



Cycle reproducteur à Arcachon
d'une population
d'*Orchestia gammarella* (Pallas)
(Amphipode Talitridae)

par

Michel AMANIEU

Institut de biologie marine, 33 - Arcachon (France)

(Manuscrit reçu le 25 novembre 1966)

Descripteurs retenus pour cette étude :

Amphipodes – Cycles biologiques – *Orchestia gammarella* – Populations animales – Schorre.

SOMMAIRE

	<i>Pages</i>
1 — MÉTHODES D'ÉTUDE	4
1-1 <i>Choix de la station - Échantillonnage</i>	4
1-2 <i>Appréciation de l'âge</i>	5
1-3 <i>Définition des phases</i>	6
2 — DÉROULEMENT DU CYCLE REPRODUCTEUR	8
2-1 <i>Définition du taux d'activité reproductrice de la population</i>	8
2-2 <i>Déroulement du cycle reproducteur en 1964 et 1965</i>	8
2-2-1 Durée totale de la période d'activité reproductrice Comparaisons géographiques	9
2-2-2 Séquence des étapes successives du cycle reproducteur	9
2-3 <i>Interprétation</i>	10
2-3-1 Schéma de E. DAHL [1946] et critique	10
2-3-2 Rappel des conditions climatiques en 1964-1965	12
2-3-3 Évolution de l'âge des femelles reproductrices au cours des étapes successives du cycle reproducteur	13
2-4 <i>Comparaison entre le déroulement des cycles pendant les deux années 1964 et 1965</i>	16
2-4-1 Influence des facteurs climatiques	18
2-4-2 Influence de la constitution initiale du stock	19
TRAVAUX CITÉS	22
RÉSUMÉ	23
SUMMARY	23
Краткое содержание	24

En vue d'étudier le cycle reproducteur à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarella* (Pallas) j'ai récolté de mars 1964 à novembre 1965 dans une même station où cette espèce était abondamment représentée, chaque mois durant la mauvaise saison et deux fois par mois durant la belle saison, des lots comprenant chacun au moins 200 individus. Les individus récoltés sont fixés dans l'alcool à 70° puis dénombrés par catégories suivant le sexe, l'âge, l'état de maturité génitale, la date de capture.

1 - MÉTHODES D'ÉTUDE

1-1. Choix de la station – Échantillonnage

Le choix de la station n'offre pas de difficulté; *Orchestia gammarella* est une espèce commune, susceptible de pulluler. H. CHARNIAUX-COTTON [1957] a souligné que : « Malgré leur possibilité de se déplacer par bonds, les *O. gammarella* sont des animaux sédentaires. Elles ne présentent pas de migrations journalières comme *Talitrus*; elles ne quittent leur habitat que lorsqu'il ne leur convient plus. Les jeunes *O. gammarella* vivent avec les adultes... Il est un point important de l'écologie des *O. gammarella* : c'est le fait que les populations des plages isolées sont elles-mêmes isolées. En effet, cette espèce ne s'immergeant pas, il n'y a pas ou très peu de transport par l'eau; d'autre part *O. gammarella* ne peut franchir les obstacles qui séparent les plages, car elle se dessécherait. » En définitive *O. gammarella* constituant des populations denses, isolées, évoluant de manière indépendante dans des aires restreintes, constitue un matériel remarquablement favorable pour l'étude de l'évolution spontanée d'une population naturelle, particulièrement en fonction des facteurs climatiques. Le choix du site prospecté s'est porté sur un cordon de laisses du schorre de Mestras, bassin d'Arcachon, particulièrement favorable en raison d'une part de l'abondance et de la stabilité de l'espèce dans cette station, d'autre part des commodités d'accès en toutes saisons.

Je me suis inspiré des méthodes de récoltes décrites par H. CHARNIAUX-COTTON [1957]; j'ai en outre utilisé un aspirateur à bouche du type aspirateur à insectes à large diamètre, qui s'est révélé d'un emploi très pratique. Certaines précautions doivent être prises pour que l'échantillonnage réalisé soit bien représentatif de l'ensemble de la population étudiée. Dans la station choisie, l'aire occupée par cette population est réduite au cordon des laisses de haute mer et à quelques épaves déposées sur le schorre; pour avoir un bon échantillonnage il suffit d'effectuer 4 ou 5 prises de quelques dizaines d'individus chacune en

bordure puis au centre du cordon des laisses; toutefois cette précaution est indispensable, l'échantillonnage se révélant très différent suivant que la prise est effectuée en bordure ou au milieu des laisses.

1-2. Appréciation de l'âge

H. CHARNIAUX-COTTON [1957] a établi que : « le flagelle des secondes antennes des nouveau-nés possède toujours 5 articles... à chaque mue le nombre des articles du flagelle antennaire augmente d'une unité par division de l'article proximal. Ce fait rend très facile le repérage du rang des mues... » En général, le nombre d'articles est identique pour les deux flagelles droit et gauche; pour 3 à 4 p. 100 des individus, par suite d'amputations accidentelles, un flagelle est plus petit que l'autre; dans ce cas, j'ai toujours retenu le nombre d'articles portés par le flagelle le plus long. La concordance théorique entre le nombre d'articles du flagelle antennaire, les mues et l'âge ou intermue, est indiquée dans le tableau ci-dessous :

MUE	ÂGE	NOMBRE D'ARTICLES	PHASE
1 ^{re} mue	1 ^{er} âge	5	JUVÉNILES I
2 ^e mue	2 ^e âge	6	
3 ^e mue	3 ^e âge	7	
4 ^e mue	4 ^e âge	8	
5 ^e mue	5 ^e âge	9	JUVÉNILES II
6 ^e mue	6 ^e âge	10	
7 ^e mue	7 ^e âge	11	
8 ^e mue	8 ^e âge	12	
9 ^e mue	9 ^e âge	13	INTERMÉDIAIRES
10 ^e mue	10 ^e âge	14	
11 ^e mue	11 ^e âge	15	
12 ^e mue	12 ^e âge	16	
	13 ^e âge	17	ADULTES

Toutefois : « Au-delà de 16 articles, il n'y a plus d'augmentation régulière d'un article à chaque mue; certaines mues peuvent avoir lieu sans changement du nombre d'articles. Quand le nombre des articles atteint 22 ou 23, il n'augmente plus... »

Malgré ces remarques, il apparaît que le décompte du nombre des articles du flagellum antennaire constitue chez les Amphipodes et particulièrement les Talitridés, un bon moyen de l'appréciation de l'âge relatif des divers individus composant l'ensemble d'une population; on sait que chez les Isopodes, plusieurs auteurs ont préféré une mesure linéaire portant sur tout ou partie du corps de l'animal (voir par exemple M. AMANIEU [1965] sur *Porcellio scaber*). Chez *Orchestia gammarella*, les deux méthodes d'appréciation de l'âge, mesure linéaire ou décompte des articles du flagellum antennaire, peuvent être comparées. Examinons par exemple le cas d'un lot de 150 femelles gestantes capturées en juin 1965; la longueur totale du corps varie suivant les individus entre 9 et 17 mm : la mesure étant assez imprécise on doit établir des classes de taille d'au moins 1 mm; de millimètre en millimètre on peut donc établir 8 classes de taille; par ailleurs le nombre d'articles du flagellum antennaire varie suivant les individus entre 14 et 21; on peut donc établir également 8 classes d'après ce nombre mais ici la mesure est à la fois plus rapide et plus précise, en même temps qu'elle permet une certaine correspondance avec l'âge physiologique ou intermue que ne donne pas la mesure linéaire. J'ai donc préféré finalement apprécier l'âge des individus d'après le décompte du nombre des articles.

1-3. Définition des phases

Afin de mieux suivre l'évolution de l'ensemble de la population j'ai regroupé les animaux en diverses phases dont la définition s'appuie largement sur les travaux de H. CHARNIAUX-COTTON [1957].

