

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA DUREE DU DEVELOPPEMENT D'*Euterpina acutifrons* (COPEPODA: HARPACTICOIDA) ELEVE AU LABORATOIRE

Maria Delia Viñas

CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) INIDEP, CC. 175, 7600 Mar del Plata, Argentina

ABSTRACT: Development of the harpacticoid copepod *Euterpina acutifrons* at four temperatures (12, 15, 18 and 21 °C) was studied in the laboratory using cultured individuals originating from the Gulf of Marseille (France). The animals were fed on a monospecific culture of *Phaeodactylum tricornutum* throughout the whole life cycle. Development duration is negatively correlated with temperature and can be described by Bělehrádek's equation (1935). The influence of temperature on duration of the various stages (embryonic, larval and post-larval) is not constant. A more rapid development of small males was noted at all temperatures.

RESUME: La durée du développement du copépode harpacticoïde *Euterpina acutifrons* à quatre températures (12, 15, 18 et 21 °C) a été étudiée à partir d'exemplaires du golfe de Marseille (France) élevés au laboratoire. Une culture monospécifique de *Phaeodactylum tricornutum* a été utilisée comme nourriture pendant tout le cycle de vie. La durée du développement de l'espèce présente une corrélation négative avec la température et peut être exprimée par l'équation de Bělehrádek (1935). L'influence de la température sur la durée des différents stades (embryonnaire, larvaire et postlarvaire) n'est pas constante. Le développement des petits mâles est le plus rapide à toutes les températures.

Introduction

Le rôle de la température sur l'activation du métabolisme et du développement des animaux poikilothermes est un fait bien connu à l'issue de nombreux travaux réalisés en laboratoire et dans le milieu naturel. Chez les copépodes en particulier, Mc Laren *et al.* (1968), Harris et Paffenhöfer (1976) et Paffenhöfer et Harris (1976), ont démontré que les effets de la concentration de nourriture et de la salinité sur la durée du cycle vital étaient secondaires par rapport à celui de la température.

La connaissance des temps de développement des copépodes au laboratoire, et de leurs possibles variations est essentielle pour pouvoir interpréter les fluctuations temporelles de leur production biologique observées dans le milieu naturel (Mc Laren *et al.*, 1989). La plupart des travaux réalisés sur ce groupe ont été orientés vers les Calanoides et Cyclopoides, avec une prédominance des espèces d'eau douce. Les harpacticoïdes ont été comparativement moins

étudiés et les recherches réalisées sur la durée de leur développement n'apportent pas toujours d'informations suffisantes sur l'influence de la température. Dans ce domaine, on peut citer, entre autres travaux, ceux de Parise et Lazzaretto (1966), Gaudy et Guérin (1977 et 1979), Gaudy *et al.* (1982) sur *Tisbe holothuriae* et ceux de Heip et Smol (1976) sur *Tachidius discipes*, *Nitocra typica* et *Paronychocamptus nanus*.

Le cycle vital de l'harpacticoïde pélagique *Euterpina acutifrons* a été étudié par Haq (1972), à Anglesey, à plusieurs températures. D'autres chercheurs ont élevé cette espèce dans des conditions de température et de nourriture assez variées (Bernard, 1963; Neunes et Pongolini, 1965; Fanta, 1972; Goswami, 1976; Zurlini *et al.*, 1978; D'Apolito et Stancyk, 1979; Yassen, 1979).

Parmi les auteurs ayant étudié le développement de l'espèce en Méditerranée, Bernard (1963) a utilisé plusieurs températures mais avec un taux de mortalité très élevé dans ses élevages tandis que Yassen (1979) n'a travaillé qu'à une température unique. Notre but,

dans ce travail, est de compléter pour la Méditerranée, l'information disponible sur *Euterpina acutifrons*, en étudiant, sous conditions d'élevage contrôlées et avec une nourriture en excès, l'influence de la température sur la durée de son cycle vital. Etant donné que, chez les copépodes, cet effet peut varier selon la phase de développement concernée (Vidal, 1980; Thompson, 1982), les étapes embryonnaire, larvaire et post-larvaire seront étudiées séparément.

