

DONNEES EXPERIMENTALES PRELIMINAIRES SUR L'ETUDE DE L'ACTIVITE PHOTOTAXIQUE DU COPEPODE *Acartia tonsa* DANA 1849

Gilbert PATRITI

Centre d'Océanologie de Marseille, UA 41 Faculté des Sciences de Luminy 13288 Marseille Cedex 9, France

ABSTRACT: Two complementary experiments were conceived in order to study the relationship between the swimming activity of *Acartia tonsa* (copepoda) and light intensity. In the first experiment the swimming activity was measured by actotaxigraphy in a vertical tank. In the second experiment, it was studied by visual observation in an horizontal tank. These two experiments led us draw a graph showing swimming activity versus light intensity. This graph shows a daily cycle in which swimming occurs at dawn and during the night. This activity could be the fact of males only. No proof of a nycthemeral migration was found.

RESUME: L'étude expérimentale de l'activité natatoire du Copépode *Acartia tonsa* en fonction du flux lumineux a été entreprise à l'aide de deux méthodes complémentaires. L'actotaxigraphie par groupe d'individus nous a permis de tester le comportement natatoire en cuve verticale. La deuxième technique était plus particulièrement destinée à tester le comportement en cuve horizontale. Nous avons ainsi pu établir une courbe de réponse du comportement d'*A. tonsa* à différentes valeurs de l'intensité lumineuse et mettre en évidence un cycle journalier d'activité natatoire en période crépusculaire et nocturne (peut être à imputer aux mâles de l'espèce). Par contre il n'a pu être décelé de migration nycthemérale nette.

Introduction

L'étude de l'activité phototaxique du Copépode *Acartia tonsa* a depuis longtemps été entreprise par les auteurs américains Esterly (1917 a et b), Shallek (1942) et Conover (1956). Les mouvements migratoires contrôlés en laboratoire ont été décrits par Shallek (1942). La migration verticale vers la surface débute rapidement après le coucher du soleil puis se ralentit. Le mouvement inverse s'amorce lentement vers minuit puis s'accentue à l'aube. Durant le jour, les copépodes se cantonnent à un niveau

relativement constant. Un comportement analogue est décrit *in situ* par Esterly (1928) à La Jolla.

L'influence d'un rythme interne suggérée par Esterly (1917 b) n'a pas été confirmée depuis, ni par Shallek (1942) ni par Conover (1956). Esterly (1917 a) et Conover (1956) notent l'influence de la température sur la migration verticale de cette espèce dont le mouvement ascendant est fortement ralenti pour des températures de l'ordre de 4°C.

Des méthodes expérimentales récentes utilisées au Laboratoire d'Océanologie de Marseille (UA 41) :

Macquart-Moulin, 1972, 1979 ; Bourdillon *et al.*, 1980 ; Bourdillon et Castelbon, 1983 ; Castelbon *et al.*, 1983 devraient nous permettre une approche plus fine de l'activité natatoire et du comportement phototaxique d'*Acartia tonsa*.

Techniques et Dispositifs expérimentaux

Dans un premier temps et dans une expérience préliminaire, l'activité natatoire de cette espèce a été testée en cuve actotaxigraphique. L'appareillage utilisé comprend une cuve de 30 l, verticale, transparente et isolée dans une enceinte étanche où température et lumière (arrivée par le haut) peuvent être régulées. Les animaux mis en expérience sont détectés par huit barrages optoélectroniques à faisceaux infra-rouge connectés par un multiplexeur analogique à un étage de traitement du signal. L'activité des animaux est ainsi enregistrée et leur répartition spatio-temporelle est donnée sur un diagramme isoligne par l'intermédiaire d'un micro-ordinateur (Castelbon *et al.*, 1983).

