

# CYCLE BIOLOGIQUE D'UN COPÉPODE HARPACTICOIDE DES ÉTANGS MIXOHALINS DU BASSIN D'ARCACHON : *MESOCHRA LILLJEBORGI* BOECK, 1864.

par

Jacques Costel

Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I. 33120 Arcachon.

## Résumé

*Mesochra lilljeborgi* Boeck est un Copépode Harpacticoide très répandu dans les étangs mixohalins du Bassin d'Arcachon. Les temps de développement des œufs, des nauplii et des copépodites de cette espèce sont étudiés en élevage. La durée des différents stades de développement, la fécondité et le taux intrinsèque d'accroissement naturel sont calculés en fonction de la température, entre 10 et 25°C. La relation entre les temps de développement et la température peut être décrite soit par une équation puissance, soit par un modèle curvilinéaire. Le temps de génération (de l'œuf à l'œuf) varie entre 44 jours à 10 °C et 15 jours à 25°C. Le potentiel de reproduction de *M. lilljeborgi* est comparable à celui des autres Harpacticoïdes épibenthiques dont l'élevage a été pratiqué à ce jour. Les données expérimentales indiquent que température élevée et salinité basse sont deux facteurs favorables au développement de *M. lilljeborgi*.

Espèce dominante en hiver et au printemps dans les étangs mixohalins, *M. lilljeborgi* est remplacée en été par *Cletocamptus confluent* (Schmeil) dont quelques éléments du cycle biologique en élevage sont également présentés. Bien que les résultats d'élevages indiquent une plus grande capacité de reproduction, pour des températures estivales, chez *M. lilljeborgi* que chez *C. confluent*, c'est cette dernière espèce qui devient dominante car mieux adaptée à supporter de fortes salinités. Une comparaison avec les travaux de Raibaut (1967) montre que si en Camargue le cycle biologique de *M. lilljeborgi* est régulé par la température, dans les étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon il est soumis aux fluctuations de la salinité. L'importance de l'interaction de facteurs multiples est ainsi mise en évidence.

## Introduction

*Mesochra lilljeborgi* Boeck 1864 est un Harpacticoide très largement distribué dans l'hémisphère nord, depuis la Mer de Barents dans l'Océan Arctique (Smirnov, 1931) jusqu'à Naples (Brehm, 1909) et d'Est en Ouest, depuis la Mer Caspienne (Sars, 1927) jusqu'à Woods Hole (Wilson, 1932). Ce Copépode a été récolté sur tout le littoral français, dans le Boulonnais (Canu, 1892), à Roscoff (Jakubisiak, 1932), en Charente (Bodin, 1974) et en Camargue (Aguesse et Dussart, 1956) notamment.

C'est une espèce eurytope et très euryhaline (holoeuryhaline au sens de Remane, 1958) vivant aussi bien en eau salée qu'en eau douce ou saumâtre, en pleine eau, sur divers substrats et dans les mares

temporaires. Elle est bien représentée dans les étangs mixohalins du Bassin d'Arcachon (réservoirs à poissons) où elle colonise les domaines détritique, phytal et pélagique (Castel et Lasserre, 1977).

En Camargue, Raibaut (1967) trouve des populations importantes de *M. lilljeborgi* pendant les mois chauds et secs. A la lumière de données obtenues en élevage il précise que seule la température est favorable, la salinité élevée ne l'est pas. A l'inverse, dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon, l'espèce présente un maximum d'abondance en hiver et au printemps, c'est-à-dire pendant la période où les salinités sont les plus basses (Castel, 1984). D'après Raibaut (1967), salinité faible (environ 18 p. 1.000) et température élevée (environ 30°C) sont deux facteurs favorables au développement de *M. lilljeborgi*. Dans les réservoirs à poissons, c'est au printemps que ces deux conditions sont le mieux réunies.

Le présent travail vise à estimer la durée du développement de *M. lilljeborgi* en élevage afin d'avoir une idée de son cycle biologique et de mieux comprendre pourquoi cette espèce, considérée comme holoeuryhaline, prospère surtout dans les milieux mésohalins.

### Matériel et méthodes

#### Échantillonnage

Des prélèvements réguliers ont été faits dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon. Ces milieux se présentent comme des lagunes semi-artificielles peu profondes (0,3 à 2 m) aménagées pour l'élevage extensif de poissons amphihalins (voir description *in* Amanieu, 1967; Labourg, 1976; Lasserre, 1977). Un renouvellement partiel des eaux est assuré au niveau d'écluses distribuées le long des digues. Suivant la situation plus ou moins continentale des réservoirs, les régimes thermiques et salins peuvent être fort différents car le renouvellement des eaux n'atteint pas les stations les plus isolées.

