédant pas 10^5 cel./ml, les relations existant, dans cette suite d'expériences, entre y et x.

Ainsi, lorsque l'algue est mieux représentée dans le milieu, la consommation journalière des Copépodes s'accroît, ce qui confirme les observations de ADAMS et STEELE, 1966; PARSONS *et al.*, 1967; MAC ALLISTER, 1970; et PERSON-LE RUYET, 1972. Nos valeurs du taux d'ingestion ne représentent qu'une intégration de la quantité d'algues prélevées en une journée. D'une manière générale, la consommation des Copépodes est très élevée dans les 12 premières heures suivant la mise en expérience et n'atteint, selon MAC ALLISTER (1970) son équilibre qu'après 30 à 50 heures. Le taux d'ingestion d'équilibre ne représente alors que le tiers de celui mesuré dans les 12 premières heures d'expériences. Nos valeurs du taux d'ingestion sont donc surestimées par

rapport à la consommation moyenne établie sur plusieurs jours. Il est à remarquer que, même en présence des concentrations les plus faibles, de l'ordre de 10^3 cel./ml, le prélèvement par les Copépodes entraîne une diminution du stock de moins de 20 % seulement.

3. — CONCLUSIONS

A la suite de ces quelques tests, nous avons adopté une alimentation à base de *Tetraselmis*, algue de taille moyenne, consommée aisément par les Copépodes étudiés, adultes et juvéniles, et qui, de plus, a une vitesse de sédimentation faible, contrairement à une forme non flagellée comme *Phaeodactylum*. Par ailleurs, la consommation des Copépodes étant liée à la concentration des algues par unité de volume, nous avons choisi une dose de nourriture, 10^5 cel./ml, apparemment très nettement suffisante et compatible avec une activité de filtration faible. Ainsi, lorsque la concentration se maintient aux alentours de 10^5 cel./ml pour environ 50 Copépodes au litre, la quantité de nourriture est excédentaire. Le prélèvement journalier par les Copépodes entraîne, dans ces conditions, une baisse de concentration de moins de 20 %. Le maintien en suspension relativement aisé de *Tetraselmis*, joint à sa production intense au Centre Océanologique de Bretagne, 300 l par jour en 1973 (FLASSCH et NORMANT, 1974), nous ont fait opter pour *Tetraselmis* comme nourriture de base.

Il faut signaler que l'utilisation, pour un élevage, d'une concentration importante de nourriture, devient rapidement néfaste si le rythme de renouvellement de l'eau est insuffisant. Par ailleurs, les algues ayant tendance à sédimenter ou à se fixer sur les parois, la quantité d'algues en suspension peut, à la limite, devenir insuffisante dans nos élevages; elle doit être compensée par un apport journalier de nourriture.

TABLEAU IV. — Consommation journalière moyenne de *Temora longicornis* en fonction de la concentration de *Phaeodactylum tricornutum* (juillet 1973, 16,5°, 20 Copépodes pour 500 ml de milieu par lot expérimental).

Nbre de Copépodes en expérience	Concentration cel./ml	TI cel./Cop./jour	$\frac{TI}{L}$ (mm)	CV %
40	800	7 490	8 500	2
40	3 500	25 750	27 350	1
80	9 080	81 800	89 100	3
80	28 350	145 700	159 220	34
160	47 200	279 800	294 300	16
80	310 170	764 490	808 270	40
80	711 150	1 046 600	1 138 600	23

C. — Dynamique des populations de Copépodes en élevage.

Le rythme de succession des générations étant déterminé et la biologie des différentes espèces définie, nous avons suivi, en volume de 10 à 40 l, l'évolution de populations homogènes, c'est-à-dire dont tous les individus sont approximativement au même stade de développement. Tous les élevages sont menés en milieu confiné et dans des conditions thermiques et trophiques définies dans le chapitre matériel et méthode. L'évolution de la concentration des juvéniles, Nauplius (N) et Copépodites (C), et des adultes (A) a été suivie pour certaines expériences pendant 6 mois. La présence des œufs dans le milieu est notée, mais n'a pas une valeur quantitative. Les élevages débutent, en général, avec une concentration en Copépodes relativement faible : 5 à 10 adultes par litre dont 50 % de mâles et 50 % de femelles. Notre objectif est, d'une part, d'accroître au maximum la concentration des Copépodes dans le milieu et, d'autre part, de la maintenir constante, sans intervenir en modifiant les facteurs trophiques tout particulièrement.

La plupart des élevages sont monospécifiques. Dans le cas de culture mixte, un Copépode Harpacticoïde à dominante détritivore, *Tisbe furcata*, est associé à un Calanoïde : *Acartia clausi*. Le travail porte essentiellement sur *Acartia clausi*. Quelques essais ont cependant été réalisés avec *Centropages hamatus*, *Centropages typicus* et *Temora longicornis*.

Le schéma expérimental, pour les élevages d'*Acartia clausi*, peut être représenté comme suit :

Lot A3	} sans prélèvement de Copépodes	} Eclairage
Lot A1		
Lot A2	avec prélèvements et ensemencements	} //
Lot A4	avec prélèvements et ensemencements	

Dans les figures et les tableaux, les prélèvements de Copépodes sont indiqués en date et en % du volume de la jarre.

1. — ACARTIA CLAUSI

a) Lots A1 et A3 (fig. 1). — Dans le lot A1, la concentration des Copépodes passe de 250 A/l en moyenne en septembre, à 70/l en octobre. Le taux

de fécondité des femelles et leur concentration initiale étant connus, il apparaît que le taux de croissance de la population a été élevé, mais ne s'est pas maintenu par la suite. La population connaît un nouvel essor en décembre et en février et la concentration d'adultes avoisine 300 A/l.

Dans la jarre A3 aucun prélèvement n'est réalisé pendant 5 mois. La concentration passe rapidement par un maximum de 1 200 Copépodes au litre, alors que la population d'origine (A1) n'est plus représentée que par 20 copépodites/l. Malgré la présence, en novembre et en janvier, de nombreux juvéniles, la population ne s'est pas maintenue. La concentration maximale d'adultes se situe, comme dans A1, aux alentours de 300-350 A/l.