Les résultats de ce travail font partie d'une recherche plus vaste ayant par but l'étude de la dynamique des populations de l'espèce et l'estimation de sa production secondaire dans le golfe de Marseille (Viñas, 1985).

Materiel et Méthodes

Conditions d'élevage:

Les animaux utilisés ont été récoltés dans le golfe de Marseille et transportés au laboratoire dans une glacière contenant environ 15 litres d'eau de mer. Des femelles ovigères en bon état ont été triées et placées dans des coupelles contenant 40 cm³ de milieu de culture, la concentration d'organismes étant toujours inférieure à 40 individus par coupelle. Le milieu d'élevage consistait en eau de mer fraîche, prélevée à l'endroit même de la pêche, tous les 10-15 jours et filtrée sur 0,45µm pour améliorer la qualité des cultures (Corkett, 1967; Yassen, 1979).

Une culture unispécifique de *Phaeodactylum tricornutum* maintenue dans sa phase de multiplication exponentielle, avec une concentration de 20.10⁴ cellules par cm³ a été utilisée comme nourriture pour toute la période du développement. Ce choix a été fait en tenant compte des expériences d'autres auteurs (Bernard, 1963; Haq, 1965 et 1972; Neunes et Pongolini, 1965; Nassogne, 1970; Fanta, 1972; Zurlini et al., 1978; Yassen, 1979). L'âge des algues n'a jamais dépassé 7 jours, limite au delà de laquelle leur utilisation comme nourriture est médiocre (Gaudy, 1968).

Les quatre températures qui ont été utilisées (12, 15, 18 et 21°C) correspondent à l'amplitude thermique annuelle dans le golfe de Marseille où des températures plus élevées que 21°C ne sont observées que quelques semaines en été (Travers et Travers, 1972).

Après leur tri, les femelles, maintenues à la température du milieu naturel, étaient soumises à de nouvelles conditions d'éclairement et de nutrition, pendant deux jours. Dans une première étape, une expérience à 12°C a été réalisée, la température étant, alors, al même que celle du milieu naturel. Pour les

autres expériences, les femelles ont été pêchées quand la température de l'eau était de 18°C. Après la période d'adaptation initiale, celles destinées aux séries de 15 et 21°C ont été acclimatées graduellement au changement thermique pendant quatre jours environ. Quelques essais d'élevage à des températures inférieures (5 et 8°C) ont également été tentés dans les conditions décrites précédemment. La photopériode des enceintes d'élevage correspondait à un cycle de 12 heures.

Déroulement des expériences

Après la période d'acclimatation, pour chaque température, 10 femelles ovigères en bon état sont sé parées puis placées individuellement dans des boîtes de Petri contenant 15 cm³ de milieu de culture. A l'éclosion, les nauplii sont comptés et transférés dans des boîtes du même type, avec le milieu de culture. La même procédure est employée avec tous les sacs ovigères produits successivement. Tous les deux ou quatre jours, tous les animaux sont transférés dans des coupelles propres contenant une culture fraîche d'algues.

La durée de chaque phase de développement est déterminée avec une fréquence d'observation d'un jour pour la période embryonnaire et de deux jours pour les périodes ultérieures. Les étapes de développement considérées comprennent:

- la période embryonnaire (depuis l'apparition du sac ovigère jusqu'à l'éclosion des oeufs).
- la période larvaire ou nauplienne (durée totale des six stades naupliens).
- la période postlarvaire (durée totale des cinq stades copépodites).

Le temps minimum de génération (temps écoulé entre la ponte d'un oeuf et l'apparition du premier sac ovigère sur la femelle issue de cet oeuf) a été calculé en ajoutant à la durée moyenne du développement des femelles (observée au laboratoire) la durée de maturation. Pour cette dernière, faute de données directes d'observation, nous avons utilisé l'équation proposé par Haq (1972): $\log \text{ temps de maturation} = 3.17 - 2.22 \times \log \text{ température}$ (avec $r = -0.987$)

Traitement statistique

L'influence de la température sur la durée des différentes phases du développement est mise en évidence par un test global de comparaison des moyennes (Sokal et Rohlf, 1981).