Plusieurs types de réservoirs ont pu être échantillonnés au cours d'un cycle annuel. Les résultats concernent les réservoirs méso-polyhalins que *M. lilljeborgi* colonise plus particulièrement et des milieux poly-mésohalins, beaucoup moins favorables à son développement. Cette espèce vit aussi bien dans le domaine pélagique que dans le sédiment aussi les deux biotopes ont été échantillonnés, à l'aide d'un filet à plancton adapté d'une part et avec un carottier de 3,2 cm de diamètre, d'autre part. Les prélèvements ont été effectués deux fois par mois en moyenne. La taille et la représentativité de l'échantillonnage ont été déterminées pour ce type de milieu par Castel et Lasserre (1977).

#### Élevages

Chaque expérience est conduite avec des individus récoltés dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon. La température d'élevage est voisine de celle du milieu pour éviter tout choc thermique. Les Copépodes sont élevés dans des boîtes à culture de 30 ml qui sont placées dans un incubateur réfrigéré permettant de garder une tempé-

rature constante (régulation à  $\pm 0,5$  °C) et une photopériode fixe (15 h de lumière par jour à une intensité de 2.000 lux environ). Les températures expérimentales sont 10, 15, 20 et 25 °C.

L'eau servant aux élevages est prélevée dans le milieu puis filtrée sur 0,22  $\mu\text{m}$ . Des cultures ont été réalisées à différentes salinités (comprises entre 7 et 49 p. 1.000) mais les durées de développement présentées correspondent uniquement aux élevages pratiqués à 20 p. 1.000 environ. Les animaux sont nourris avec des algues monocellulaires (*Isochrysis galbana*, *Monochrysis lutheri*, *Pavlova pinguis*) à une concentration finale approximative de  $1.10^8$  cellules/ml. Des fragments de Chaetomorphes et un peu de détritus sont également ajoutés.

Chaque boîte à culture contient une femelle ovigère ou bien un couple. Le milieu n'est pas renouvelé; il est suffisant pour le développement complet d'une génération. Après l'éclosion des premiers nauplii, la femelle est isolée et placée dans une autre boîte à culture pour continuer à pondre. Une seule fécondation (qui a lieu le plus souvent au stade copépodite 5 chez la femelle) assure la production de plusieurs sacs ovigères dont les œufs sont fertiles. Les boîtes à culture sont examinées deux fois par jour pour les premiers stades de développement et toutes les 24 heures pour les stades suivants.

#### Traitement des données

L'un des objectifs principaux de cette étude est de déterminer la relation entre la durée du développement de *M. lilljeborgi* et la température (T). Pour ce faire, plusieurs modèles de régression sont testés :

- (1) le modèle de Belehradek,  $D = a(T-x)^b$  où a et b sont des coefficients de régression et a, le « zéro biologique », un paramètre calculé par itération;
- (2) un cas particulier de la relation précédente, où  $a = 0$ ,  $D = aT^b$ , équation proposée par Heip (1974);
- (3) le modèle curvilinéaire  $D = a + bT + cT^2$ , où, a, b et c sont les coefficients de régression.

Le taux intrinsèque de croissance ( $r_m$ ), ce qui exprime le potentiel de développement de l'espèce par unité de temps est intéressant à considérer car il permet d'établir des comparaisons entre espèces à cycles différents. Ce paramètre mesure la vitesse maximum d'accroissement d'une population en l'absence de facteurs limitants. Dans ce cas, la population croît d'une manière exponentielle :  $N_t = N_0 e^{r_m \cdot t}$  où  $N_t$  est l'effectif au temps t et  $N_0$  l'effectif au temps initial. Avec  $t = D$ , le temps de génération, cette équation peut s'écrire :

$$r_m = \frac{1}{D} \log \frac{N_D}{N_0}, \quad N_D, \text{ le nombre d'individus dans la population après}$$

une génération, étant égal au nombre de jeunes produits par femelle multiplié par la proportion de femelles (p) dans la population adulte. Dans le cas de femelles produisant plusieurs sacs ovigères  $N_D = p \cdot N_0 \cdot N_e \cdot N_s$ , avec  $N_e$  le nombre d'œufs par sac ovigère,  $N_s$  le nombre de sacs ovigères produits par femelle. Le temps de génération D, dans