La deuxième technique utilisée est destinée à tester le comportement phototaxique d'*A. tonsa* en cuve horizontale. Les cuves d'expérimentation sont fabriquées en plexiglas transparent aux dimensions de 210 × 40 × 40 mm. Elles sont divisées en trois parties qui peuvent être isolées par des parois verticales réalisant ainsi un piège qui en fin d'expérience permettra de compter et de recenser les individus testés (Fig. 1). Ces cuves d'expérimentation sont analogues à celles utilisées par Forward (1980). La source de rayonnement comprend essentiellement un projecteur de lumière blanche produisant un faisceau lumineux à rayons parallèles. La source lumineuse est réalisée grâce

à une lampe halogène de 250 W - 24 V placée au foyer de la lentille. La chaleur produite est évacuée à l'aide d'un dispositif de ventilation à air comprimé permanent. Les radiations infrarouges (à partir de 700 nm) sont éliminées par l'intermédiaire d'un filtre antithermique Athervex Ta (MTO). L'atténuation de l'éclairage est obtenue par interposition de filtres neutres en verre (Jaener Glass) de coefficients de transmission connus et progressifs 0,5 ; 0,10 ; 0,01 ; 0,001 ; 0,0001 et 0,00001. Ce qui donne pour une valeur initiale de $1000 \mu\text{W.cm}^{-2}$, respectivement : $500 \mu\text{W.cm}^{-2}$, 100, 10, 1, 10^{-1} et 10^{-2} . La combinaison des différents filtres nous a ainsi permis de tester les animaux avec des irradiances comprises entre 1000 et $10^{-9} \mu\text{W.cm}^{-2}$. Pour cette deuxième technique, avant expérimentation, les animaux répartis en lots d'une vingtaine d'individus par pilulier sont tenus durant au moins 6 heures à l'obscurité. Chaque lot d'individus est placé au centre de la cuve d'expérimentation, partiellement remplie d'eau qui est mise face au projecteur et exposée au rayonnement durant un laps de temps déterminé à la fin duquel les parois de la cuve seront abaissées. La cuve d'expérimentation est ensuite passée sous la loupe binoculaire et, dans chaque case isolée, les animaux sont déterminés et comptés.

La caractérisation des déplacements phototaxiques a été faite à l'aide d'un indice relatif de photopositivité. Les trois parties de la cuve d'expérimentation sont affectées d'un coefficient en fonction de leur position relative par rapport à la source lumineuse : 1 pour la partie la plus éloignée de la source, 2 pour la partie médiane et 3 pour la zone la plus proche de la source. A la fin de l'expérimentation, le nombre d'individus trouvé dans chaque zone est

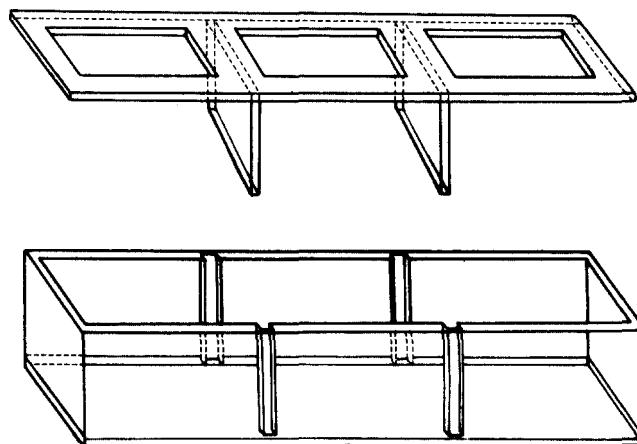


Figure. 1. Cuve d'expérimentation pour phototaxie horizontale.

multiplié par le coefficient correspondant (1, 2 ou 3), puis les résultats de chaque zone sont sommés, ce qui nous donne un indice absolu qui divisé par le nombre d'animaux étudiés donne l'indice relatif. Cet indice compris entre les valeurs 1 et 3 détermine la photopositivité des animaux étudiés. Proche de 1, il sera le reflet de nombreuses réactions négatives alors que proche de 3, il indiquera une forte proportion de réactions positives. La neutralité sera marquée par un indice proche de 2 ; dans ce cas d'autres hypothèses pourront être envisagées : photo-inhibition, absence de réactions orientées ou polyphasie*. Pour une cuve à 5 compartiments, les trois compartiments du milieu sont comptabilisés dans la zone neutre.