Il semble que les trois prélèvements réalisés dans la jarre A1 auraient pu être plus importants, 80 % au lieu de 50 %, en raison de la mortalité, non naturelle en grande partie, survenue chez les adultes. En supposant que, dans ces conditions, la population de Copépodes ait suivi la même évolution, en 5 mois, la production de la jarre eut été de 11 000 *Acartia* adultes au lieu des 3 000 récoltés. Le poids moyen d'un *Acartia* adulte étant de 5 µ, les biomasses correspondantes sont respectivement de 55 mg et 15 mg. Il apparaît, de plus, qu'un réensemencement est bénéfique et permettrait de disposer chaque mois de 300 A/l. Il est aussi possible que la valeur du prélèvement détermine indirectement le succès de la génération suivante.

b) Lots A2 (fig. 2). — L'examen de la figure 2 montre que la jarre A2 (1) connaît une évolution comparable aux précédentes. Le passage d'un éclairage périodique à un éclairage permanent, à la mi-octobre, a peut-être eu un effet de stimulation. Les nombreux Nauplii présents début décembre se sont développés normalement et, malgré le prélèvement, la concentration d'adultes s'est maintenue pendant un mois entre 250 et 300 A/l. Malgré un renouvellement complet de l'eau 2 fois par semaine, seuls quelques survivants (5 %), se sont reproduits début février. Si les possibilités d'exploitation du stock avaient été utilisées au maximum, les prélèvements de septembre et de décembre auraient pu fournir respectivement 4 200 et 6 800 adultes, soit 55 mg de matière sèche en 5 mois.

Le dédoublement de la jarre, en décembre, a réduit le taux de mortalité, naturelle ou due au cannibalisme, et accru la production d'adultes (11 000 A au lieu de 6 000). La survie des juvéniles inoculés dans A2 (2), soumis à un éclairage périodique, a été légèrement affectée et la durée de vie de

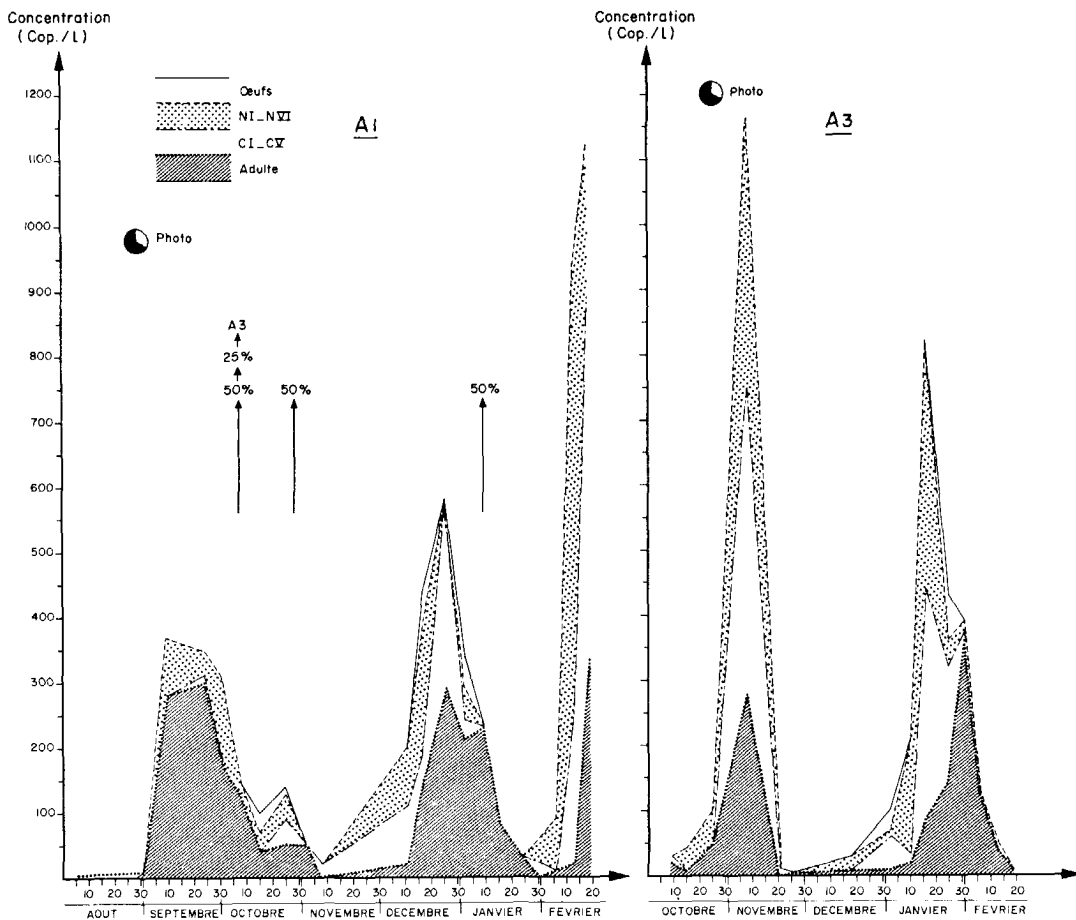


FIG. 1. — Evolution de la concentration d'Acartia clausi dans 2 jarres de 20 l avec (lot A₁) ou sans (lot A₃) prélèvement : 21° et éclairage périodique.

FIG. 1. — Fluctuations of Acartia clausi concentration in two 20 liters tanks with (A₁) or without (A₃) harvesting : 21°C — periodic lighting.

la majorité des adultes écourtée. L'adaptation est cependant très rapide. Les modifications brutales du cycle d'éclairage paraissent susceptibles de freiner ou d'accélérer l'évolution d'une population donnée, mais le moyen le plus efficace reste les variations thermiques.

c) Lots A4 (fig. 3). — La densité de la population de Copépodes A4 (1), passe par deux maximums en octobre et en décembre, le premier étant constitué essentiellement de juvéniles. L'apparition d'un premier maximum d'adultes, en novembre, est suivie, en décembre, d'un second beaucoup plus important : 1 200 A/l. Cependant, la concentration de Copépodes ne s'est maintenue que 2 mois. En effet, seulement 5 % des jeunes adultes présents dans le milieu en

décembre ont survécu et le succès des deux générations suivantes reste médiocre. La jarre A4 (2) placée, toutes conditions étant égales par ailleurs, en éclairage périodique, connaît, durant 2 mois, une diminution très importante du taux de fertilité des adultes. Par ailleurs, un mois après leur constitution, on voit apparaître dans les jarres A4 (3) et A4 (2) un nombre de plus en plus important de juvéniles. Le sex-ratio étant normal, le taux de reproduction des femelles a été de 50 A par femelle, pour un lot et de 40 pour le second lot. Comparée à la dernière génération de novembre de A4 (1) où la concentration de géniteurs est double, la fertilité des femelles est légèrement plus élevée ici. En 45 jours, partant de 30 A/l, la production a été en moyenne de 700 A/l : 800 et 600 selon le lot.