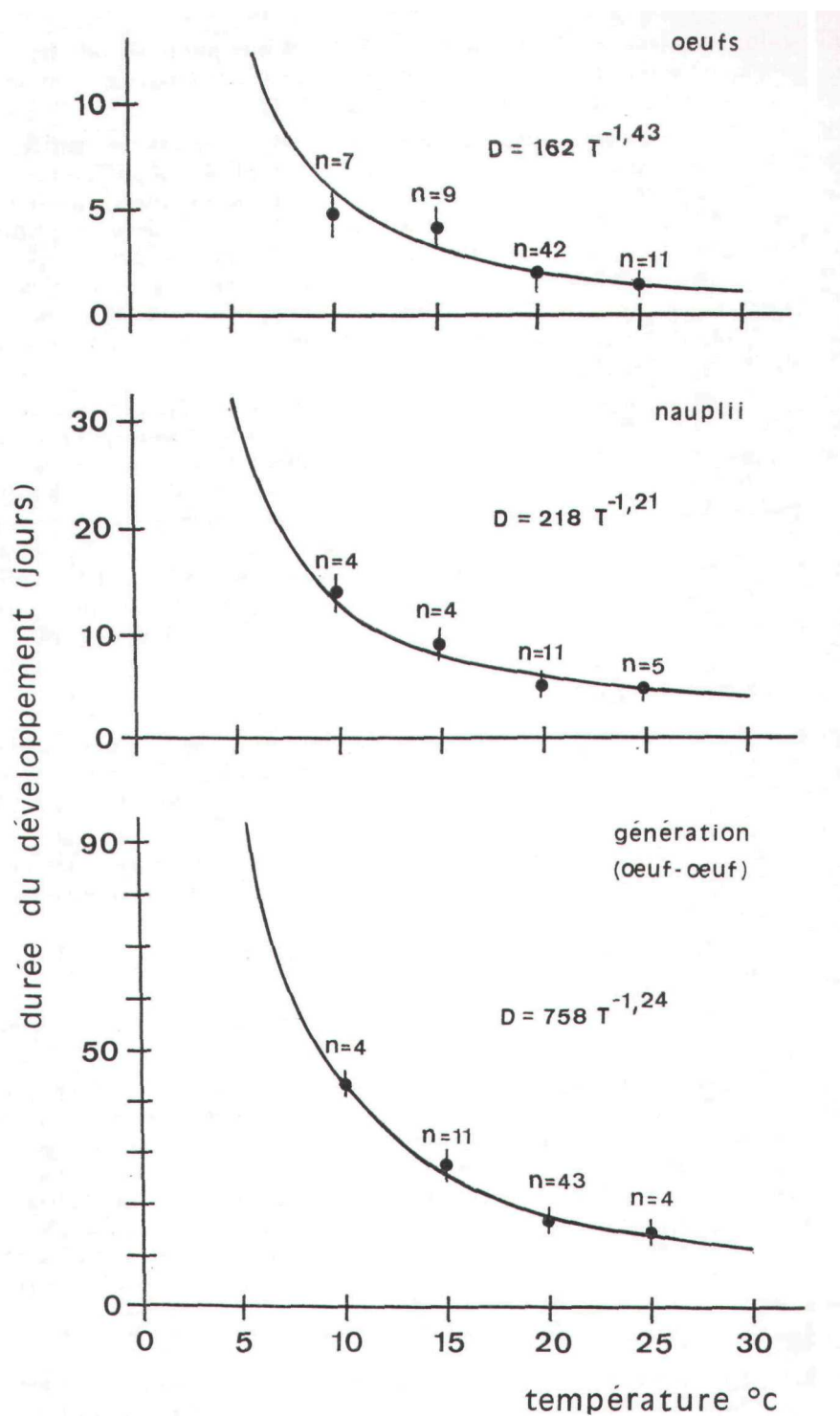


FIG. 1.

Durée de développement des œufs, des nauplii et temps de génération de *Mesochra lilljeborgi* en fonction de la température.

le cas où il existe plusieurs pontes successives, peut être défini comme le temps séparant l'éclosion des œufs maternels et la moitié des œufs filiaux.

Tous ces paramètres étant dépendants de la température, il devient possible de calculer  $r_m$  en fonction de ce facteur (Heip et Smol, 1976).