Résultats

Comportement natatoire en lumière verticale:

L'expérience en actotaxigraphie destinée à étudier le comportement et l'activité natatoire d'*A. tonsa* concernait un échantillon de population (prélevé en surface dans l'Etang

de Berre) d'un effectif approximatif de 5000 individus comportant 88% de femelles, 5% de mâles et 7% de formes juvéniles. Durant l'expérience d'une durée de 50 heures, la température a oscillé entre 17 et 19°C et la salinité était de 9‰. Avec une alternance lumineuse de 12 h (LD 12-12, en phase), il a été mis en évidence un cycle comportant une activité plus importante mais relativement faible en période crépusculaire et nocturne. Par contre, il n'a pas été constaté de migration verticale nette. Sur le diagramme isoligne de la répartition spatiotemporelle d'*A. tonsa* (Fig. 2) soumis à des conditions d'éclairement LD 12-12, on distingue nettement l'accroissement d'activité entre 18 et 0 heure, notamment au niveau du fond de la cuve. Compte tenu de ce que nous savons de la répartition bathymétrique des sexes d'*A. tonsa* (Patriiti, 1989) et du sex ratio de l'échantillon de population mis en expérience, il paraît probable sur le diagramme que l'activité des femelles soit cantonnée à la partie supérieure de la cuve avec un cycle non visible. L'activité des mâles est vraisemblablement localisée au fond de la cuve avec un

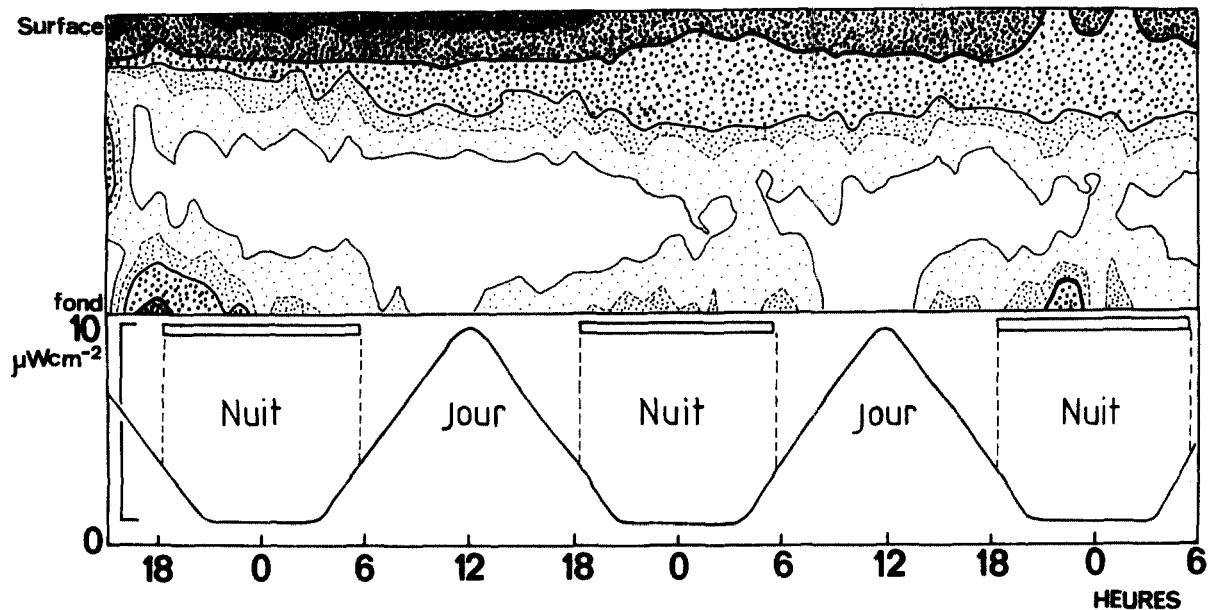


Figure. 2. Diagramme isoligne de répartition spatio-temporelle d'*A. tonsa* sous lequel sont figurés les conditions d'éclairage artificiel (LD 12-12) en phase avec l'éclairage naturel.