Juvéniles I. Les juvéniles I portent 5, 6 ou 7 articles au flagellum antennaire; ce sont donc des individus naissant ou qui ont franchi une ou deux mues. Selon H. CHARNIAUX-COTTON [1957], la durée de l'intermue pour ces jeunes individus est d'environ une semaine à 24° C. En hiver, dans les populations naturelles, on ne trouve pas, ou l'on trouve de manière tout à fait exceptionnelle, de juvéniles I.

Juvéniles II. Les juvéniles II portent 8, 9 ou 10 articles au flagellum antennaire; ils ont donc franchi la 3^e, 4^e ou 5^e mue. En élevage à 24° C, l'intermue est de l'ordre de 10 jours. Les juvéniles II sont éventuellement présents en hiver dans les populations naturelles mais toujours peu nombreux.

Intermédiaires. Les intermédiaires portent 11, 12 ou 13 articles au flagellum antennaire; ils ont donc franchi la 6^e, 7^e ou 8^e mue. H. CHARNIAUX-COTTON [1957] signale que : « A la cinquième ou sixième mue, les mâles acquièrent leurs pénis, les femelles leurs oostégites : c'est la mue de première différenciation morphologique externe du sexe; l'intermue est alors de dix à douze jours » (à 24°). Les intermédiaires n'ont pas encore franchi la mue de puberté; cette phase renferme

donc les individus non reproducteurs chez lesquels le sexe est extérieurement reconnaissable. Il arrive toutefois que dans la nature on récolte des femelles gestantes portant seulement 13 articles au flagellum antennaire; ainsi dans un lot récolté à Roscoff (Nord Finistère) et daté de mai 1964, sur 102 femelles gestantes, 11 d'entre elles portaient seulement 13 articles; à Arcachon le cas s'est présenté une seule fois et pour une seule femelle appartenant à un lot récolté en septembre 1963; dans aucune des récoltes analysées ici, de 1964 à 1965, je n'ai jamais trouvé de femelles gestantes portant moins de 14 articles.

Adultes. Sont considérés comme adultes tous les animaux qui portent 14 articles ou plus au flagellum antennaire. Pour la compréhension du cycle, il m'a paru préférable de définir la phase adulte à partir d'un certain rang de mue (la 9^e), le même pour tous les individus et durant toute l'année, plutôt que de chercher à apprécier individuellement l'apparition de la mue de puberté.

Adultes femelles. On peut reconnaître chez les femelles adultes 4 phases essentielles :

— femelles non reproductrices : les femelles non reproductrices regroupent toutes les femelles portant plus de 13 articles au flagellum antennaire et dont les oostégites ne sont pas ciliés; on doit y distinguer en réalité deux phases; d'une part la phase des *femelles à petits oostégites*, dont le flagellum antennaire porte en général 14 ou 15 articles et qui n'ont pas encore eu de portées; d'autre part la phase des *femelles à grands oostégites* dont le flagellum antennaire porte en général 17 articles ou plus et qui sont en période de repos génital après avoir eu une ou plusieurs portées. Bien que ces deux phases correspondent à deux étapes successives séparées par une période reproductrice plus ou moins longue, il est difficile de distinguer à coup sûr si un individu donné doit être classé dans l'une ou dans l'autre; aussi est-il préférable de rassembler dans un même lot toutes les femelles non reproductrices, en soulignant que ce lot est hétérogène et que l'interprétation de son évolution est difficile.

— femelles reproductrices : dans les femelles reproductrices nous reconnaîtrons également deux phases; d'une part les *femelles gestantes* qui retiennent leur portée entre leurs oostégites, d'autre part les *femelles vides* mais à *grands oostégites ciliés* qui viennent de libérer leur progéniture; ces deux phases correspondent à deux étapes successives au cours du même intermède; la phase des femelles vides à grands oostégites ciliés est généralement brève, de l'ordre de quelques jours.

En élevage à 24°, la durée d'intermède des femelles gestantes est selon H. CHARNIAUX-COTTON [1957] de 22 jours à 1 ou 2 jours près.

Adultes mâles. Étant donné qu'il n'est pas possible de savoir si un mâle réputé adulte a manifesté ou non une activité reproductrice, nous recenserons dans une seule phase, celle des mâles adultes, l'ensemble des mâles portant plus de 13 articles au flagellum antennaire. En élevage à 24°, l'intermède chez les mâles est de l'ordre de 25 à 30 jours; il peut devenir un peu plus long chez les très grands individus [H. CHARNIAUX-COTTON, 1957].

2 - DÉROULEMENT DU CYCLE REPRODUCTEUR

2-1. Définition du taux d'activité reproductrice de la population

L'appréciation de l'intensité de l'activité reproductrice de l'ensemble de la population se fera d'après les variations de pourcentage des femelles gestantes par rapport à l'ensemble des femelles adultes. Il est préférable, pour apprécier avec précision l'évolution de ce taux, de tenir compte exclusivement des femelles gestantes et non de l'ensemble des femelles reproductrices; en effet la phase des femelles gestantes étant de plus courte durée que l'ensemble des phases gestantes + vides, les variations individuelles donnent des écarts de moins grande amplitude qui permettent d'éviter sur les graphiques le chevauchement des portées successives. En pratique nous définirons donc ici comme taux d'activité reproductrice de la population le pourcentage des femelles gestantes par rapport à la totalité des femelles adultes (reproductrices + non reproductrices).

2-2. Déroulement du cycle reproducteur en 1964 et 1965

Le graphique fig. 1 montre le déroulement du cycle reproducteur chez *Orchestia gammarella* à Arcachon durant les deux années 1964 et 1965.

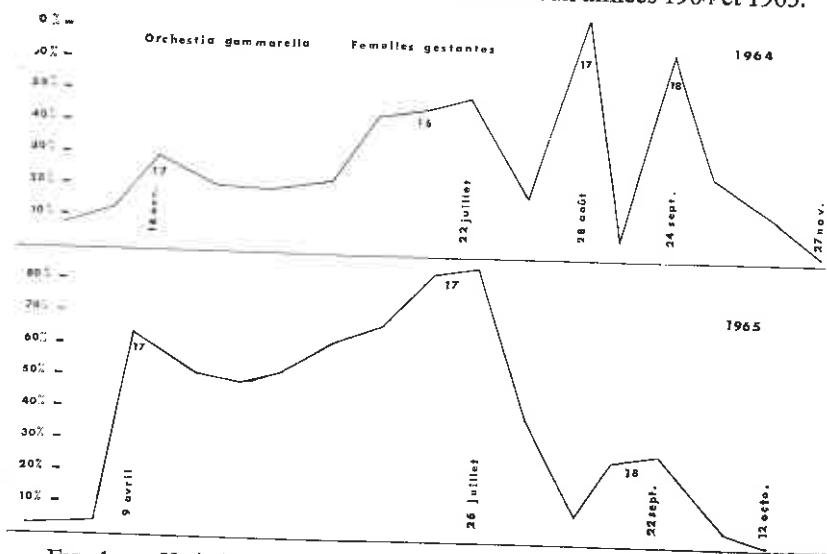


FIG. 1. — Variations du taux d'activité reproductrice d'une population d'*Orchestia gammarella* à Arcachon durant les années 1964 et 1965. Les chiffres indiquent le mode du nombre d'articles du flagellum antennaire pour les points remarquables de chaque courbe annuelle.

2-2-1. Durée totale de la période d'activité reproductrice Comparaisons géographiques.