## RÉSULTATS

### Durée du développement

*M. lilljeborgi* se prête bien aux expériences d'élevages. Près de 200 pontes ont été obtenues et une population a pu être conservée pendant plus d'un an sans précautions particulières. Une température de 20°C semble être la plus favorable, la mortalité étant minimale (de l'ordre de 43 p. 100). Les résultats à 10 et 25 °C portent sur un petit nombre de cultures mais sont assez cohérents pour figurer.

TABLEAU 1.

Durée de développement (en jours) des principaux stades larvaires de *Mesochra lilljeborgi* aux températures expérimentales.

	Température (°C)			
	10	15	20	25
Durée accouplement	8,8 ± 1,8	5,9 ± 1,3	3,8 ± 0,9	2,0 ± 0,5
Incubation de l'œuf	6,3 ± 1,1	4,5 ± 0,3	1,9 ± 0,1	1,6 ± 0,4
Ponte-copépodite 1	13,8 ± 2,3	8,7 ± 1,1	5,0 ± 0,2	5,0 ± 0,6
Ponte-mâle	26,0 ± 1,0	14,5 ± 2,3	10,4 ± 0,6	9,7 ± 0,3
Ponte-femelle	31,0 ± 4,0	21,5 ± 1,3	14,2 ± 1,5	11,5 ± 1,0
Œuf-œuf	44,0 ± 1,8	27,0 ± 1,9	16,4 ± 0,7	15,0 ± 0,9

Les durées de développement des principaux stades larvaires de *M. lilljeborgi* dans la gamme de température 10-25 °C sont données dans le Tableau 1 et représentées Fig. 1. Le développement est d'autant plus rapide que la température augmente. En moyenne la durée du stade nauplien est un peu inférieure à celle du stade copépodite. Si toutes les étapes du développement sont influencées par la température, à partir de 20 °C, l'accélération de la vitesse de développement tend à s'estomper ; les différences ne sont pas significatives entre 20 et 25 °C. A chacune des températures envisagées il a pu être observé des copulations entre individus de la génération F1. La durée moyenne de l'accouplement est assez importante pour un Harpacticôide puisqu'elle peut dépasser deux semaines à 10 ou 15 °C. Par comparaison, chez d'autres espèces vivant dans le même biotope (*Harpacticus littoralis*, *Amonardia normani*, *Cletocamptus confluens*) la durée de l'accouplement est en général de 2 à 3 jours (Castel, 1976; 1979; 1984).

L'application de la formule de Belehradek liant la température et le temps de génération donne  $D = 225 (T-4)^{-0,907}$  ( $R^2 = 0,978$ ). En

ce qui concerne le développement des œufs et des copépodites, les valeurs de  $a$ , le « zéro biologique », sont irréalistes (35 et 20 respectivement). Le tableau 2 indique les coefficients de régression des relations puissance et curvilinéaire pour chacun des stades étudiés. Dans tous les cas c'est la régression curvilinéaire qui s'ajuste le mieux aux données.

TABLEAU 2.

*Mesochra lilljeborgi*. Régressions liant la durée du développement des œufs, des nauplii, des copépodites et le temps de génération à la température. Les coefficients de régression ( $a$ ,  $b$ ,  $c$ ) et de détermination ( $R^2$ ) sont donnés pour chaque équation.

Stades	Relations	a	b	c	R <sup>2</sup>
Œufs	Puissance ( $D = aT^b$ )	285,31	— 1,61		0,93
	Curvilinéaire ( $D = a + bT + cT^2$ )	13,55	— 0,86	0,02	0,97
Nauplii	Puissance ( $D = aT^b$ )	217,87	— 1,21		0,94
	Curvilinéaire ( $D = a + bT + cT^2$ )	32,69	— 2,39	0,05	0,99
Copépodites	Puissance ( $D = aT^b$ )	201,55	— 1,05		0,97
	Curvilinéaire ( $D = a + bT + cT^2$ )	28,59	— 1,31	0,02	0,99
Œuf-Œuf	Puissance ( $D = aT^b$ )	758,07	— 1,24		0,97
	Curvilinéaire ( $D = a + bT + cT^2$ )	102,66	— 7,41	0,16	0,99

Le facteur salinité semble avoir une influence sur la vitesse de développement, les salinités basses paraissant les plus favorables. En effet, pour une température de 20 °C, le temps de génération est de 15,8 jours à 20 p. 1.000 et de 17,9 jours à 30 p. 1.000 et pour une température de 15 °C il est de 27 jours entre 10 et 30 p. 1.000 et de 38 jours à 40 p. 1.000.