* (Si l'on ajoute -2 à ce coefficient, les valeurs oscilleront entre -1 et +1: -1 pour les réactions photonégatives, 0 pour la neutralité et +1 pour les réactions photo-positives).

rythme d'activité nycthéméral bien défini. Cette activité augmente en période crépusculaire vers les 18 heures et jusqu'à 0 heure. Par contre, on constate que entre 9 et 13 heures, au niveau du fond, l'activité des individus est pratiquement nulle. D'autres manipulations concernant le comportement locomoteur d'*A. tonsa* ont été entreprises depuis dans des conditions d'éclairement différentes.

Comportement phototaxique en lumière horizontale:

La deuxième série d'observations concerne le comportement phototaxique d'animaux adaptés à l'obscurité. Les premiers résultats expérimentaux (Fig. 3) nous ont permis de définir les réactions phototaxiques des femelles, des mâles et des formes juvéniles.

Les femelles d'*A. tonsa* présentent une phototaxie neutre pour une irradiance supérieure à $10^2 \mu\text{W.cm}^{-2}$, puis une phototaxie positive vers $10 \mu\text{W.cm}^{-2}$, qui demeure jusqu'au seuil de $10^{-2} \mu\text{W.cm}^{-2}$. En dessous de ces valeurs d'irradiance, leurs réactions phototaxiques tendent vers la neutralité.

Les mâles présentent d'une façon générale les mêmes

réactions que les femelles tout en étant légèrement plus photopositifs. Les formes juvéniles ont un comportement qui paraît plus aléatoire.

La courbe établie Fig. 3 a été d'après les expériences du 27.9.85 au 9.10.85. Elle donne une moyenne qui peut servir d'hypothèse de travail. D'autres expériences montrent que les réactions phototaxiques des individus d'*A. tonsa* ne constituent pas un comportement strict et toujours identique à lui-même. De nombreuses variations individuelles sont constatées - à $1 \mu\text{W.cm}^{-2}$, les expérimentations du 16.07.86 donnent pour les femelles une moyenne de 2,699 avec $\sigma = 0,176$ et un coefficient de variation de 6,5%. Pour les mâles la moyenne est de 2,646 avec $\sigma = 0,338$ et un coefficient de variation de 12,8%. Pour les jeunes, la moyenne est de 2,48 avec $\sigma = 0,1859$ et un coefficient de variation de 7,49%

La plupart des expériences qui nous ont permis d'établir la courbe de phototaxie ont été déterminées avec des expositions de 10 mn. Cependant nous avons pu constater que à $1 \mu\text{W.cm}^{-2}$ des temps d'exposition de 5 et 1 mn étaient suffisants pour permettre aux individus testés d'atteindre les extrémités de la cuve d'expérimentation.

D'autre part, on peut remarquer que sur l'ensemble des mesures, peu de réactions sont franchement photonegatives. Si entre 10 et 10^{-4} , on peut situer l'optimum de photopositivité, en deçà et au delà de ces valeurs, les réactions sont encore soit neutres soit légèrement photopositives. En cela *A. tonsa*, espèce haloplanctonique se distingue nettement de certaines espèces benthoplanctoniques dont le seuil de sensibilité est situé beaucoup plus bas et qui, en deçà de ce seuil sont fortement photonegatives et neutres seulement au delà. Cette différence est nettement perceptible avec les espèces vivant en contact avec le sédiment (fouisseuses, endogées, ...) et qui ne sont pélagiques qu'en période de nyctyphase comme les amphipodes *Urothoe elegans*, espèce fouisseuse des substrats meubles, *Dexamine spinosa*, vivant dans les frondaisons des herbiers de posidonies, les isopodes *Eurydice truncata* et *E. inermis*, espèces fouisseuses, les mysidacés *Siriella jaltensis* vivant durant la journée dans les grottes ou sous les roches, et *Hemimysis speluncola*, espèce cavernicole.

Toutes ces espèces présentent une forte photonegativité aux éclairages supérieurs à $2 \mu\text{W.cm}^{-2}$ (Macquart-Moulin, 1972, 1975).