Le modèle de Bělehrádek (1935), utilisé traditionnellement par plusieurs auteurs pour exprimer la rela-

Tableau 1. *Euterpina acutifrons*. Durée des phases embryonnaire, larvaire, post-larvaire et du temps de génération à différentes températures (en jours)

Temp (°C)	PHASES DU DEVELOPPEMENT												TEMPS DE GENERATION
	Embryonnaire			Larvaire			Post-larvaire						
							Femelle			Mâle			
	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	
12	30	4.4	1.01	76	13.9	1.82	39	11.8	1.83	34	9.8	2.03	36.0
15	42	2.4	0.89	74	9.6	1.27	30	8.8	1.43	35	8.0	1.40	24.4
18	50	2.2	0.79	54	8.9	1.93	13	10.0	1.15	20	8.6	1.46	23.5
21	46	1.7	0.84	70	6.6	1.92	31	8.0	1.25	14	6.7	1.82	18.0

tion entre la durée du développement (D) des copépodes et la température (T) a été appliqué à nos données. Dans cette équation, $D = a(T - \alpha)^{-b}$, la signification des paramètres utilisés est discutée par McLaren (1963). Les estimations des moindres carrés généralisés des paramètres "a", "b" et " α " du modèle ont été obtenues en utilisant l'algorithme de Marquardt (1963) grâce au programme Belehradok. FTN, développé sur ordinateur HP 1000 au laboratoire d'Informatique et Statistique de l'INIDEP. Les approximations initiales de "a" et "b" ont été obtenues par la méthode des moindres carrés, avec une valeur de " α " de 8°C, fixée en tenant compte des résultats obtenus au laboratoire à cette température.

Les paramètres "b" obtenus pour les différentes périodes du développement ont été comparés au moyen du test de comparaison de pentes de Sokal et Rohlf (1981). Préalablement, le modèle avait été linéarisé et les paramètres fixés.

Les valeurs moyennes obtenues pour la période postlarvaire des mâles et des femelles à chaque température, ont été comparées par le test t dans les cas où les variances étaient homogènes, et le test de Welch (Brownlee, 1965), si celles-ci étaient hétérogènes. Le test de Bartlett a été utilisé pour la comparaison des variances.

Resultats

Bien que l'espèce présente deux types de mâles, appelés "grand mâle et petit mâle" par Haq (1965), la production des premiers au laboratoire a été très rare. Pour ce motif, les données sur leur cycle de vie ne sont pas considérées dans ce travail.

Une relation inverse entre la durée du développement d'*Euterpina acutifrons* et la température, est observée pendant toutes les périodes considérées (tableau 1). Les résultats des tests globaux de compari-

Tableau 2. *Euterpina acutifrons*. Tests de comparaison des durées des différentes périodes du développement, aux quatre températures d'élevage

Période	F	D. L.	Variances
Embryonnaire	65.54**	(3,164)	homogènes
Larvaire	196.13**	(3,420)	hétérogènes
Postlarvaire femelle	41.79**	(3,109)	homogènes
Postlarvaire mâle	12.87**	(3,99)	homogènes

son des moyennes appliqués à la durée du développement indiquent que l'effet de la température est significatif dans chacune des périodes (tableau 2). Cependant, entre 12 et 15°C, le pourcentage de diminution du temps de développement a été plus élevé pendant la période embryonnaire (45.45%) que pendant les phases larvaire (30.93%) et postlarvaire femelle (25.45%) et mâle (18.37%). Entre 18 et 21°C, la réduction observée a été similaire pour toutes les périodes (22.73%;25.84%;20.0% et 22.09%, respectivement). Les variations les plus faibles sont observées entre 15 et 18°C avec 8.33 et 7.29% de diminution dans les phases embryonnaire et larvaire.

Dans les expériences réalisées à 5°C, les oeufs n'éclosaient pas et la mortalité fut très élevée à tous les stades de développement. A 8°C, les nauplii sont restés sans muer pendant plusieurs semaines. Leurs mouvements et ceux adultes étaient très ralentis.