A Arcachon, en 1964, l'activité reproductrice a débuté en mars et s'est prolongée jusqu'à la mi-novembre; en 1965, elle a débuté également en mars mais a cessé dès la mi-octobre. En Suède, E. DAHL [1946] signale la présence de femelles ovigères de mars à octobre. D. I. WILLIAMSON [1951] indique : « In North East England I have found egg-bearing females of *O. gammarella* only between the end of April and the end of September. » Sur les côtes de France, H. CHARNIAUX-LEGRAND [1951] précise que : « A Banyuls-sur-Mer... la période de ponte va de février - mars à novembre. A Roscoff (Finistère) *O. gammarella* se reproduit de mars à octobre. » En résumé la durée totale de la période d'activité reproductrice varie selon la latitude mais plus faiblement que l'on aurait pu s'y attendre; les comparaisons d'ordre géographique sont rendues difficiles par le fait que les cycles n'ont pas été étudiés simultanément dans les différentes stations; or d'une année à l'autre les différences sont importantes pour la même station. Par exemple les indications données par E. DAHL [1946] pour le « Sund » sont analogues à celles recueillies à Arcachon en 1965; mais en revanche en 1964 le cycle à Arcachon s'est prolongé un mois de plus qu'en 1965.

2-2-2. Séquence des étapes successives du cycle reproducteur

Aussi bien en 1964 qu'en 1965, on note que le cycle reproducteur présente, comme l'avait déjà signalé DAHL [1946], une succession de périodes de grande activité et de périodes de faible activité. Le taux d'activité reproductrice initialement nul, commence à croître début mars, passe par un premier maximum en avril puis par un minimum courant mai. L'allure initiale des courbes est analogue pour les deux années, à cette différence importante près que le taux du premier maximum en 1964 est relativement faible (30,4 p. 100 le 14 avril) alors qu'il est élevé en 1965 (63,9 p. 100 le 9 avril). Le taux recommence à croître début juin et passe par un second maximum en juillet; on note également que le taux atteint pour ce second maximum est plus faible en 1964 (50 p. 100 le 22 juillet) qu'en 1965 (86,4 p. 100 le 26 juillet). Ultérieurement les différences entre les deux années s'accentuent; c'est ainsi qu'en 1964 après une période de régression début août, on note un troisième maximum durant la seconde quinzaine d'août (76,1 p. 100 le 28 août), puis un quatrième maximum le 24 septembre (64,6 p. 100); au-delà de cette date, l'activité reproductrice de l'ensemble de la population décroît régulièrement jusqu'au début novembre. En 1965, la période de régression qui suit le second maximum se prolonge pendant tout le mois d'août, et ce n'est qu'en septembre qu'apparaît un troisième maximum qui est d'ailleurs plus faible (28,4 p. 100 le 22 septembre) et plus étalé dans le temps, que le troisième ou que le quatrième maximum observés en 1964; au-delà du 22 septembre, l'activité reproductrice décroît régulièrement.

2 - DÉROULEMENT DU CYCLE REPRODUCTEUR

2-1. Définition du taux d'activité reproductrice de la population

L'appreciation de l'intensité de l'activité reproductrice de l'ensemble de la population se fera d'après les variations de pourcentage des femelles gestantes par rapport à l'ensemble des femelles adultes. Il est préférable, pour apprécier avec précision l'évolution de ce taux, de tenir compte exclusivement des femelles gestantes et non de l'ensemble des femelles reproductrices; en effet la phase des femelles gestantes étant de plus courte durée que l'ensemble des phases gestantes + vides, les variations individuelles donnent des écarts de moins grande amplitude qui permettent d'éviter sur les graphiques le chevauchement des portées successives. En pratique nous définissons donc ici comme taux d'activité reproductrice de la population le pourcentage des femelles gestantes par rapport à la totalité des femelles adultes (reproductrices + non reproductrices).

2-2. Déroulement du cycle reproducteur en 1964 et 1965

Le graphique fig. 1 montre le déroulement du cycle reproducteur chez *Orchestia gammarella* à Arcachon durant les deux années 1964 et 1965.

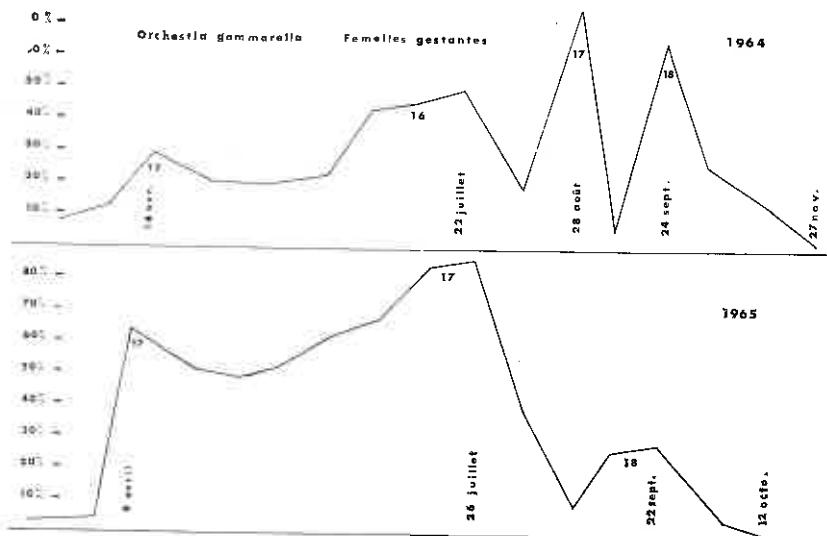


FIG. 1. — Variations du taux d'activité reproductrice d'une population d'*Orchestia gammarella* à Arcachon durant les années 1964 et 1965. Les chiffres indiquent le mode du nombre d'articles du flagellum antennaire pour les points remarquables de chaque courbe annuelle.

2-2-1. Durée totale de la période d'activité reproductrice Comparaisons géographiques.

A Arcachon, en 1964, l'activité reproductrice a débuté en mars et s'est prolongée jusqu'à la mi-novembre; en 1965, elle a débuté également en mars mais a cessé dès la mi-octobre. En Suède, E. DAHL [1946] signale la présence de femelles ovigères de mars à octobre. D. I. WILLIAMSON [1951] indique : « In North East England I have found egg-bearing females of *O. gammarella* only between the end of April and the end of September. » Sur les côtes de France, H. CHARNIAUX-LEGRAND [1951] précise que : « A Banyuls-sur-Mer... la période de ponte va de février - mars à novembre. A Roscoff (Finistère) *O. gammarella* se reproduit de mars à octobre. » En résumé la durée totale de la période d'activité reproductrice varie selon la latitude mais plus faiblement que l'on aurait pu s'y attendre; les comparaisons d'ordre géographique sont rendues difficiles par le fait que les cycles n'ont pas été étudiés simultanément dans les différentes stations; or d'une année à l'autre les différences sont importantes pour la même station. Par exemple les indications données par E. DAHL [1946] pour le « Sund » sont analogues à celles recueillies à Arcachon en 1965; mais en revanche en 1964 le cycle à Arcachon s'est prolongé un mois de plus qu'en 1965.

2-2-2. Séquence des étapes successives du cycle reproducteur

Aussi bien en 1964 qu'en 1965, on note que le cycle reproducteur présente, comme l'avait déjà signalé DAHL [1946], une succession de périodes de grande activité et de périodes de faible activité. Le taux d'activité reproductrice initialement nul, commence à croître début mars, passe par un premier maximum en avril puis par un minimum courant mai. L'allure initiale des courbes est analogue pour les deux années, à cette différence importante près que le taux du premier maximum en 1964 est relativement faible (30,4 p. 100 le 14 avril) alors qu'il est élevé en 1965 (63,9 p. 100 le 9 avril). Le taux recommence à croître début juin et passe par un second maximum en juillet; on note également que le taux atteint pour ce second maximum est plus faible en 1964 (50 p. 100 le 22 juillet) qu'en 1965 (86,4 p. 100 le 26 juillet). Ultérieurement les différences entre les deux années s'accentuent; c'est ainsi qu'en 1964 après une période de régression début août, on note un troisième maximum durant la seconde quinzaine d'août (76,1 p. 100 le 28 août), puis un quatrième maximum le 24 septembre (64,6 p. 100); au-delà de cette date, l'activité reproductrice de l'ensemble de la population décroît régulièrement jusqu'au début novembre. En 1965, la période de régression qui suit le second maximum se prolonge pendant tout le mois d'août, et ce n'est qu'en septembre qu'apparaît un troisième maximum qui est d'ailleurs plus faible (28,4 p. 100 le 22 septembre) et plus étalé dans le temps, que le troisième ou que le quatrième maximums observés en 1964; au-delà du 22 septembre, l'activité reproductrice décroît régulièrement jusqu'au début octobre.