COPÉPODES CALANOÏDES : BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

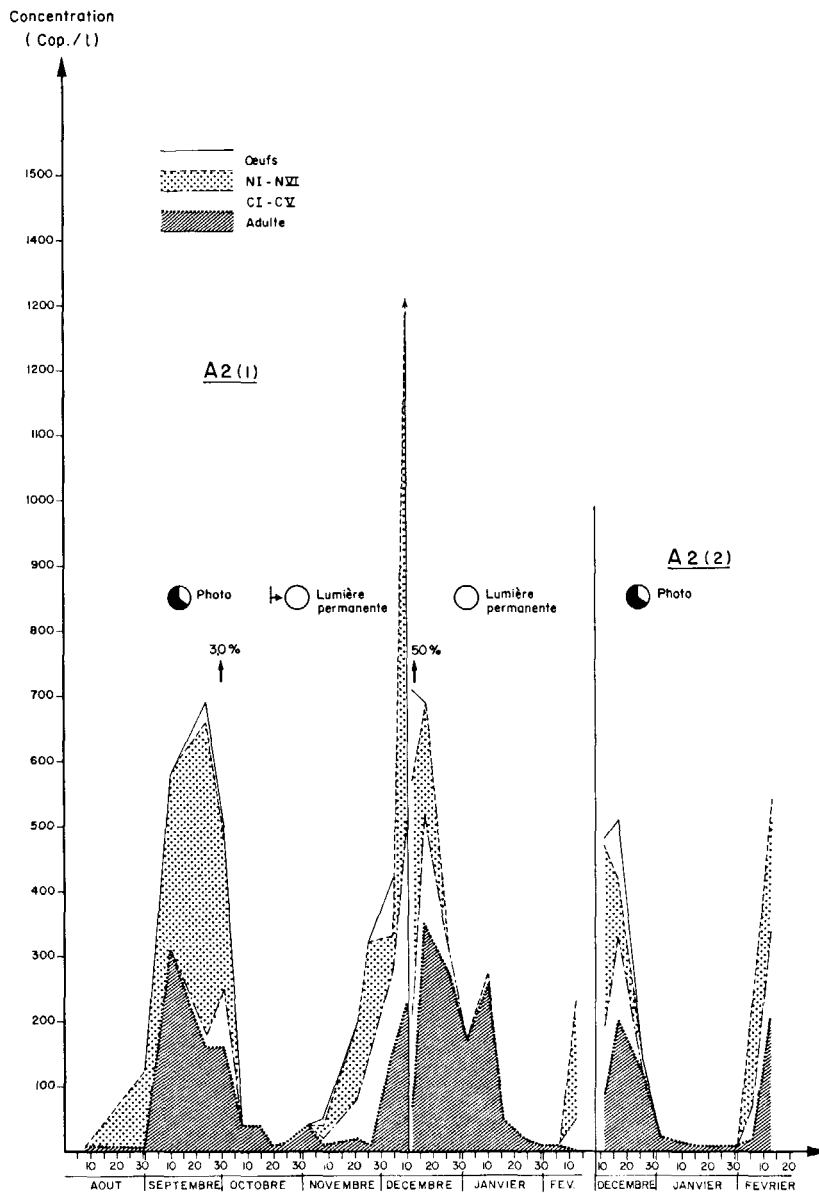


FIG. 2. — Evolution de la concentration d'A. clausi dans une jarre de 20 l soumise à un éclairage permanent ou périodique.

FIG. 2. — Fluctuations of *Acartia clausi* concentration in a 20 liters tank exposed to continuous or periodic lighting.

Un ensemencement avec 5 % du stock initial assure, dans des délais légèrement écourtés, une production moyenne d'adultes, supérieure à celle de la souche-mère. Ainsi, un ou deux repiquages réalisés lorsque la concentration des adultes excède 500 A/l permet de disposer de 90 % à 95 % du stock initial. La production d'adultes dépend alors du nombre de réensemencements et de sa valeur.

L'inoculum doit être tel que la concentration des Copépodes soit en moyenne de 30 adultes par litre. La production maximale d'un lot est atteinte un à deux mois après le repiquage, selon qu'il est à base d'adultes sur le point de pondre ou de copépodites âgés. Des repiquages réguliers, et limités en nombre, permettraient d'accroître la production des élevages. Sinon, pour un volume déterminé, la concentration

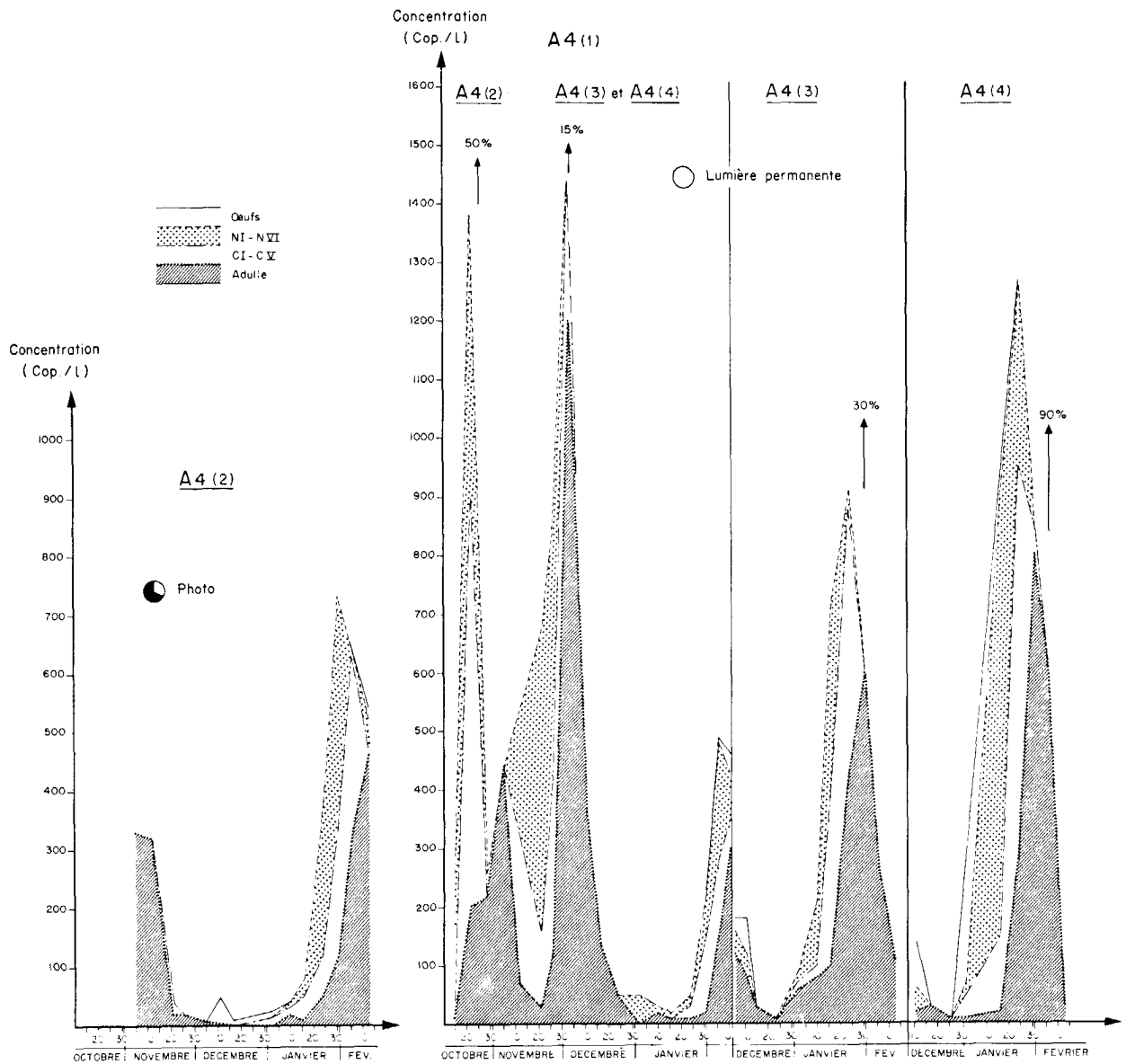


FIG. 3. — Evolution de la concentration d'A. clausi en éclairage périodique (lot A₄) (2) et en lumière permanente (lot A₄) (1) avec ou sans repiquage.