Les courbes et les paramètres qui correspondent à l'équation de Belehradok appliquée à chacune des périodes du développement sont présentées sur la figure 1. Les mâles n'ont pas été inclus car le pourcentage de la variance expliquée par le modèle a été très bas dans leur cas.

Les valeurs de "b" obtenues pour les périodes embryonnaire et larvaire ont été significativement différen-

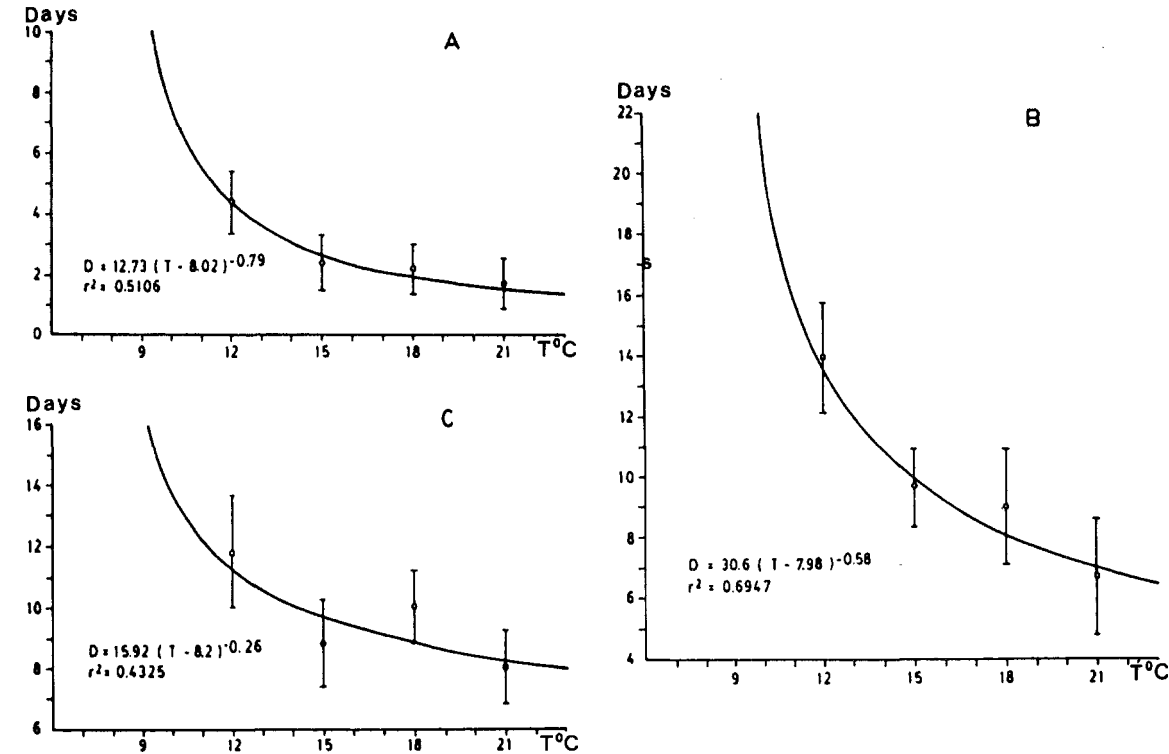


Figure 1. *Euterpina acutifrons*. Ajustement des données expérimentales à l'équation de Bêlehrádek (valeur moyenne et écart type à chaque température). A. Période embryonnaire. B. Période larvaire. C. Période postlarvaire femelle.

tes (F=10.84 **, GL=(1,439). La température, donc, n'influe pas, de la même façon sur les deux phases comparées. Les postlarves ne furent pas incluses dans cette analyse, car le modèle de Bêlehrádek avait été jugé inadéquat pour les mâles. Ces derniers écartés, il ne semble pas valable de comparer la valeur obtenue uniquement pour les femelles avec celles correspondant aux stades les plus jeunes (embryonnaire et larvaire) non discriminés par sexes.

La durée du développement des petits mâles et des

femelles a été significativement différente aux quatre températures testées (tableau 3). Le cycle de vie des premiers a été le plus court.