TABLEAU 3.

Paramètres de dynamique des populations de *Mesochra lilljeborgi* en fonction de la température (\* = milieu naturel),  $t_f$  = taux de fécondité,  $D$  = temps moyen de génération,  $r_m$  = taux intrinsèque d'accroissement. Entre parenthèses = paramètres estimés.

	Température (°C)			
	10	15	20	25
Longévité ♂	50	41	25	15
Longévité ♀	28	20	21	9
Nombre d'œufs/sac	27*	36	31	(30)
Nombre de sacs/♀	3,0	3,3	4,7	2,8
Temps séparant 2 sacs	6,2	5,6	4,1	4,4
Nauplii/♀	81	117	146	(84)
$t_f$	4,4	6,3	10,0	(8,8)
$D$ (jours)	50,2	32,6	24,0	19,0
$r_m$	0,073	0,124	0,189	0,195

### **fécondité**

Les données concernant ce paramètre sont encore incomplètes mais il semble que la température ait peu d'effet sur le nombre d'œufs produits par sac ovigère qui reste de l'ordre d'une trentaine entre 10 et 20 °C (tableau 3). Le maximum observé est de 59 œufs pour un sac ovigère.

Le nombre moyen de sacs ovigères produits par femelle reste relativement constant (de l'ordre de 3), sauf à 20 °C où il passe à près de 5 (maximum : 10). Le temps séparant l'apparition de deux sacs ovigères consécutifs diminue quand la température augmente jusqu'à 20 °C puis se stabilise à 25 °C.

Ces résultats permettent d'évaluer le potentiel de fécondité d'une femelle en fonction de la température. Le taux de fécondité par femelle est exprimé en nombre d'œufs produits par jour suivant la formule  $t_f = N_e \cdot N_s / d$  où  $N_e$  est le nombre d'œufs par sac ovigère,  $N_s$  le nombre de sacs ovigères produits par femelle et  $d$ , l'intervalle de temps, en jours, entre l'instant où l'animal devient adulte et celui où il émet son dernier sac ovigère. Ce taux de fécondité est minimum à 10 °C ( $t_f = 4,4$ ) et augmente jusqu'à 20 °C ( $t_f = 10$ ).

### **Taux intrinsèque d'accroissement**

Le taux intrinsèque d'accroissement ( $r_m$ ) représentatif du potentiel de reproduction maximum, a été calculé selon la formule de Heip et Smol (1976) en considérant une proportion de femelles de 0,52. Ce chiffre correspond au sex-ratio moyen des générations F1 obtenues en élevage. Le taux intrinsèque d'accroissement augmente à peu près linéairement entre 10 et 20 °C (tableau 3). Pour une température de 25 °C, en considérant une moyenne de 30 œufs par sac ovigère,  $r_m$  serait égal à 0,195, c'est-à-dire pratiquement la même valeur qu'à 20 °C ( $r_m = 0,189$ ). L'évolution du taux intrinsèque d'accroissement indique que la reproduction cesserait vers 3-4 °C. La durée de vie des adultes compense en partie les valeurs du potentiel de reproduction car elle diminue en même temps que la température augmente. Le record de longévité a été de 74 jours pour un mâle et de 60 jours pour une femelle. Les chiffres indiqués pour les mâles (tableau 3) sont toujours supérieurs à ceux qui concernent les femelles car, pour ces dernières, la longévité est calculée à partir de l'émission du dernier sac ovigère. Comme une femelle produit généralement entre 3 et 5 sacs ovigères à plusieurs jours d'intervalle, sa durée de vie doit être allongée d'autant. Si l'on prend en compte la période de reproduction, la femelle vit un peu plus longtemps que le mâle.

### **Cycle biologique dans le milieu naturel**

Les variations d'abondance de *M. lilljeborgi* dans le plancton et dans le sédiment de réservoirs méso-polyhalins et poly-mésosalins sont données Figure 2. Les densités sont rapportées au m<sup>2</sup> afin de permettre des comparaisons entre plancton et benthos. Quel que soit le biotope, les populations sont particulièrement importantes en hiver et au printemps, quand les salinités sont les plus basses. *M. lill-*

*jeborgi* peut également être très abondant en été dans les étangs niéso-polyhalins si la salinité se maintient relativement basse (18-22 p. 1.000). Il ressort de ces données que *M. Itti jeborgi* peut coloniser tous les biotopes dans les réservoirs à poissons, et en toute saison, pourvu que la salinité ne dépasse pas 20 p. 1.000 environ.