FIG. 3. — Fluctuations of *Acartia clausi* concentration in a same or new cultures : A₄ (2) periodic lighting — A₄ (1) continuous lighting.

d'adultes passe très vite par un maximum, ce qui entraîne, d'une part, un taux de mortalité important, le plus souvent de 80 % à 90 %, et, d'autre part, une réduction de la fertilité des survivants. Il est vraisemblable que la forte concentration des élevages entraîne, malgré le renouvellement fréquent de l'eau, une mortalité importante en raison de l'accumulation de métabolites dans le milieu.

2. — CENTROPAGES HAMATUS

Le tableau V donne les concentrations mensuelles moyennes obtenues, d'une part, à $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}$ dans deux jarres de 20 l, et, d'autre part, à $15^{\circ} \pm 3^{\circ}$ dans un bac de 40 litres. L'évolution de ces 3 lots placés dans des conditions légèrement différentes permet de constater que :

COPÉPODES CALANOÏDES : BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

TABLEAU V. — Concentration mensuelle moyenne de *C. hamatus* et *C. typicus* et valeur de prélèvement, exprimée en nombre d'adulte (A), Copépodite (C) et Nauplius (N) récoltés.

		Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	
<i>C. hamatus.</i>	Conc./l.	20 A + 65 C	80 A + 65 C	65 A — 18 C	60 A — 50 C	20 A — 65 C	Bac de 40 l 15° ± 3° lumière naturelle.
	Production.	+ 20 N	+ 90 N 130 A/l 36 mg	— 80 N	— 80 N 100 A/l 28 mg	— 75 N	
<i>C. typicus.</i>	Conc./l.	15 A + 1 C	87 A + 13 C	38 A + 3 C	32 A + 12 C		
	Production.	+ 22 N	+ 140 N 60 A/l 84 mg	+ 8 N	+ 24 N 50 A/l 7 mg		
<i>C. hamatus.</i>	Conc./l.		20 A + 10 C	45 A + 55 C	10 A + 22 C	80 A + 5 C	Eclairage périodique.
	Production.		+ 100 N 20 A/l 3 mg	+ 105 N 50 A/l 70 mg	+ 30 N	+ 280 N 40 A/l 6 mg	
<i>C. typicus.</i>	Conc./l.		10 A + 100 C	92 A + 35 C	52 A + 42 C	55 A + 20 N	Jarre de 20 l 20°.
	Production.		20 A/l 14 mg	+ 37 N 110 A/l★ 77 mg	+ 110 N 60 A/l 42 mg	25 A/l 17 mg	
<i>C. hamatus.</i>	Conc./l.			60 A + 35 C	25 A + 40 C	110 A + 7 N	Lumière perma- nente.
	Production.			+ 144 N 75 A/l 10 mg	+ 144 N	50 A/l 7 mg	

★ Repiquage.

2.1. Tous les deux mois la concentration d'adultes passe par un maximum précédé, de 10 jours en moyenne, par l'apparition de nombreux nauplius. Alors que la concentration est en moyenne de 300 à 400 nauplius/l, seulement 20 à 30 % d'entre eux arrivent à l'état adulte;

2.2. La concentration maximale d'adultes obtenue dans ces conditions expérimentales est de 250 A/l et entraîne, très rapidement, un taux de mortalité élevé et un succès médiocre de la génération suivante. De ces successions de maximums et de minimums, il s'ensuit que la concentration moyenne d'adultes, établie sur 3 ou 6 mois, est de 50 A/l.

2.3. La production est légèrement supérieure en lumière permanente qu'en éclairage périodique.

Les premiers résultats obtenus avec *C. hamatus* sont moins satisfaisants qu'avec *A. clausi*. L'évolution des populations, suivie en tonnelets de 10 l, est cependant comparable (fig. 4, a) :

a) Une concentration de 20 adultes/l permet d'obtenir en un mois 220 A/l, dont il ne subsiste que 5 % les jours suivants. Cette perte de matériel vivant pourrait être évitée en opérant un prélèvement de 90 % de la population, dès que la concentration

atteint 150 à 200 A/l. Après cette mortalité massive, la population ne connaît un nouvel essor qu'à la génération suivante;

b) Un repiquage avec 10 % de la population (Ch2) permet d'obtenir, 20 jours plus tard, 150 A/l et autant de nauplius. Le tiers de ces nauplius seulement va arriver à l'état adulte et la concentration se maintient aux alentours de 50 A/l, dont le taux de reproduction est médiocre. Il apparaît souhaitable de faire un ensemencement tous les 20 jours, au moment où une nouvelle génération survient (début de ponte). La récolte pourrait alors avoisiner 150 A/l et produire, en 15 jours, 10 mg de matière sèche par jarre de 10 litres. Le poids sec moyen d'un *C. hamatus* adulte de 1 200 µ est en effet de 7 µg.

3. — CENTROPAGES TYPICUS

Dans les mêmes conditions d'élevage (tableau V), en lumière naturelle, la production de *C. typicus* est deux fois plus faible que celle de *C. hamatus*, mais en raison de leur différence de taille, elle représente le double de ce dernier en biomasse (poids sec). Il faut préciser que pour une longueur moyenne de 1 700 µ, le poids sec d'un adulte de *C. typicus* est de