Récoltes	Femelles gestantes	Femelles vides	Femelles non reprod.	Femelles Total	Fem. gest. Fem. total
17 mars 1964	6	0	72	78	7,7 p. 100
1 ^{er} avril	6	0	40	46	13,0 p. 100
14 avril	14	1	31	46	30,4 p. 100
5 mai	25	5	88	118	21,2 p. 100
22 mai	28	9	103	140	20,0 p. 100
9 juin	63	40	164	267	23,6 p. 100
23 juin	27	15	19	61	44,3 p. 100
7 juillet	58	20	47	125	46,4 p. 100
22 juillet	60	35	25	120	50,0 p. 100
10 août	9	23	16	48	18,8 p. 100
28 août	67	10	11	88	76,1 p. 100
8 sept.	5	15	61	81	6,2 p. 100
24 sept.	51	6	22	79	64,6 p. 100
6 octob.	21	43	15	79	26,6 p. 100
26 octob.	11	19	54	84	13,1 p. 100
10 novemb.	1	2	45	48	2,1 p. 100
27 novemb.	0	1	61	62	0
8 mars 1965	6	0	192	198	3,0 p. 100
29 mars	5	0	150	155	3,2 p. 100
9 avril	39	3	19	61	63,9 p. 100
29 avril	101	15	80	196	51,5 p. 100
13 mai	36	6	31	73	49,3 p. 100
26 mai	90	16	67	173	52,0 p. 100
11 juin	149	36	56	241	61,8 p. 100
26 juin	55	8	19	82	67,1 p. 100
12 juillet	109	9	12	130	83,8 p. 100
26 juillet	165	11	15	191	86,4 p. 100
11 août	28	11	33	72	38,9 p. 100
27 août	12	22	98	132	9,1 p. 100
7 sept.	11	6	26	43	25,6 p. 100
22 sept.	23	11	47	81	28,4 p. 100
12 octob.	2	0	38	40	5 p. 100

FIG. 2. — Tableau des femelles gestantes, vides, non reproductrices lors des différentes récoltes en 1964 et 1965.

2-3. Interprétation

2-3-1. Schéma de E. Dahl [1946] et critique

E. DAHL [1946] ayant déjà noté une succession analogue de maxima et de minima dans l'activité reproductrice envisage deux interprétations :

« 1. The maxima are caused by the mature females which, at regular intervals and more or less simultaneously, deposit new broods of eggs in the marsupium. If the rate of development is practically the same for all ova we shall find regular minima after the hatching of each brood.

« 2. Maxima are caused by a new generation of females attaining sexual maturity and reproducing together with the old females, whose broods are not deposited in the marsupium at regular intervals. »

S'appuyant notamment sur les travaux de DORSMAN relatifs à la durée de la gestation chez *Orchestia cavimana*, DAHL estime que la première hypothèse n'est pas soutenable et conclut... « That the appearance of the second and third maxima is caused by new generations of females starting to reproduce... » En définitive : « Studying the yearly cycle of reproduction of *O. gammarellus* we shall then find that late in May and early in June the majority of all females become mature and produce a first brood within a short space of time. The generation born at that time becomes mature by the end of July or the beginning of August and begins to breed, thus giving us a second maximum... » [p. 45]. D.I. WILLIAMSON [1951] admet dans l'ensemble l'exactitude du schéma proposé par DAHL. Les conclusions de ce dernier semblent en outre confirmées par les résultats de H. CHARNIAUX-COTTON [1957] qui a constaté qu'en élevage « à 24° C, ce qui est à peu près la température estivale à Roscoff, les *Orchestia gammarella* sont adultes à 4 mois ».

Il est toujours très difficile de tirer des données acquises sur un élevage des renseignements applicables aux populations sauvages. En élevage, la température est constante, la nourriture abondante, l'espace est mesuré de telle sorte que la compétition biotique n'intervient pas ou peu; enfin l'expérimentateur a généralement tendance à prendre un soin particulier de la fraction la plus précoce de la population. Dans la nature, les conditions sont beaucoup plus sévères et les individus précoces sont le plus souvent éliminés au profit de la fraction moyenne qui est numériquement la plus importante. Ainsi à Arcachon les juvéniles I n'apparaissent dans les récoltes que début mai et ne sont vraiment abondants que fin mai, soit déjà plus d'un mois après le premier maximum du taux d'activité reproductrice. Les femelles issues de cette première génération de printemps, ne pourraient donc être adultes qu'au plus tôt fin septembre, encore cela suppose-t-il qu'elles aient bénéficié durant les quatre mois d'été d'une température moyenne de 24°. Si les maximums de la fin de l'été sont dus à la contribution des jeunes femelles nées au printemps, ils ne peuvent donc être le fait que d'animaux exceptionnellement précoce et jeunes, portant tout au plus 14 ou 15 articles au flagellum antennaire. Le schéma de E. DAHL suppose donc que les jeunes disposent depuis leur naissance et pendant 4 mois d'été d'une température moyenne de 24 °C, d'autre part que le maximum du taux d'activité reproductrice en septembre soit dû à la contribution d'un lot de jeunes femelles ayant franchi la 9^e ou la 10^e mue, c'est-à-dire portant tout au plus 14 ou 15 articles au flagellum antennaire. Ni l'une ni l'autre de ces deux conditions ne sont en fait réalisées.

2-3-2. Rappel des conditions climatiques en 1964-1965

Une température de 24 °C représente tout au plus une moyenne diurne pendant les plus belles journées des 2 ou 3 mois les plus chauds de l'été mais nullement une moyenne générale, surtout pendant 4 mois. Ainsi pour Arcachon la température de 24 °C ne correspond même pas à la moyenne des maximums pendant les mois les plus chauds, pour aucune des années 1962 à 1965. En fait, la moyenne thermique a dépassé 20 °C pendant 2 mois en 1964 et ne les a jamais atteints en 1965. Les

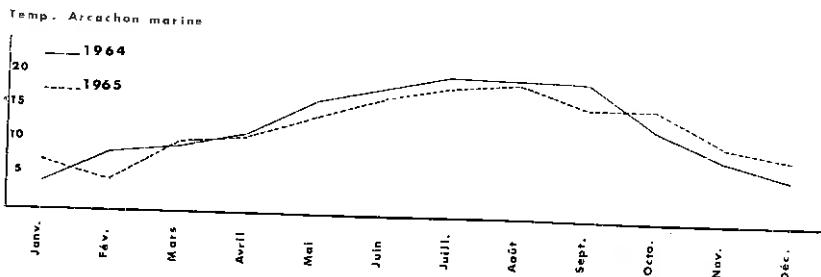


FIG. 3. — Températures atmosphériques relevées au poste météorologique d'Arcachon marine en 1964 et 1965 — Moyennes annuelles (en degrés C).