Discussion et conclusions

La durée du développement d'*Euterpina acutifrons* est correctement décrite par l'équation de Bêlehrádek, $D=a (T-\alpha)^{-b}$. Dans ce modèle, α traduit l'adaptation de l'espèce à la température (Mc Laren, 1963, 1966, 1974; Mc Laren *et al.*, 1969; Corkett et Mc Laren, 1970; Corkett, 1972); α est considéré comme le "zéro biologique" car le temps de développement est infini si la température est égale à α . La méthode utilisée par ces auteurs pour l'estimation des paramètres de l'équation, consiste à considérer "b" constant pour le calcul de "a" et à sélectionner la valeur de "α" permettant d'obtenir le coefficient de détermination (r^2) le plus élevé.

Heip (1974) soutient que maintenir "b" constant peut conduire a des résultats biologiquement inacceptables: valeurs de α de -5°C (ex: -7.5°C pour *Calanus helgolandicus*, -13.4° pour *Pseudocalanus minutus*, -10.

Tableau 3. *Euterpina acutifrons*. Test de comparaison de moyennes: durée de la phase postlarvaire des mâles et des femelles à différentes températures

Température (°C)	t	Variances
12	4.44**	homogènes
15	2.19*	homogènes
18	2.86**	homogènes
21	9.31**	hétérogènes

4°C pour *Eurytemora hirundoides*) calculées par Corkett (1972), sembleraient indiquer que ces copépodes sont capables de vivre dans un bloc de glace.

Au moyen de l'algorithme de Marquardt (1963), nous avons pu estimer statistiquement les trois paramètres de l'équation. Les valeurs obtenues de α ont été trouvées adéquates du point de vue biologique parce qu'elles sont proches de 8°C, température à laquelle le développement se prolonge indéfiniment au laboratoire (voir résultats).

D'après les résultats des tests de comparaison des pentes, l'influence de la température sur la durée du développement est plus ou moins marquée selon l'étape du cycle de vie. Les températures les plus basses prolongent l'internue des premiers stades du développement. Des résultats similaires ont été trouvés par Vidal (1980) pour *Calanus pacificus* et *Pseudocalanus sp.* De même, Thompson (1982) a observé que l'effet de la température sur le temps de développement était plus faible pendant les derniers stades du cycle de vie chez *Pseudocalanus elongatus* et *Calanus sp.* En fonction de nos observations, il nous semble inadéquat, chez *Euterpina acutifrons*, de prévoir la durée du développement d'un stade postembryonnaire à une température quelconque à partir d'observations d'élevage faites pour cette période à une seule température, et de données sur le temps d'éclosion, obtenues, elles, à plusieurs températures. Cette méthode a été suggérée par Corkett et Mc Laren (1970), Landry (1975), Corkett et al. (1986), Mc Laren et al. (1989) comme valable pour plusieurs espèces de copépodes calanoides. Corkett (1984) a proposé le terme de "equiproportional" pour ce type de développement car la durée d'un stade larvaire quelconque à une température donnée est une proportion fixe du temps d'apparition d'un stade plus jeune à la même température. Dans nos élevages, cette proportion varie selon la température considérée: les températures les plus basses prolongent plus le développement embryonnaire que celui des stades plus âgés. Cette disproportion s'atténue au fur et à mesure que la température s'accroît.

D'après nos observations et celles de Haq (1972), pour une même gamme de températures, l'espèce semble présenter un cycle de vie plus long en Méditerranée qu'à Anglesey. Ceci est probablement lié à l'existence de races physiologiques différentes. L'existence de telles races chez *Euterpina acutifrons* a déjà été suggérée par Haq (1972) et confirmée par les expériences de Vernberg et Moreira (1974) et Moreira et al. (1982) basées sur les variations du taux de con-

sommation d'oxygène et la tolérance à la salinité. Ils ont trouvé des réponses différentes avec des animaux provenant de deux populations d'*Euterpina acutifrons*. Corkett et al. (1986) suggèrent aussi que l'influence de la température sur le développement de *Calanus glacialis* varie selon la distribution géographique des populations étudiées.