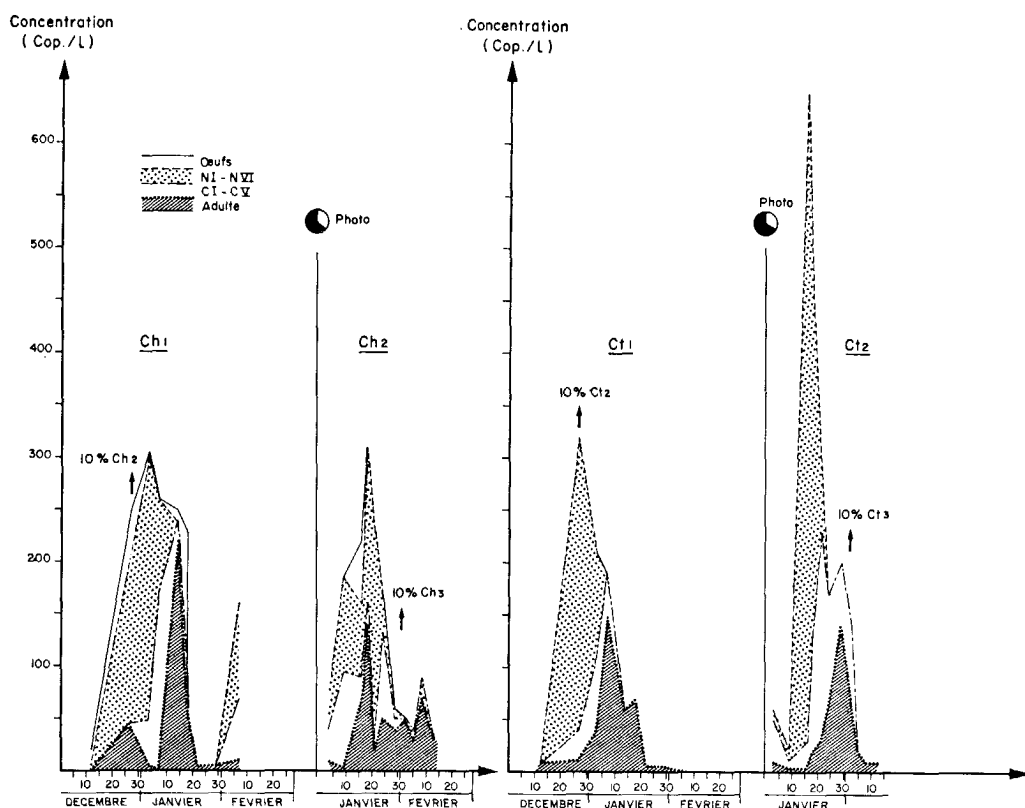


FIG. 4. — Evolution de la concentration de *C. hamatus* et *C. typicus* en volume de 10 l (21° éclairage périodique de 8 h).

FIG. 4. — Fluctuations of *Centropages hamatus* and *C. typicus* in 10 liters tanks.

35 µg au lieu de 7 µg pour une longueur de 1 200 µ chez *C. hamatus*. Par ailleurs, une génération sur deux connaît un succès relatif (maximum de 35 nauplius par femelle) mais très variable. Pour maintenir une concentration mensuelle proche de 50 A/l, il est nécessaire d'opérer régulièrement un repiquage. La figure 4 b confirme, comme pour les deux autres espèces, que la concentration du bac passe par une valeur maximale, 150 A/l, qui ne peut être maintenue. Une concentration de 10 à 20 A/l est suffisante pour fournir le mois suivant, pour 10 l, 50 mg de matière sèche constituée d'animaux dont la longueur maximale varie entre 1 500 et 1 800 µ.

4. — TEMORA LONGICORNIS

En ce qui concerne les élevages de *T. longicornis*, nous ne disposons encore que de très peu d'informations. En deux mois (août et septembre), en volume de 40 l, et en lumière naturelle, la concen-

tration est passée de 5 à 100 adultes par litre mais une contamination par *Tisbe furcata* a obligé l'arrêt de l'expérience, l'Harpacticoidé étant de loin le mieux représenté (95 %) début octobre.

A la différence de *A. clausi*, *C. typicus* et *C. hamatus*, nous avonsensemencé une jarre de 20 l à la mi-janvier avec quelques *T. longicornis* ayant subi, jusque-là, des traitements différents. Ceci amène à disposer au départ de Copépodes à différents niveaux de maturité sexuelle et de juvéniles à tous les stades de développement. Cette hétérogénéité de la population initiale se maintient le mois suivant et nous avons en permanence des adultes (20/l), des copépodites (70/l) et des nauplii plus ou moins nombreux. Il s'ensuit qu'en l'absence de prélèvement le recrutement d'adultes compense la mortalité naturelle et la population apparaît plus stable que dans les lots précédents. Lorsque la concentration d'adultes atteint 70 A/l, un prélèvement sélectif, de 30 % des adultes, est fait de manière à ne pas

COPÉPODES CALANOÏDES : BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

trop réduire la concentration de géniteurs. Il reste à vérifier si, dans nos conditions d'élevage, le taux optimum de reproduction peut être maintenu lorsque la concentration d'adultes n'excède pas, grâce à des prélèvements réguliers, 50 individus au litre. Ceci permettrait d'éviter les repiquages.

5. — CULTURES MIXTES

De nombreux déchets, fèces et cadavres animaux et végétaux, s'accumulent dans les bacs d'élevage et provoquent une pollution rapide du milieu. L'intervention des Ciliés comme nettoyeurs serait, dans une certaine mesure, bénéfique si leur prolifération pouvait être contrôlée. Certes, les cadavres de Copépodes disparaissent vite; mais tous les autres éléments vivants, œufs et nauplii particulièrement, reposant à un moment donné sur le fond, sont susceptibles de devenir la proie des Ciliés, eux-mêmes parfois consommés par les Copépodes. En définitive, une abondance de Ciliés serait plus nuisible qu'utile, d'autant plus qu'ils ne peuvent freiner efficacement le développement de voiles bactériens. Leur concentration ne devient jamais excessive lorsque l'eau est renouvelée fréquemment. C'est la thérapeutique la plus efficace et la plus sûre. L'association d'un détritivore aux élevages d'herbivores peut, par contre,

éviter la formation sur le fond du bac de voile bactérien, ainsi que la salissure des parois par une pellicule d'Algues y adhérent. L'introduction d'un Copépode Harpacticoïde, *Tisbe furcata*, dans un ou plusieurs lots d'*Acartia clausi* (de 10 à 40 l), a permis de vérifier si cette association est souhaitable ou non. Associé à *Brachionus plicatilis* (GIRIN et DEVAUCHELLE, 1974) cet Harpacticoïde assure, en petits et en grands volumes, un nettoyage des bacs sans réduire la concentration du Rotifère.