	1964				1965			
	MOYENNES DES MINIMUMS	MOYENNES DES MAXIMUMS	MOYENNES GÉNÉRALES	ÉCARTS THERMIQUES	MOYENNES DES MINIMUMS	MOYENNES DES MAXIMUMS	MOYENNES GÉNÉRALES	ÉCARTS THERMIQUES
	Janvier	0°4	7°1	3°8	4°5	10°0	7°3	
Février	5°3	11°5	8°4	+ 4°6	1°8	7°5	4°6	- 2°7
Mars	6°2	12°9	9°6	+ 1°2	6°2	13°8	10°0	+ 5°4
Avril	8°9	14°4	11°6	+ 2°0	9°4	13°4	11°4	+ 1°4
Mai	12°8	20°3	16°5	+ 4°9	11°7	17°5	14°6	+ 3°2
Juin	15°2	21°9	18°6	+ 2°1	14°2	19°6	16°9	+ 2°3
Juillet	17°4	23°6	20°5	+ 1°9	16°1	21°6	18°8	+ 1°9
Août	17°0	23°5	20°2	- 0°3	16°1	22°7	19°4	+ 0°6
Septembre	16°2	23°5	19°9	- 0°3	12°9	19°6	16°2	- 3°2
Octobre	9°5	16°8	13°2	- 6°7	12°1	20°3	16°2	0
Novembre	6°2	11°9	9°1	- 4°1	7°7	14°7	11°2	- 5°0
Décembre	3°0	10°0	6°5	- 2°6	6°7	12°6	9°7	- 1°5
Moyenne annuelle	9°84	16°45	13°16		9°95	16°11	13°03	

FIG. 4. — Températures atmosphériques relevées au poste météorologique d'Arcachon marine en 1964 et 1965 — Moyennes mensuelles et écart thermique. Par écart thermique l'on désigne la différence entre la température moyenne du mois envisagé et celle du mois précédent.

	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°	12°	13°	14°	15°	16°	17°	18°	19°	20°	21°
1964	12	11	11	11	10	10	9	7	7	6	6	5	5	5	4	4	3	2	0
1965	12	12	11	11	11	10	10	9	8	6	6	6	5	5	2	2	1	0	0

FIG. 5. — Nombre de mois durant lesquels la température moyenne a atteint ou dépassé 3° C, 4° C, ... 21° C en 1964 et 1965.

graphiques fig. 3 montrent les températures moyennes auxquelles sont soumis les animaux dans la nature. Le cycle reproducteur se déroule entièrement entre des températures moyennes de 10 à 20°; pendant la durée du cycle, 1964 a été un peu plus chaud que 1965. Parmi les femelles nées au printemps, seul un très petit nombre aurait pu arriver à l'âge adulte avant la fin de la même année.

2-3-3. Évolution de l'âge des femelles reproductrices au cours des étapes successives du cycle reproducteur

Selon H. CHARNIAUX-COTTON [1957] : « Ce sont toujours les plus grandes femelles de la population qui entrent les premières en activité sexuelle... Dans les populations naturelles, au fur et à mesure que s'avance la saison et que la température s'élève, des femelles de plus en plus petites entrent en reproduction... le froid provoque l'arrêt de la reproduction. A partir d'octobre, les plus petites *O. gammarella* pubères cessent les premières de pondre. En novembre, les grandes femelles entrent à leur tour en repos sexuel. » J'ai cherché à apprécier de manière plus objective l'évolution de l'âge des femelles actives au cours du cycle reproducteur. Cette évolution ressort de l'examen des histogrammes présentés fig. 6 et 7.

En début de saison, ce sont effectivement les femelles les plus âgées qui entrent les premières en activité génitale; ainsi dans les graphiques du début mars le mode des femelles actives se situe dans la classe des 19 articles. Pendant le printemps, le mode régresse régulièrement passant progressivement dans la classe des 18, 17, enfin 16 articles qu'il atteint en mai; en l'espace de deux mois, le mode a donc régressé de la classe 19 à la classe 16; pendant ces deux mois, ce sont donc des femelles de plus en plus jeunes qui sont entrées progressivement en période d'activité génitale. En juin et début juillet, le mode est particulièrement net et reste stable dans la classe des 16 articles; il se déplace courant juillet dans la classe des 17 articles, puis en fin de saison dans la classe des 18 articles.

On remarque donc qu'il y a bien un rajeunissement du stock en début de saison; par contre, il y a vieillissement en fin de saison. Un point important à souligner est que le mode des femelles reproductrices ne se situe jamais dans une classe inférieure à celle des 16 articles; par conséquent, si la mue de puberté peut intervenir dès

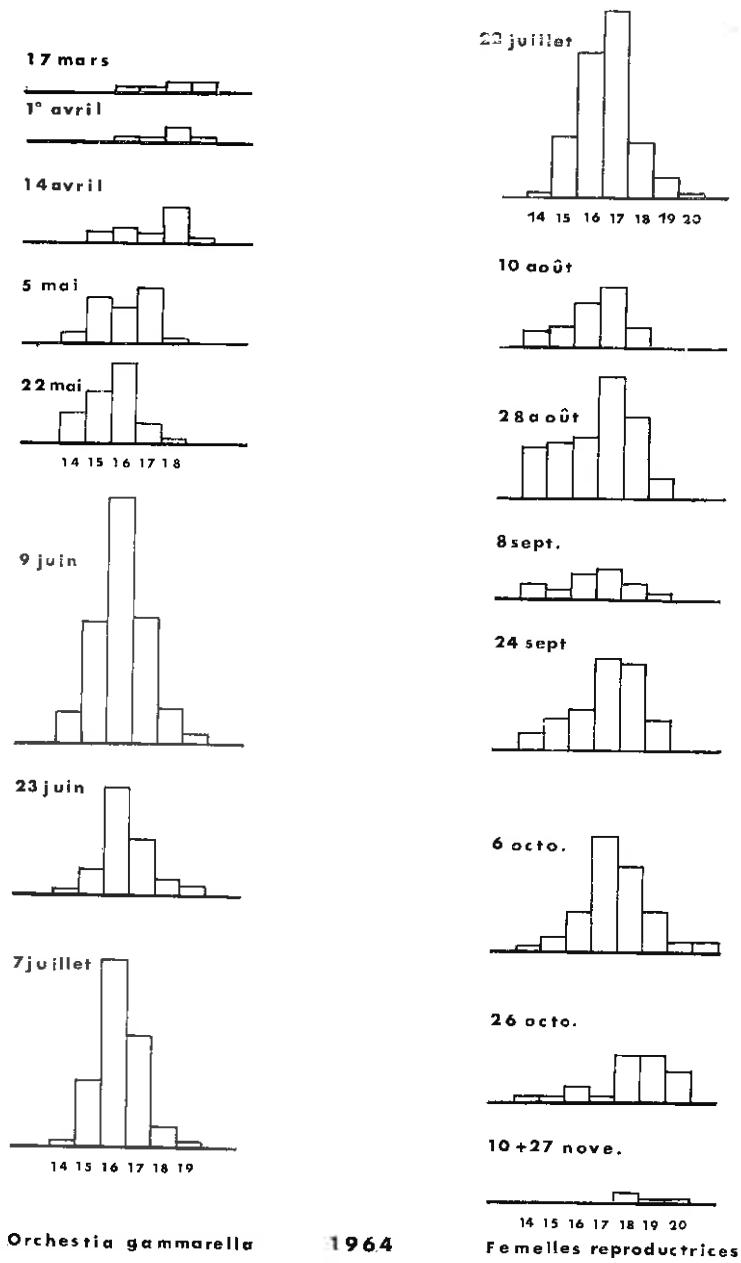


FIG. 6. — Histogrammes des nombres d'articles des flagellums antennaires des femelles reproductrices d'*Orchestia gammarella* à Arcachon en 1964.