Par comparaison avec d'autres travaux faits en Méditerranée sur le cycle de vie de la même espèce, les durées de développement que nous avons obtenues à 21°C, sont légèrement inférieures à celles trouvées par Yassen (1979) à une température de 20.9°C, avec des animaux de la rade de Villefranche-sur-Mer. Cette différence est probablement due aux variations de la température au cours des élevages rapportées par l'auteur.

La durée plus courte du cycle de vie des petits mâles par rapport à celui des femelles observée dans nos cultures est en accord avec les données de Bernard (1972), Zurlini et al (1978) et Yassen (1979) pour la même espèce.

Les données obtenues dans ce travail seront très utiles pour l'interprétation des fluctuations saisonnières de l'abondance des différents stades de développement et pour l'estimation de la production secondaire de l'espèce, dans le milieu naturel.

Remerciements

Ce travail a été réalisé au Centre d'Océanologie de Marseille. Ma reconnaissance à la Rotary Foundation et à l'Unesco, dont le soutien financier a rendu possible mon séjour en France. Je tiens à remercier spécialement le Dr. R. Gaudy pour son appui constant lors de la réalisation de mes recherches. Je remercie Mme. B. Berland qui m'a gentiment procuré la souche initiale des algues utilisées dans les élevages. Ma reconnaissance aussi à Mr. Daniel Hernandez qui m'a conseillé judicieusement lors du traitement statistique des données.

References

- Bělehrádek J., 1935 Temperature and living matter. *Protoplasma Monographia*, 8: 1–277.
- Bernard M., 1963. Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée *Euterpina acutifrons* Claus. *Pelagos*, 1(2): 35–48.
- Brownlee K. A., 1965. Statistical Theory and Methodology In Science and Engineering. New York, Wiley & Sons: 590 pp.
- Corkett C. J., 1967. Technique for rearing marine ca-

- lanoid copepods in laboratory conditions. *Nature*, London, 211 : 481–483.
- Corkett C. J., 1972. Development rate of Copepod eggs of the genus *Calanus*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 10 : 171–175.
- Corkett C. J., 1984. Observations on development of copepod. *Crustaceana*, Suppl., 7 : 151–153.
- Corkett C. J., Mc Laren I. A., 1970. Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods. *J. mar. Biol. Assoc. U. K.*, 50 : 161–168.
- Corkett C. J., Mc Laren I. A., Seigny J. M., 1986. The rearing of the marine calanoid copepods *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *C. glacialis* Jaschnov & *C. hyperboreus* Kroyer with comment on the equiproportional rule (Copepoda). *Proc. 2nd. int. Conf. Copepoda*, Ottawa, Aug. 1984. *Syllogeus*, 58 : 539–546.
- D'Apolito L. M., Stancyk S. E., 1979. Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina, with reference to dimorphic males. *Mar. Biol.*, 54 : 251–260.
- Fanta E. S., 1972. Anatomy of the nauplii of *Euterpina acutifrons* (Dana). *Crustaceana*, 8 : 37–47.
- Gaudy R., 1968. La nutrition et la respiration de *Centropages typicus* en Méditerranée. Premiers résultats expérimentaux. *Rapp. Comm. int. Mer. Médit.*, 19 (3) : 517–519.
- Gaudy R., Guerin J. P., 1977. Dynamique des populations de *Tisbe holothuriae* (Crustacea: Copepoda) en élevage sur trois régimes artificiels différents. *Mar. Biol.*, 39 : 137–145.
- Gaudy R., Guerin J. P., 1979. Elevages de copépodes harpacticoides (*Tisbe holothuriae*) en cycle complet. Rôle des facteurs température et nutrition publ. sci. Tech. CNEXO, Actes et colloques, 7 : 377–390.
- Gaudy R., Guerin J. P., 1977. Dynamique des populations de *Tisbe holothuriae* Humes (Copepoda: Harpacticoida) fed on two different diets. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 57 : 257–271.
- Goswami S. C., 1976. Larval stages of laboratory reared harpacticoid copepod *Euterpina acutifrons* (Dana). *Mahasagar*, 8(3-4) : 123–132.
- Haq S. M., 1965. Development of the copepod *Euterpina acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 144 : 175–201.
- Haq S. M., 1972. Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticoid copepod, with special reference to dimorphic males. *Mar. Biol.*, 15 : 221–235.
- Harris R. P., Paffenhöfer G. A., 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis*. *J. mar. biol. Assoc. U. K.*, 56 : 675–690.
- Heip C., 1974. A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of copepods. *Biol. Jaarb.*, 42 : 121–125.
- Heip C., Smol N., 1976. Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish water Harpacticoids (Crustacea, Copepoda). *Mar. Biol.*, 35(4) : 327–334.
- Landry M. R., 1975. The relationship between temperature and the development rates of marine copepod eggs. *Limnol. Oceanogr.*, 20(3) : 434–440.
- Marquardt D. W., 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *J. Soc. indust. appl. Math.*, 11(2) : 431–441.
- Mc Laren I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 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., 1974. Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *Am. Nat.*, 108 : 91–102.
- Mc Laren I. A., Walker D. A., Corkett C. J., 1968. Effects of salinity on mortality and development rate of eggs of the copepod *Pseudocalanus minutus*. *Can. J. Zool.*, 46 : 1267–1269.
- Mc Laren I. A., Corkett 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 : 486–493.
- Mc Laren I. A., Tremblay M. J., Corkett C. J., Roff J. C., 1989. Copepod production on the Scotian Shelf based on life-history analyses and laboratory rearings. *Can. J. Zool.*, 67 : 560–583.
- Moreira G. S., Jillett J. B., Vernberg W. B., Weinrich M., 1982. The combined effects of temperature and salinity on the survival of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) from the New Zealand and Brazilian coasts. *J. Plank. Res.*, 4(1) : 85–91.
- Nassogne A., 1970. Influence of foods organisms on the development and culture of pelagic copepods. *Helgol. Wiss. Meerensunters.*, 20 : 333–345.
- Neunes H. W., Pongolini G. F., 1965. Breeding a pelagic