Les fluctuations d'abondance ayant lieu le plus souvent sous forme de pics, il devient possible de calculer le taux d'accroissement naturel correspondant à ces pics (voir Castel et Lasserre, 1977 pour

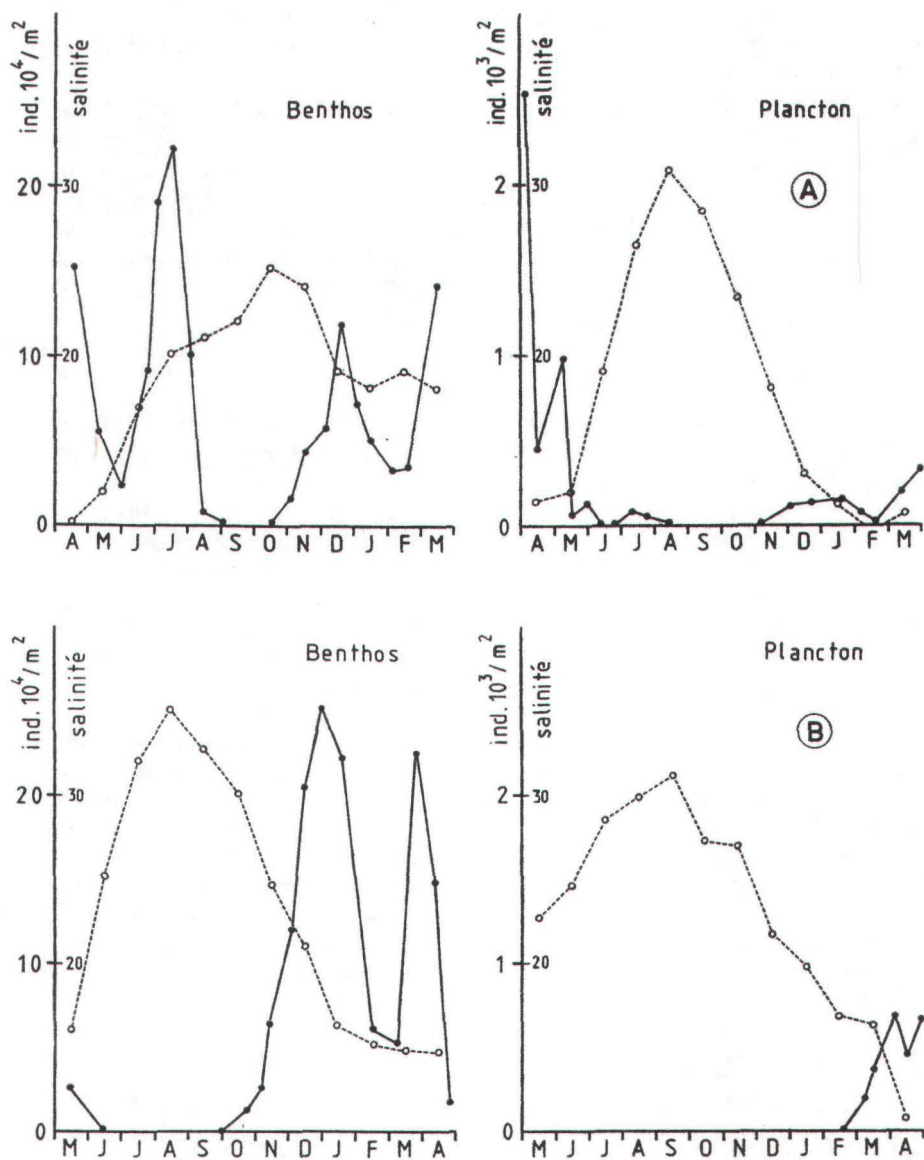


FIG. 2.

Fluctuations d'abondance de *Mesochra lilljeborgi* dans des réservoirs méso-polyhalins (A) et poly-mésahalins (B). En pointillé : salinité (p. 1.000).



les détails de calcul). Suivant les saisons et les stations,  $r$  varie entre 0,041 et 0,082, soit environ la moitié du taux intrinsèque d'accroissement mesuré en élevage.