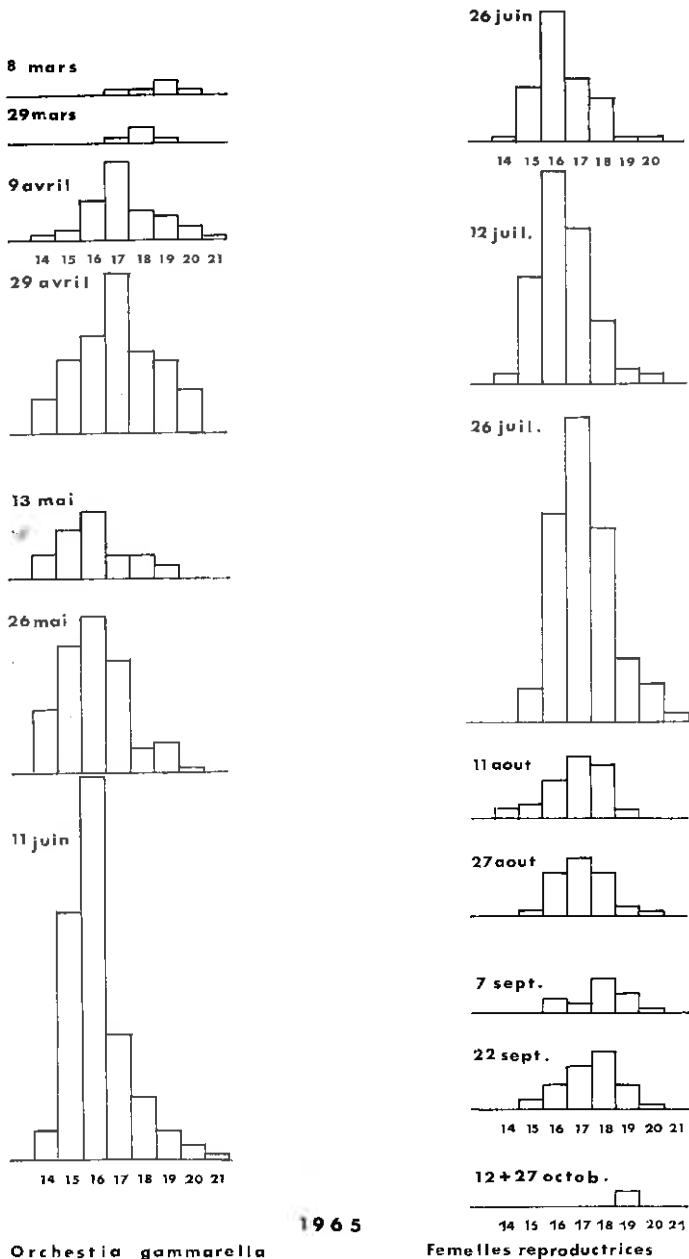


FIG. 7. — Histogrammes des nombres d'articles des flagellums antennaires des femelles reproductrices d'*Orchestia gammarella* à Arcachon en 1965

la 9^e mue, généralement ce n'est pas avant la 11^e mue que les femelles ont effectivement leur première portée.

Il est intéressant d'examiner les lots de femelles gestantes qui contribuent à faire apparaître les maximums successifs du cycle d'activité reproductrice (voir graphique fig. 8). En 1964, au premier maximum, celui du 14 avril, correspond un lot de femelles gestantes dont l'âge modal se situe dans la classe 17; au second maximum, qui va du 23 juin au 22 juillet, correspond un âge modal qui se situe dans la classe 16; au troisième maximum, celui du 28 août, correspond un âge modal qui se situe dans la classe 17; enfin au quatrième maximum celui du 24 septembre, correspond un âge modal qui se situe dans la classe 18. En 1965 au premier maximum, celui du 9 avril, correspond un âge modal de 17 articles, au second maximum, 12 et 26 juillet, correspond un âge modal de 17 articles également, mais l'analyse séparée des deux lots montre que l'âge modal est de 16 le 12 juillet et de 17 le 26 juillet; au troisième maximum, celui du 7 et 22 septembre, correspond enfin un âge modal de 18 articles.

Il apparaît ainsi qu'en début de saison, le premier maximum est dû à la contribution de femelles âgées qui ont déjà franchi la 12^e mue et ont peut-être déjà eu une portée l'année précédente. Au plus fort de la saison, particulièrement lorsque l'été est chaud comme en 1964, ce sont alors les jeunes femelles à 16 articles qui entrent en gestation et ont trois portées successives; le vieillissement du lot des femelles gestantes en 1964, qui passent successivement d'un mode à 16 puis à 17 puis à 18 articles, ne laisse aucun doute sur le fait que les trois maximums successifs correspondent à trois gestations successives, séparées par des mues, d'un même lot de femelles. Contrairement au schéma proposé par DAHL, il ne fait aucun doute que les femelles issues de la première portée, même si elles franchissent la 9^e mue avant l'hiver de l'année en cours, ne participent que très faiblement à la constitution du lot des femelles gestantes qui apparaît en fin de saison.

2-4. Comparaison entre le déroulement des cycles pendant les deux années 1964 et 1965

Les différences essentielles dans le déroulement du cycle d'activité reproductrice pendant les deux années 1964 et 1965 portent sur les points suivants :

1^o. La valeur initiale du taux d'activité reproductrice en début de saison qui est beaucoup plus élevé en 1965 (63,9 p. 100 le 9 avril) qu'en 1964 (30,4 p. 100 le 14 avril).

2^o. Le nombre de maximums successifs du taux d'activité reproductive qui est de 4 en 1964 et de 3 en 1965.

3^o. La date de la fin de la période d'activité reproductrice qui est plus précoce en 1965 qu'en 1964.

Ces différences peuvent s'interpréter en partie en fonction des facteurs climatiques, en partie en fonction du stock disponible de femelles reproductrices.



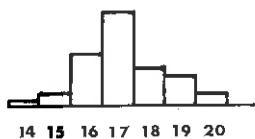
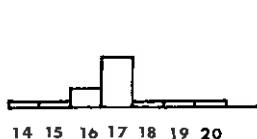
Orchestia gammarella

1964

1965

14 avril

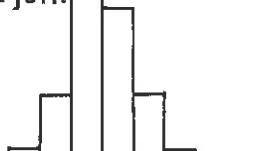
9 avril



23 juin

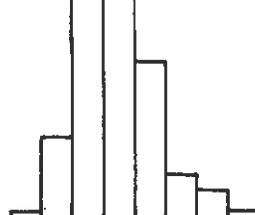
+ 7 juil.

+ 22 juil.

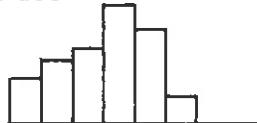


12 juil.

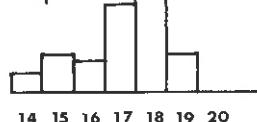
+ 26 juil.



28 aout

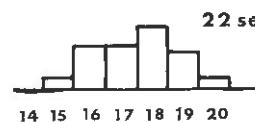


24 sept.



7 sept.

22 sept.



Femelles gestantes

FIG. 8. — Histogrammes des femelles gestantes correspondant aux époques de maximum d'activité reproductrice.