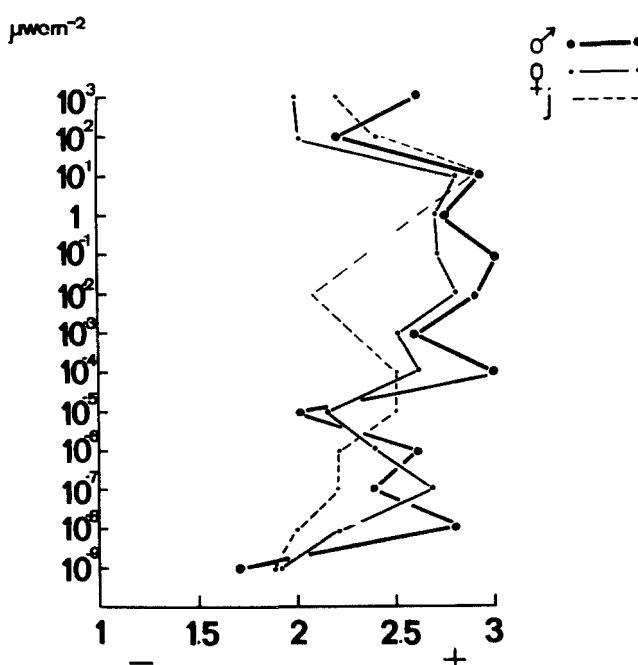


Figure. 3. Modification de la phototaxie en fonction de l'intensité lumineuse chez les mâles, les femelles et les jeunes d'*A. tonsa*.

Conclusions et Discussion

Ces deux séries de mesures nous ont permis de cerner le comportement phototaxique d'*A. tonsa* par deux stratégies d'étude différentes. La première nous donne un aperçu global du comportement des populations dans des conditions se rapprochant des conditions naturelles encore que de nombreuses interférences artificielles restent à éliminer. La seconde nous permet de préciser les valeurs absolues d'irradiance auxquelles réagissent les différentes classes de la population de cette espèce.

La courbe spatio-temporelle de distribution enregistrée en actotaxigraphie peut être mise en parallèle avec celle relevée *in situ* (Patriti, 1989). Si de nombreux points restent à éclaircir, d'autres sont bien établis et communs aux deux diagrammes.

Le point commun le plus évident entre la courbe spatio-temporelle enregistrée en actotaxigraphie et la distribution nycthémérale *in situ* est la réaction comportementale d'*A. tonsa* au crépuscule.

Selon de nombreux auteurs (Cushing, 1951), la migration ascendante du crépuscule commence en fait bien avant le moment où elle est constatée en surface et les animaux réagissent *in situ* pour des irradiances de surface supérieures à celles qui caractérisent le crépuscule. Dans les expériences en cuves horizontales, une phototaxie positive peut-être déjà décelée à 10^2 ou $10^3 \mu\text{W.cm}^{-2}$: elle est bien établie à 10 et $1 \mu\text{W.cm}^{-2}$ au même titre que dans des cuves actotaxigraphiques (Fig. 2 et 3).

La phototaxie positive à ces valeurs d'irradiance déterminerait donc le début de la migration ascendante des individus localisés en profondeur.

Aux intensités d'irradiance pour lesquelles d'*A. tonsa* est neutre doivent correspondre des périodes de diffusion des organismes au sein de la masse d'eau. Ces intensités de neutralité correspondent aux valeurs situées au delà de 10^2 et en deçà de 10^{-2} . C'est à dire au plein jour et à la pleine nuit. C'est effectivement ce qui semble se passer *in situ* puisque nous avons relevé des périodes de diffusion où la densité des populations est homogène dans les couches d'eau exploitées pour des irradiances de 10^4 et 10^{-3} correspondant au maximum d'irradiance et à la nuit (Patriti, 1989).