- gic copepod, *Euterpina acutifrons* (Dana) in the laboratory. *Nature*, London, 208 : 571–573.
- Paffenhofer G. A., Harris R. P., 1976. Feeding growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *J. mar. biol. Assoc. U. K.*, 56 : 327–344.
- Parise A., Lazzaretto I., 1966. Misure di popolazione sul copepode *Tisbe furcata* (Baird) (Harpacticoida). *Atti Mem. Accad. patav.*, 79 : 1–11.
- Sokal R. R., Rohlf F. J., 1981. Biometry. San Francisco, Freeman & Co.: 776 pp.
- Thompson B., 1982. Growth and development of *Pseudocalanus elongatus* and *Calanus sp.* in the laboratory. *J. mar. biol. Assoc. U. K.*, 62 : 359–372.
- Travers M., Travers A., 1972. Données sur quelques facteurs de l'écologie du plancton dans la région de Marseille. 2. La température, les précipitations, la stabilité et la circulation des eaux. *Téthys*, 4(3) : 515–534.
- Vernberg W. B., Moreira G. S., 1974. Metabolic temperature responses of the copepod *Euterpina acutifrons* (Dana) from Brazil. *Comp. Bioch. Physiol.*, (ser. A), 49 : 757–761.
- Vidal J., 1980. Physioecology of zooplankton. ①. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.*, 56 : 111–134.
- Viñas M. D., 1985. Etude in vitro et in situ (Golfe de Marseille et golfe San Matias, Argentine) de la dynamique des populations d'*Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda: Harpacticoida); essai d'estimation de sa production secondaire (Golfe de Marseille). Univ. d'Aix-Marseille II. Thèse 3 ème. Cycle Océanologie: 162 pp.
- Yassen S. T., 1979. Essais sur la production et la dynamique des populations d'un copépode planctonique *Euterpina acutifrons* (Dana). Univ. Pierre et Marie Curie/ Paris VI. Thèse 3ème. Cycle Océanologie: 163 pp.
- Zurlini G., Ferrari I., Nassogne A., 1978. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 46 : 59–64.

This article was presented by Dr. P. Arnaud.

It was accepted for printing on 1 March 1990.