En ce qui concerne les petits volumes (10 à 20 l, tableau VI), il apparaît que moins de 3 semaines après la mise en route d'un élevage avec 40 % d'*A. clausi*, *T. furcata* est de loin le plus abondant (99 %). Seul, le retrait bi-hebdomadaire du maximum de déchets, le plus souvent rassemblés en amas sur le fond du bac, permet de maintenir une concentration d'*A. clausi* satisfaisante, pouvant atteindre 2 000 individus (adultes et juvéniles) par litre. A la suite de ce traitement, les pertes de *T. furcata* sont très importantes, la majorité se développant sur le fond du bac, parmi et aux dépens des divers résidus. Par contre, en dépit de nombreux œufs prélevés avec les déchets, la population d'*A. clausi* connaît, en général, un nouvel essor. Ainsi, durant le mois d'octobre, un prélèvement hebdomadaire alterné de 50 % et de 25 % du volume a fourni, pour 10 l (lot I),

TABLEAU VI. — Elevage mixte d'*Acartia clausi* (A.c., Calanoïde) et de *Tisbe furcata* (T.f., Harpacticoïde) : Concentration des Copépodes se trouvant en pleine eau. Lot I : 10 l et faible agitation; lot II : 20 l et forte agitation; retrait du maximum de déchets contenant de très nombreux *T. furcata*. Le taux de prélèvement correspond au % du volume total (exp. 25 %) ou, pour un prélèvement sélectif, au % de la quantité totale récoltée par espèce (exp. 99 % des T.f. et 90 % des A.c.).

Jour	% A. c.	Conc. globale/l	Prélèvement (%)	% A. c.	Conc. globale/l	Prélèvement (%)
08/08	40	50		40	500	
03/09	0,5	12 000		0,5	10 000	
18/09	0,1	20 000	80 A.c. 99,6 T.f.	0,4	11 000	
25/09	25	100				
	—	10 000	99 T.f.			
02/10	94	2 300	50	0,2	20 000	90 T.f.
09/10	85	1 300	25	5	7 000	25
15/10	92	600	50	10	1 200	25
22/10	95	210	25	10	650	25
29/10	50	410		30	350	
05/11	3	280	90 T.f.	10	1 350	50
12/11	20	50				
20/11	90	700		1	1 500	
26/11	95	650	50			
03/12	85	300	90 A.c. 99 T.f.			
17/12	35	100				
02/01	2	400				
09/01	< 1	10 000	100 T.f.			

Lot I

Lot II

environ 18 000 *A. clausi* dont 11 000 adultes. Cette production mensuelle surpasse nettement celle des jarres de 20 litres (fig. 2 et 3). En l'absence du retrait des détritits, et donc de la majorité des *T. furcata*, la rapidité de la disparition d'*A. clausi* est remarquable. Lorsque l'agitation est telle que la plus grande partie des déchets reste en suspension, la dispersion de *T. furcata* dans le milieu rend son prélèvement sélectif impossible. Il s'ensuit que *A. clausi* est proportionnellement peu représenté et la

eau. Chaque semaine il est extrait, un mois sur deux environ, 25 % du volume d'eau, de telle sorte que les Copépodes évoluant sur le fond du bac avec les détritits soient préférentiellement récoltés. Il apparaît qu'en l'absence de prélèvement, pendant 20 jours, le % d'*A. clausi* restant en pleine eau varie entre 50 % et 20 %, avec une moyenne de 30 %. La diminution progressive du nombre de Calanoïdes est nette. Par ailleurs, le retrait de 25 % du volume d'eau (c'est-à-dire 10 l) fournit en moyenne 14 000 organismes par semaine avec 95 % de *T. furcata* lorsque les éléments détritiques et leur faune y sont inclus. Cette extraction sélective entraîne une augmentation appréciable de la concentration d'*A. clausi* évoluant en pleine eau. Sur 3 mois, le % de Copépodes Calanoïdes subsistant en pleine eau après la récolte est de 65 %, mais dans les meilleures conditions, la prolifération de *T. furcata* étant freinée, il atteint 95 %.

Ainsi, dans la mesure où le prélèvement est précédé d'un retrait du maximum des déchets, il est possible de produire chaque semaine une quantité d'*A. clausi* allant de 1 000 à 10 000 organismes pour 10 l d'eau. A titre d'exemple, entre le 15 février et le 3 mars, il a été prélevé hebdomadairement 10 l d'une suspension de 400 *A. clausi* en moyenne par litre. Il n'est pas actuellement possible de prédire pendant combien de temps une telle production pourra être maintenue. Nous avons jusqu'à présent montré dans quelle limite la coexistence des 2 espèces est possible. Il est, de même, acquis que *T. furcata* freine en grande partie la pollution du milieu en utilisant tous les déchets animaux et végétaux, libres ou adhérents au parois et en les rendant, par la suite, aisément prélevables. La récolte des détritits

pourrait être améliorée par l'utilisation d'un récipient à fond conique permettant de mieux les concentrer. En présence de *T. furcata*, même sans récipient adapté, il devient superflu de transvaser régulièrement l'ensemble de la population dans un nouveau volume. Si les manipulations sont diminuées, et l'entretien du bac assuré de façon naturelle, il reste à vérifier si l'association de *T. furcata* peut améliorer la production d'*A. clausi* comme ces dernières expériences semblent le montrer.

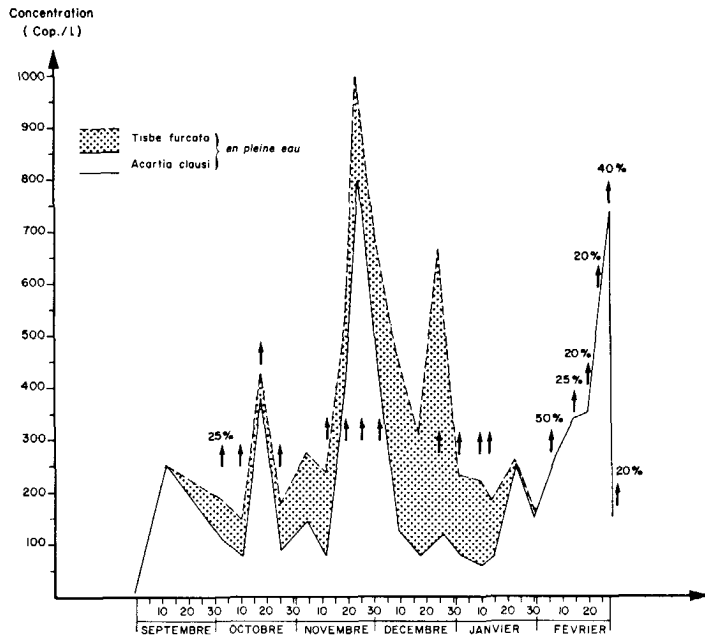


FIG. 5. — Evolution d'une population mixte d'*A. clausi* et de *Tisbe furcata* en volume de 40 l (lumière naturelle-température : 15 + 3°).

FIG. 5. — Fluctuations of a mixed 40 liters population of *A. clausi* and *T. furcata* : natural daylight- 15° ± 3 °C.

production mensuelle (lot 2) n'est plus que de 1 300 *A. clausi*, soit 8 % de la production totale. La turbulence du milieu semble aussi freiner la prolifération de *T. furcata*, qui passe en pleine eau, mais son développement reste nettement plus rapide, 8 à 10 jours, que celui d'*A. clausi*.