D'autre part, les réactions aux différentes intensités de l'irradiance mesurées en cuves horizontales définissent des seuils phototaxiques qui peuvent expliquer certaines

migrations *in situ* vers la surface, notamment celle du crépuscule. Pour de nombreuses autres espèces (Cushing, 1951), on peut constater une seconde migration en relation avec l'augmentation du flux lumineux de l'aube (Dawnrise des auteurs anglo-saxons), et à partir d'un seuil analogue à celui du crépuscule. Cette migration a été mise en évidence chez certains copépodes marins (Esterly, 1912) ou chez un cladocère lacustre (Southern et Gardiner, 1932). Cependant ce n'est que récemment que des mesures de flux lumineux ont permis de constater que certaines de ces migrations n'avaient pas de relation avec une variation ou un seuil lumineux car elles se produisaient durant la nuit avant toute augmentation de l'irradiance.

En fait, le problème semble beaucoup plus complexe que cela. Le comportement migratoire des espèces haloplanctoniques étant loin d'être aussi net que celui de certaines formes benthoplanctoniques dont le comportement est très bien établi : Macquart-Moulin *et al.*, 1987. Il semblerait, (Patriti, 1989) que *A. tonsa* présente dans le milieu saumâtre de l'Etang de Berre, après une migration au crépuscule en relation avec l'atteinte d'un seuil lumineux, une deuxième migration dont la détermination ne serait pas due à l'irradiance puisque se produisant durant la phase nocturne avant la croissance de l'intensité lumineuse de l'aube. Il semble qu'il faille alors pour expliquer cette deuxième remontée chercher un autre facteur déterminant : peut-être un facteur d'origine endogène ou bien une deuxième réaction photopositive qui interviendrait après une adaptation prolongée à un niveau lumineux très bas comme celui que l'on constate en période nocturne dans le milieu naturel soit : 10^{-3} à $10^{-4} \mu\text{W.cm}^{-2}$. Compte tenu des expériences précédentes en cuve horizontale, nous savons qu'à de tels éclairements le comportement natatoire d'*A. tonsa* est encore photopositive (Fig. 3) : la deuxième hypothèse n'est donc pas dénuée d'intérêt. Aux éclairements très faibles en surface, on peut se demander si l'intensité lumineuse qui atteint les niveaux plus profonds est suffisante pour déclencher une réaction photopositive chez *A. tonsa*. Dans l'Etang de Berre, milieu extrêmement turbide (Patriti, 1989) où le coefficient d'extinction établi d'après la disparition du disque de Secchi selon Poole et Atkins, 1929 peut-être estimé proche de $K = 1,5$, on peut calculer d'après la formule de Rouch, 1946, l'intensité lumineuse qui atteint une profondeur donnée $I = I_0 (a)^z$ où I_0 = l'intensité lumineuse recherchée à la profondeur Z , I_0 = l'intensité lumineuse de surface et a le coefficient de

transparence égal à $2,718^{-k}$.

Pour une irradiance de $10^{-3} \mu\text{W.cm}^{-2}$ en surface, nous avons $6^{-7} \mu\text{W.cm}^{-2}$ à -5 m . D'après la courbe de réponse établie en phototaxie horizontale (Fig. 3), il semblerait que ces faibles éclairements puissent être suffisants pour déclencher une certaine réaction photopositive chez *A. tonsa*.

D'autres expériences doivent être mises en route, autant *in situ* qu'*in vitro*, afin de préciser les rythmes d'activité et les migrations notamment en ce qui concerne les différentes parties de la population d'*A. tonsa* : les mâles semblant en effet migrer plus facilement que les femelles. D'autre part, en cuves actotaxigraphiques, il semblerait malgré l'alternance DL, que les rythmes d'activité et les migrations ne soient pas toujours mis en évidence. Dans des cas précis, le contexte expérimental et l'"histoire" des sujets mis en expérience mériteraient un approfondissement détaillé. Par contre *A. tonsa* semblerait très sensible aux variations de température et une activité locomotrice pourrait être induite par des variations de températures seules.