2-4-1. Influence des facteurs climatiques

L'influence de la température sur le déroulement du cycle est marquée par :

a. l'inégale durée de la période d'activité reproductrice pendant les deux années; le taux des femelles gestantes s'est maintenu à une valeur appréciable pendant tout le mois d'octobre en 1964, bien que la température moyenne de ce mois ($13^{\circ}2$) ait été plus faible que la température moyenne du mois d'octobre 1965 ($16^{\circ}2$) pendant lequel l'activité reproductrice cessa complètement. Il apparaît que c'est surtout l'abaissement de la moyenne thermique qui accompagne la cessation des accouplements et qui par conséquent précède d'un mois environ la fin du cycle. Ainsi en 1964 la température moyenne a été sensiblement la même en juillet, août, septembre, alors qu'elle s'est abaissée brutalement (de $-6^{\circ}7$) en octobre; les derniers accouplements ont eu lieu en octobre et les dernières gestations ont pris fin en novembre. En 1965 la chute de température a été moins importante mais plus précoce puisque dès le mois de septembre la température moyenne était de $-3^{\circ}2$ inférieure à la température moyenne du mois d'août; les derniers accouplements ont eu lieu fin septembre et les dernières gestations se sont achevées fin octobre. Par contre, la moyenne thermique plus élevée en octobre 1965 qu'en octobre 1964 a eu pour conséquence un raccourcissement sensible de la durée des dernières gestations, ainsi qu'il ressort de la comparaison des pentes des taux d'activité reproductrice en fin de saison pendant les deux années 1964 et 1965. Paradoxalement, il apparaît donc que la moyenne thermique élevée du mois d'octobre 1965, loin de prolonger la durée du cycle reproducteur durant cette année, l'a au contraire abrégée.

b. le nombre de portées successives accomplies par un même lot de femelles pendant la saison d'activité reproductrice. En 1964, le maintien d'une moyenne thermique élevée pendant les mois d'été a permis au même lot de femelles dont l'activité reproductrice a débuté fin juin-courant juillet, d'avoir trois portées successives, la seconde portée ayant eu lieu fin août, la troisième fin septembre. En 1965, la plus faible moyenne thermique en été a légèrement retardé la gestation initiale du lot estival qui est apparue un peu plus tard qu'en 1964 (courant juillet) et a été l'objet de femelles plus âgées dont le mode se situe dans la classe 17 au lieu de se situer dans la classe 16; ce même lot a effectué une seconde portée beaucoup plus tardive qu'en 1964 puisqu'elle est apparue seulement courant septembre; la position tardive de cette seconde portée n'a pas permis la réalisation d'une troisième portée malgré la douceur de l'automne. Cet exemple suggère que lors de comparaisons biogéographiques, plus encore que de la durée totale de la période d'activité reproductrice, il serait nécessaire de tenir compte pour chaque espèce de la séquence réelle des portées successives.

c. la possibilité pour les femelles nées au début de l'année en cours d'avoir une première portée dans le courant de la même année. Nous avons signalé que pour DAHL [1946] les, ou au moins le dernier maximum

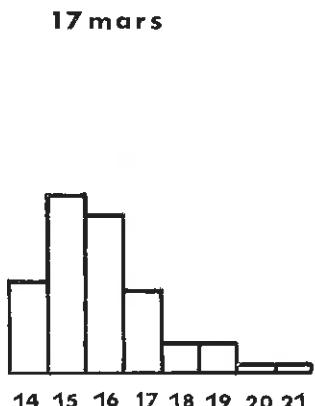
de la période d'activité reproductrice était dû aux premières portées des jeunes femelles nées au printemps. Nous avons montré, notamment par l'appréciation objective de l'âge des femelles gestantes qui participent à chacun des flots successifs d'activité reproductrice, qu'il n'en est rien. Toutefois l'histogramme des femelles gestantes du 24 septembre 1964 est bimodal (voir graphique fig. 8); le mode principal se situe bien dans la classe 18 comme nous l'avons signalé mais il se dessine un petit mode secondaire dans la classe 15 qui, étant donné les conditions climatiques estivales favorables, traduit une participation faible mais certaine des femelles les plus précoces nées au début de la même année; il est remarquable que ce petit mode secondaire n'apparaît pas dans le graphique de septembre 1965, année durant laquelle la moyenne thermique estivale a été moins élevée qu'en 1964.

2-4-2. Influence de la constitution initiale du stock

On est frappé par le fait qu'en 1964 le taux initial d'activité reproductrice, principalement en avril, soit faible (maximum à 30,4 p. 100) alors qu'il est très élevé en 1965 (63,9 p. 100); cette différence n'obéit pas à la logique climatique puisque la moyenne thermique fut nettement supérieure pendant le printemps 1964 à ce qu'elle fut pendant le printemps 1965; il semble qu'à une moyenne thermique plus élevée devrait

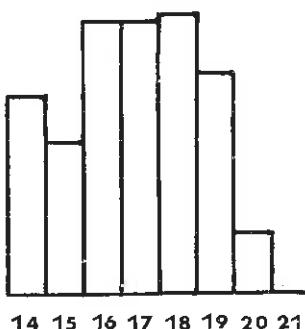
Orchestia gammarella

1964



1965

8 mars



Femelles disponibles

FIG. 9. — Histogrammes des femelles disponibles (adultes non reproductrices) au printemps.

correspondre un taux d'activité reproductrice plus élevé, or c'est ici l'inverse.

La valeur initiale du taux d'activité reproductrice ne pouvant s'interpréter en fonction des facteurs climatiques, on peut soupçonner que c'est à la constitution même des stocks initiaux que tiennent ces différences. Sur le graphique fig. 9 nous avons représenté les histogrammes des femelles disponibles en mars 1964 et mars 1965; il est certain en effet que c'est de la composition du stock des femelles disponibles en mars que dépend la structure de la population des femelles gestantes en avril. Or, en mars 1964, le mode des femelles disponibles se situe dans la classe 15 alors que le mode des femelles gestantes d'avril se situe, rappelons-le, dans la classe 17; en d'autres termes, au début de 1964, le lot des femelles adultes était trop jeune pour permettre, quelles que soient les conditions climatiques, un bon départ de l'activité reproductrice dans l'ensemble de la population. Au contraire, en mars 1965, le mode des femelles disponibles est largement étalé entre les classes 16, 17 et 18, c'est-à-dire que le stock des femelles disponibles était particulièrement favorable à une reprise immédiate de l'activité reproductrice dans l'ensemble de la population.

Cet exemple montre, de manière très précise, que les facteurs climatiques n'exercent pleinement leurs effets dans le déroulement du cycle reproducteur que dans la mesure où le lot disponible est à un âge physiologique favorable.