L'évolution d'une population mixte, constituée au début essentiellement d'*A. clausi*, a été suivie en volume de 40 l modérément agité. La figure 5 représente les variations, de septembre à février, de la concentration des Copépodes se trouvant en pleine

CONCLUSIONS

L'évolution de populations de Copépodes appartenant à une même classe d'âge montre que la concentration atteint très vite un maximum variable suivant les lots. Il s'ensuit un déclin très important, dû à une mortalité massive des adultes jeunes. Le succès de deux générations successives est faible et assure seulement la survie de la population. Celle-ci connaît généralement, un nouvel essor. En l'absence de prélèvement, on revient toujours à une concentration de 5 à 20 % du maximum. L'inoculation d'un nouveau bac avec environ 50 géniteurs au litre est bénéfique et montre que c'est souvent la densité de la population et non l'âge qui induit, directement ou non (par accumulation de métabolites), cette mortalité excessive et entraîne, par la suite, une réduction du taux de reproduction des survivants. Ce serait donc les conditions du milieu qui déclencheraient un début de mortalité qui progresse très rapidement lorsque la pollution s'accroît. Quelques observations ont montré que le rapport des sexes oscille, en faveur des femelles, entre 0,5 et 0,7 et se maintient après le déclin de la population. La présence d'œufs ayant été simplement notée (et non quantifiée) il n'est pas possible de préciser si la ponte des femelles est normale ou déficitaire, lorsque la densité des Copépodes est minimale. Selon HEINLE (1970) chez *Acartia tonsa* en élevage, le nombre de femelle s'accroît lorsque la concentration des Copépodes diminue à la suite de prélèvements. Ce serait, avec le cannibalisme, un des principaux facteurs assurant l'équilibre d'un élevage régulièrement exploité. S'il est acquis que la concentration de la nourriture et sa valeur nutritive sont les principales responsables du déclenchement et de l'importance de la ponte (MARSHALL et ORR, 1952; GAUDY, 1970, etc.), l'influence des facteurs trophiques n'est pas, à elle seule, déterminante ici. L'échec d'un élevage tient souvent aussi au pourcentage de mâles dans une population ou à leur état physiologique. Il est possible que, dans notre cas, ce second facteur soit limitant.

Nous avons remarqué, surtout chez *A. clausi*, que le taux de reproduction des femelles dépend de la concentration des Copépodes dans le milieu. La production d'un élevage tend ainsi vers un maximum lorsque le nombre d'adultes oscille aux alentours de 50 par litre. Les quelques exemples donnés et d'autres

observations (lorsque la valeur de l'inoculum varie) indiquent que le taux de multiplication avoisine initialement 60 adultes par femelle, mais ne correspond, à la génération suivante, qu'à une reproduction normale de 1 à 20 % des géniteurs ou à une mortalité plus élevée au cours du développement. Par la suite, le plus souvent, cette diminution du taux de reproduction s'accroît encore. Si l'ensemencement d'un nouveau volume avec 5 à 10 % de la population permet de disposer du maximum de Copépodes, le dédoublement de la population d'un bac réduit le taux de mortalité, naturelle ou due au cannibalisme, et accroît ainsi la production d'adultes.

Chez les différents Calanoïdes planctoniques maintenus en élevage, la capacité optimale de ponte d'une femelle, ayant éventuellement plusieurs périodes de ponte au cours du cycle, n'est sans doute pas atteinte. Les deux espèces apparemment les mieux adaptées aux conditions expérimentales momentanément retenues sont *A. clausi* et *C. hamatus*, mais le taux de mortalité, au cours de la transformation du Nauplii en adulte, reste en moyenne de 30 % et dans les meilleures conditions de 10 %. La fertilité des femelles dépend de l'espèce de Copépode considérée, d'un individu à l'autre, aussi, la variabilité est grande. La fertilité observée au niveau de femelles en train de pondre est, pour une ponte donnée, d'environ 90 œufs chez *C. typicus*, alors que le nombre moyen d'adultes produits par une femelle n'est que de 25. Les valeurs extrêmes données par GAUDY (1970) sont, dans la nature, chez *C. typicus* : de 10 à 150 œufs avec une moyenne de 30, chez *A. clausi* : de 5 à 50 avec une moyenne de 20. Chez *A. tonsa*, HEINLE (1970) obtient de 50 à 153 œufs par femelle et par ponte. Il a été, en effet, observé que les Copépodes sont susceptibles de présenter plusieurs périodes successives de pontes : *Calanus finmarchicus* (MARSHALL et ORR, 1952, 1955), et *Pseudocalanus elongatus* (CORKETT et Mc LAREN, 1969) par exemple. Pour une espèce donnée et en l'absence de prédateurs, la productivité d'un élevage dépend, certes, très étroitement, des facteurs écologiques, mais des causes plus profondes : modifications du sex-ratio et altérations de la physiologie des géniteurs par exemple, sont susceptibles de perturber la dynamique des populations.

La productivité des élevages semble, dans certaines limites, une fonction inverse de la concentration des adultes. Pour accroître l'intensité du prélèvement, il apparaît donc souhaitable d'avoir, en permanence, des concentrations d'adultes relativement faibles. Les résultats médiocres obtenus avec des populations trop homogènes posant aux classes d'âge, montrent la nécessité de disposer d'une population dont tous les stades se en permanence représentés. Il semble possible de prévoir que la production sera maximale dans une telle culture hétérogène, où, par suite d'un prélèvement sélectif régulier, la concentration n'excèdera pas 50 adultes par litre. Par ce biais, des ensemencements très fréquents seraient évités.

Le développement de l'aquaculture amène à rechercher des sources diversifiées et exploitables de nourriture naturelle, adaptées aux exigences trophiques des premiers stades juvéniles de carnivores. Aux proies de petite taille dont on peut actuellement disposer : Algues unicellulaires et Copépodes Harpacticoides (*Tisbe furcata*) d'une part, Rotifères (*Brachionus plicatilis*) et Branchiopodes (*Artemia salina*) d'autre part, il est intéressant d'ajouter d'autres organismes s'intercalant d'un point de vue dimensionnel entre ces deux groupes. Certaines espèces de Copé-

podes Calanoïdes peuvent répondre à ces exigences. Les premiers résultats ci-dessus exposés laissent envisager la possibilité de développer les élevages de Copépodes dans le but de produire de la nourriture vivante. Beaucoup de travail reste à faire, en particulier, perfectionner les techniques d'élevage. A titre d'exemple, une population d'*A. clausi*, associée à *Tisbe furcata* (fig. 5), est élevée depuis 9 mois. Le prélèvement hebdomadaire actuel est de 40 % pour 50 l de milieu. La production mensuelle de Calanoïdes a été ainsi du 15 février au 15 mars de 115 mg de matière sèche et du 15 mars au 15 avril de 160 mg. La concentration d'*A. clausi* se maintient aux alentours de 300 adultes et copépodites au litre.