Références

- Bourdillon A., C. Macquart-Moulin et C. Reynaud, 1977. Dispositifs pour l'étude en laboratoire des réactions des animaux planctoniques aux éclairements faibles ou nuls. *Tethys*, 4 : 405-412.
- Bourdillon A., C. Castelbon et C. Macquart-Moulin, 1980. Ecophysiologie comparée des mysidacés *Hemimysis speluncola* Ledoyer (Cavernicole) et *Leptomysis linguvra* G.O.Sars (non cavernicole). L'orientation à la lumière : tests de longue durée. Etude expérimentale des mouvements nycthéméraux. *J. exp. mar. biol. ecol.*, 43 : 61-86.
- Bourdillon, A et C. Castelbon, 1983. Influence des variations de température sur la géotaxie de deux espèces de mysidacés. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 71 : 105-117.
- Castelbon C., A. Bourdillon, R. Marquet, 1986. Un actotaxigraphe à balayage pour petits animaux aquatiques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 71 : 91-103.
- Conover R.J., 1956. Oceanography of long Island Sound, 1952-1954. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 15 : 156-233.
- Cushing D.H., 1951. The vertical migration crustacea. *Biol. Rev.*, 26 : 158-192.
- Esterly C.O., 1917a. Specificity in behaviour and the relation between habits in nature and reactions in the laboratory. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 16 : 381-392.
- Esterly C.O., 1917b. The occurrence of a rhythm in the geotropism of two species of plankton copepods when certain recurring external conditions are absent. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 16 : 393-400.
- Esterly C.O., 1919. Reactions of various plankton animals with reference to their diurnal migrations. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 19 : 1-83.
- Esterly C.O., 1928. Periodic occurrence of copepoda at La Jolla. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 1 : 247-345.
- Forward R.B. Jr., 1980. Phototaxis of a Sand Beach Amphipod : Physiology and Tidal Rythms. *J. comp. Physiol.*, 135 : 243-250.
- KIM K.-T., 1981. Le phytoplancton de l'étang de Berre : composition spécifique, biomasse et production ; relation avec les facteurs hydrologiques, les cours d'eau afférents et le milieu marin voisin (Méditerranée nord-occidentale). *Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II*, 474 pp.
- KIM K.-T., 1983. Production primaire pélagique de l'Etang de Berre en 1977 et 1978. Comparaison avec le milieu marin (Méditerranée nord-occidentale). *Mar. Biol.*, 73 : 325-343.
- Macquart-Moulin Cl., 1972. Modification des réactions photocinétiques des Péracarides de l'hyponeuston nocturne en fonction de l'importance de l'éclairement. *Tethys*, 3 : 897-920.
- Macquart-Moulin C., 1975. Les Péracarides benthiques dans le plancton nocturne. Amphipodes, Cumacés, Isopodes, Mysidacés. Analyse des comportements migratoires dans le golfe de Marseille. Recherches expérimentales sur l'origine des migrations et le contrôle de la distribution des espèces. *Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II*, 376 pp.
- Macquart-Moulin Cl., 1979. Ecophysiologie comparée des Mysidacés *Hemimysis speluncola* Ledoyer (Cavernicole). *Leptomysis linguvra* G.O.Sars (non cavernicole). L'orientation à la lumière : tests ponctuels. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 38 : 287-299.
- Macquart-Moulin Cl., A. Bourdillon, F. Cubizolles, F. Passelague et R. Rasoanarivo, 1987. Un cas type de migration verticale "retard" chez l'amphipode *Ampelisca typica*. *J. of Pl. Res.*, 9 : 785-809.
- Patriti G., 1989. Etude en milieu naturel du comportement migratoire nycthéméral du copépode *Acartia tonsa* Dana 1849. *Mar. Nat.*, 2, (1) : 19-29.

Poole H.H. et Atkins W.R.G., 1929. Photoelectric measurements of submarine illumination throughout the years. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 16 : 297-324.

Rouch J., 1946. *Traité d'Océanographie physique. Tome 2: l'eau de mer*. Payot, Paris : 1-349.

Shallek W., 1942. *The vertical migration of the copepod*

Acartia tonsa under controlled illumination. *Biol. Bull. Woods Hole*, 82: 112-126.

Southern R. et Gardiner A.C., 1932. The diurnal migrations of the crustacea of the plankton in Lough Derg. *Proc. Roy Irish Acad.*, 40 : 121-159.

This article was presented by professor K.-T. Kim. It was accepted for printing on 30 October 1988.