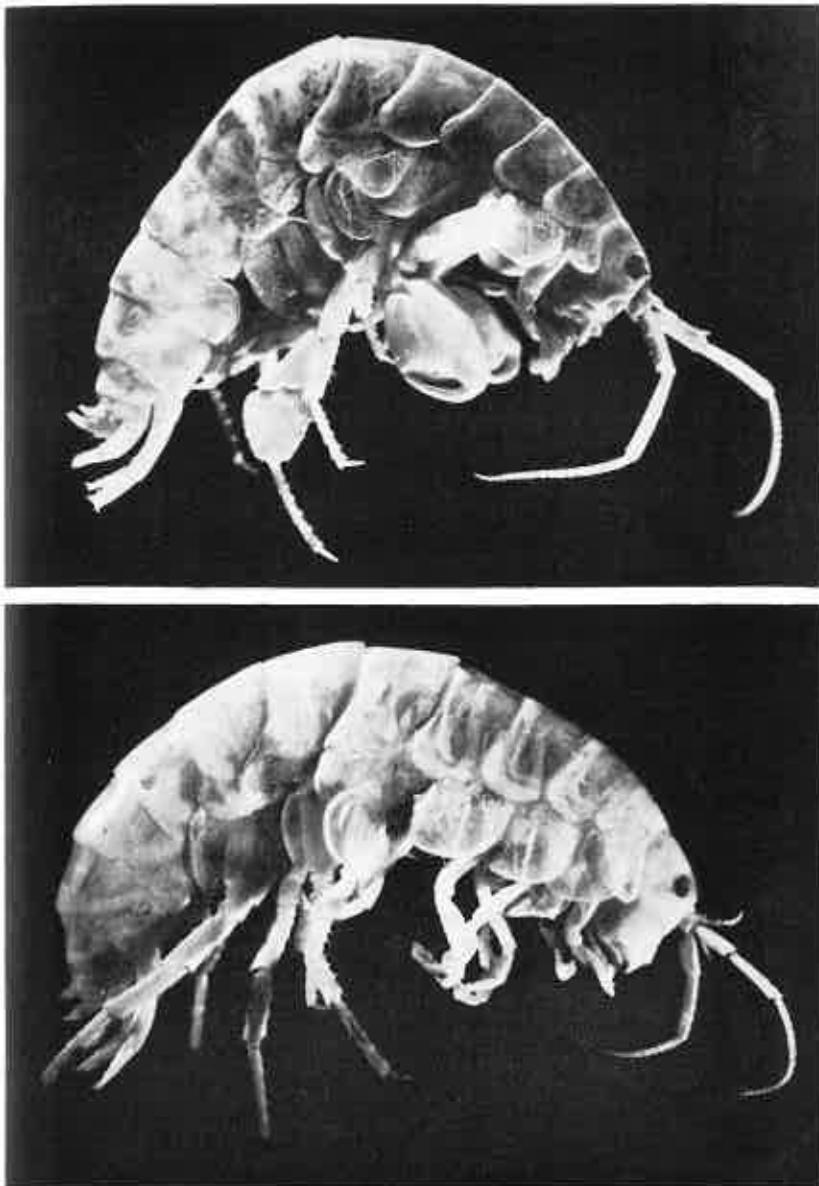


FIG. 10. — *Orchestia gammarella* adultes : mâle (en haut) et femelle (en bas)
(Cliché I.B.M. Arcachon).

TRAVAUX CITÉS

- AMANIEU (M.), 1965 a. — Variations au cours d'un cycle annuel de la taille des individus d'une population arcachonnaise de *Porcellio scaber scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C.R. Acad. Sci., Paris*, **260**, 21, pp. 5634-5637.
- AMANIEU (M.), 1965 b. — Cycle reproducteur annuel à Arcachon d'une population maritime de *Porcellio scaber scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C.R. Acad. Sci., Paris*, **260**, 22, pp. 5907-5910.
- AMANIEU (M.), 1967 a. — Cycle reproducteur annuel à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Amphipode Talitridae. *C.R. Acad. Sci., Paris*, (D) **264**, 9, pp. 1193-1196.
- AMANIEU (M.), 1967 b. — Variations au cours de deux cycles annuels du nombre d'articles du flagellum antennaire des femelles reproductrices d'une population arcachonnaise d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Amphipode Talitridae. *C.R. Acad. Sci., Paris*, (D) **264**, 11, pp. 1510-1513.
- CHARNIAUX-COTTON (H.), 1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. *Ann. Sci. nat. (b)*, (11) **19**, pp. 411-560.
- CHARNIAUX-LEGRAND (H.), 1951. — Contribution à la faune des Amphipodes de Banyuls. Observations sur la ponte en hiver. *Vie et Milieu*, **2**, 3, pp. 371-380.
- DAHL (E.), 1946. — The Amphipoda of the Sound. Part I. Terrestrial Amphipoda. *Lund Univ. Arsskr.*, (N.F., 2) **42**, 6, 53 p.
- DORSMAN (B.A.), 1935. — Notes on the life history of *Orchestia bottae* M. Edw. *Diss. inaug. Leyden*.
- WILLIAMSON (D.I.), 1951. — On the mating and breeding of some semi-terrestrial amphipods. *Rep. Dove mar. Lab.*, (3) **12**, pp. 49-62.

RÉSUMÉ

L'auteur étudie le déroulement de l'activité reproductrice dans la région d'Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarella*. Deux fois par mois durant la belle saison sont récoltés des échantillons d'une même population géographiquement stable. Chaque échantillon est analysé à un double point de vue afin d'apprécier l'évolution, d'une part de l'âge de la population (histogrammes) au cours des saisons, d'autre part du taux d'activité reproductrice (courbes).

Le critère d'âge retenu est le nombre d'articles du flagellum antennaire qui augmente de 1 à chaque mue; les animaux considérés comme adultes portent au moins 14 articles. Le taux d'activité reproductrice est défini comme étant le rapport du nombre de femelles gestantes au nombre total de femelles adultes.

Le déroulement du cycle montre qu'au cours de la belle saison le taux d'activité passe par trois ou quatre maximums; en comparant ce cycle à l'évolution de l'âge de la population, l'auteur précise la séquence réelle des portées successives; il montre notamment, que de juillet à septembre le même lot de femelles a 2 ou 3 portées séparées par une mue. La comparaison des deux années fait ressortir l'influence des facteurs climatiques et de la constitution initiale des lots sur le déroulement du cycle; ainsi, durant l'été 1964 qui fut chaud, un même lot de femelles conduisit à terme 3 portées, alors que durant l'été 1965, plus froid, un lot équivalent ne conduisit à terme que 2 portées; en revanche, la rapidité avec laquelle débute le cycle au printemps semble plus en relation avec l'âge physiologique de la population en place qu'avec la précocité de la belle saison.

SUMMARY

The life-cycle and reproduction rate of *Orchestia gammarella* are studied by the author among a population occurring in the vicinity of Arcachon. Samples from a geographically stable population were collected twice a month during the warm season. Every sample was studied in view of stating the evolution of the population on a double prospect; on the one hand to follow the evolution of the population age according to seasons (results given in histogramms), and on the other hand to show the evolution of the rate of reproductive activity (curves).

The most valuable age-indicator to be found is the number of articles exhibited by the antennal flagellum, it is known to gain an additional article after every moulting. The adult animals exhibit at least fourteen articles. The rate of reproductive activity is set up as the ratio of the number of gravid females to the total number of adult females.

The study of a complete reproductive cycle demonstrates that during the warm season the rate of activity exhibits three or four peaks:

a comparison of this cycle with the evolution of the population age enables the author to give an account of the exact sequence of the successive broods; he emphasizes on the fact that from July to September the same group of females can produce two or three broods, with moulting taking place between each brood. The comparison of the observations gathered over two different years shows that both the physiological age of the population and the climatic conditions are controlling the duration of the reproductive cycle. For instance during the warm 1964 summer, three broods were produced by the same group of females, whereas during the colder 1965 summer the number of broods was reduced to two in a similar group of females. On the other hand during the spring-time it was demonstrated that an early appearance of the reproductive activity and its acceleration are more closely related to the physiological age of the population than to the forwardness of the season.

Цикл размножения населения *Orchestia gammarella* (Pallas) в Аркашоне

М. АМАНЬЕ

Резюме

Автор изучает развитие активности размножения в районе Аркашона (Жиронда - Франция), населения *Orchestia gammarella*. Два раза в месяц в летний сезон и раз в месяц зимой, собирают образцы одного и того же населения географически постоянного. Каждый образец анализирован сдвойной точки зрения для того чтобы определить во первых развитие возраста населения (гистограммы) в течении разных времен года, во вторых степень активности размножения (кривые).

Критерием возраста взято число суставов бичия (flagellum) щупальца, который увеличивается на один сустав при каждой линьке; считаются взрослыми животные у которых по крайней мере 14 суставов. Степень активности размножения определена соотношением числа самок оплодотворенных к общему числу взрослых самок.

Развитие цикла показывает что в летний сезон процент активности размножения проходит через 3-4 максимума. Сравнивая этот цикл с развитием возраста населения, автор уточняет много-кратность и последовательность помета; он подчеркивает, что сиюля до сентября у той же группы самок бывает 2-3 помета разделенных линькой. Сравнение двух годов показывает влияние климатических факторов и начальной структуры этих групп, на развитие этого цикла; таким образом летом 1964 г. которое было жарким, одна и та же группа вынесла 3 помета, тогда как в течении лета 1965 г. более холодного, равноценная группа вынесла только два помета. Зато стремительность с которой цикл начинается весной как будто зависит от физиологического возраста местного населения, чем от более или менее раннего наступления теплого сезона.