Par ailleurs, si ces modèles expérimentaux ne sont pas directement transposables dans les conditions naturelles, ils peuvent faire ressortir les principaux traits de l'évolution de populations pures, en milieu fermé, stable et en l'absence de prédateurs. La connaissance de la fécondité optimale des femelles, de la durée de génération, des taux de mortalité au cours du développement larvaire, fournit des indications précises à l'écologiste, et peut lui permettre une meilleure interprétation des cycles obtenus dans les conditions naturelles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS, J. A., STEELE, J. H., 1966. — Shipboard experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). In Some contemporary studies in Marine Science. Edit. Barnes, London : 19-35.
- ALLEN, E. J., NELSON, E. W., 1910. — On the artificial culture of marine plankton organisms. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **8** : 421-474.
- BARR, N. W., 1969. — Culturing the marine Harpacticoid Copepod *Tisbe furcata* (Baird, 1837). *Crustaceana*, **16** : 95-98.
- BERNARD, M., 1963. — Le cycle vital en laboratoire d'un Copépode pélagique de Méditerranée : *Euterpina acutifrons* (Claus) *Bull. Inst. Océanogr. Alger, Pelagos*, **1** (2) : 35-47.
- BERNARD, M., 1971. — Influence de la salinité et de la température sur le développement embryonnaire de *Temora stylifera* (Copépode pélagique). Conséquences pour l'adaptation aux milieux de salinités diverses. *Vie et Milieu*, **22** (1) : 109-117.
- BODO, F., RAZOULS, C., THIRIOT, A., 1965. — Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, **6** : 219-254.
- CONOVER, R. J., 1962. — Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle. *Rapp. Procès-Verbal Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153** : 190-197.
- CORKETT, C. J., 1968. — Observations sur les stades larvaires de *Pseudocalanus elongatus* (Boeck) et *Temora longicornis* (O. F. Müller). *Bull. Inst. Océanogr. Alger, Pelagos*, **8** : 51-57.
- CORKETT, C. J., MC LAREN, I. A., 1970. — Relationship between development rate of eggs and older stages of Copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **50** (1) : 161-168.
- CRAWSHAY, L. R., 1915. — Notes on experiments in the keeping of plankton animals under artificial conditions. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **10** : 555-576.
- DIGBY, P. S. B., 1950. — The biology of the small planktonic Copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **17** : 449-472.
- FLASSCH, J. P., NORMANT, Y., 1974. — Mise en place d'une unité de production contrôlée d'Algues au Centre Océanologique de Bretagne. In Publications du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), série Actes de Colloques (1) : 472 p.
- FRASER, J. H., 1936. — The occurrence, ecology and life history of *Tigriopus fulvus* (Fischer). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **20** : 532-536.
- GAUDY, R., 1970. — Contribution à la connaissance du cycle biologique et de la physiologie des Copépodes du Golfe de Marseille. *Thèse Sci. Nat.*, Centre Univ. Marseille-Luminy : 270 p.

COPÉPODES CALANOÏDES : BIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

- GILAT, E., 1967. — On the feeding of a Benthonic Copepod *Tigriopus brevicornis*. *Bull. Sea Fish. Stn. Israel*, **45** : 79-95.
- GIRIN, M., DEVAUCHELLE, B., 1974. — Production du Rotifère *Brachionus plicatilis* O. F. Müller en élevage mixte avec le Copépode *Tisbe furcata*. In Publications du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), série Actes de Colloques, **1** : 472 p.
- HAQ, S. M., 1972. — Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticid Copepod, with special reference to dimorphic males. *Mar. Biol.*, **15** : 221-235.
- HEINLE, D. R., 1969. — Culture of Calanoïd Copepods in synthetic sea-water. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26** : 150-153.
- HEINLE, D. R., 1970. — Population dynamics of exploited cultures of Calanoïds Copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **20** : 360-372.
- JACOBS, J., 1961. — Laboratory cultivation of the marine Copepod *Pseudodiaptomus coronatus* (Williams). *Limnol. Oceanogr.*, **6** (4) : 443-447.
- KATONA, S. K., MOODIE, C. F., 1969. — Breeding of *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **49** (3) : 743-747.
- LAWSON, T. J., GRICE, G. D., 1970. — The developmental stages of *Centropages typicus* Krøyer (Copepoda, Calanida). *Crustaceana*, **18** (2) : 187-208.
- MC ALLISTER, C. D., 1970. — Zooplankton rations phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In Marine Food Chains, edit. Steele, Edinburgh : 419-457.
- MC LAREN, I. A., 1963. — Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **20** : 685-727.
- MC LAREN, I. A., 1966. — Predicting development rate of Copepod eggs. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **131** : 457-469.
- MC LAREN, I. A., CORRETT, C. J., ZILLIOUX, E. J., 1969. — Temperature adaptation of Copepod eggs from the arctic to the tropics. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **137** (3) : 486-493.
- MARSHALL, S. M., ORR, A. P., 1952. — On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **30** : 527-547.
- MARSHALL, S. M., ORR, A. P., 1955. — In the Biology of a marine Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edit. Oliver et Boyd, 188 p.
- NASSOGNE, A., 1969. — La coltura dei Copepodi in laboratorio. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **37** : 203-218.
- NASSOGNE, A., 1970. — Influence of food organisms on the development and culture of pelagic Copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **20** : 333-345.
- NEUNES, H. W., PONGOLINI, G. F., 1965. — Breeding a pelagic copepod *Euterpina acutifrons* (Dana), in the laboratory. *Nature*, **208** (5010) : 571-573.
- PAFFENHÖFER, G. A., 1970. — Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **20** : 346-359.
- PARSONS, T. R., LEBRASSEUR, R. J., FULTON, J. D., 1967. — Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **23** (1) : 10-17.
- PERSON-LE RUYET, J., 1972. — Etude expérimentale de la nutrition végétale des Copépodes planctoniques. Thèse 3^e cycle, Fac. Sci., Paris VI, 195 p.
- PROVASOLI, L., SHIRAIISHI, K., LANCE, J. R., 1959. — Nutritional idiosyncrasies of *Artemia salina* and *Tigriopus* in monoxenic culture. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **77** : 250-261.
- RAZOULS, C., 1974. — Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. II. Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. biol. mar.*, **15** : 51-88.
- ZILLIOUX, E. J., 1969. — A continuous recirculating culture system for planktonic Copepods. *Mar. Biol.*, **4** (3) : 215-218.
- ZILLIOUX, E. J., LACKIE, J. F., 1970. — Advances in the continuous culture of planktonic Copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **20** : 325-332.
- ZILLIOUX, E. J., WILSON, D. F., 1966. — Culture of a planktonic Calanoïd Copepod through multiple generations. *Science, N. Y.* **151** : 996-998.