Nous avons pu mettre en évidence une succession entre *M. lilljeborgi* et un autre Copépode *Cletocamptus confluens* (Schmeil) dans le sédiment d'une station poly-mésohaline (voir Castel et Lasserre, 1977 et Fig. 3). *M. lilljeborgi* est particulièrement abondante en hiver et au printemps tandis que *C. confluens* domine le peuplement en été, en régime de salinité polyhalin.

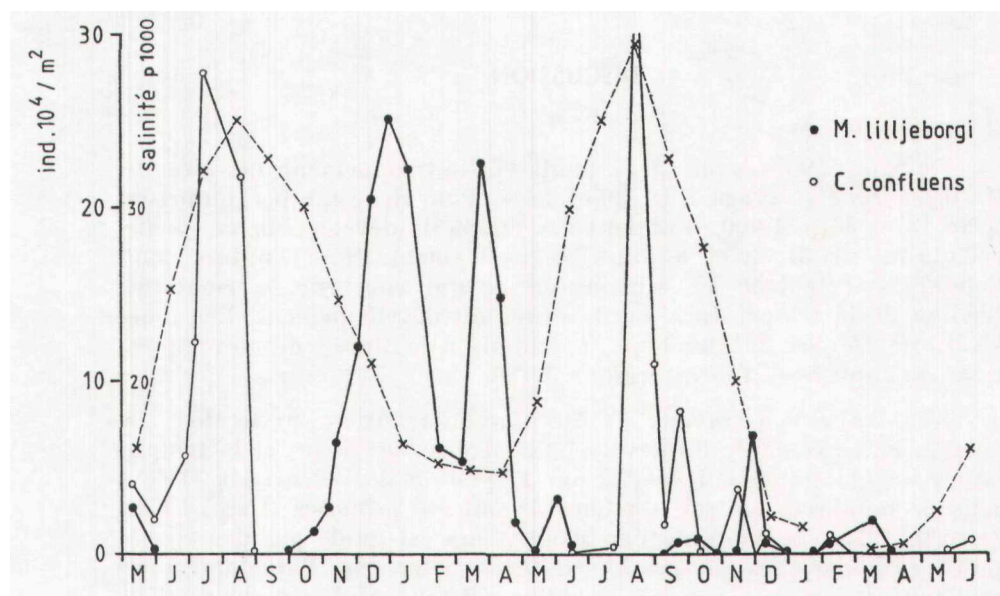


FIG. 3.

Fluctuations d'abondance de *Mesochra lilljeborgi* et de *Cletocamptus confluens* dans une station poly-mésohaline. En pointillé : salinité (p. 1.000).

Nous avons réussi quelques tentatives d'élevage de *C. confluens* à 20 °C ( $n = 3$ ) et 25 °C ( $n = 4$ ) (tableau 4). C'est également une espèce très euryhaline (10-40 p. 1.000 d'après nos observations; 0,5-60 p. 1.000 d'après Lang, 1948) mais qui préfère les températures

TABLEAU 4.

Durée de développement (en jours) des principaux stades larvaires de *Cletocamptus confluens* à 20 et 25 °C (salinité : 35 p. 1.000).

	Température (°C)	
	20	25
Incubation de l'œuf	2,3 ± 0,4	2,3 ± 0,2
Ponte-copépodite 1	9,8 ± 3,3	10,3 ± 2,3
Ponte-mâle	14,0	12,0
Ponte-femelle	30,0	19,5 ± 2,1
Œuf-œuf	31,8 ± 4,1	25,0 ± 3,7
Longévité-mâle	14	12
Longévité femelle	16	24

estivales. Aux températures expérimentales (20 et 25 °O la durée de développement est plus longue chez *C. confluens* que chez *M. lilljeborgi*. Toutefois il faut noter pour *M. lilljeborgi* d'une part que la vitesse de développement ne change plus beaucoup à partir de 20 °C, d'autre part que les salinités supérieures à 30 p. 1.000 ont tendance à ralentir le développement. En outre, la résistance aux salinités élevées chez *C. confluens* augmente avec la température (Castel et Lasserre, 1977).

## DISCUSSION

Raibaut (1967) avait déjà étudié le développement larvaire de *M. lilljeborgi* en élevage, à 10, 20 et 30 °C. Pour des salinités comprises entre 18 et 36 p. 1.000, il obtient des temps de développement (ponte à l'adulte) de 31, 9 et 8 jours respectivement. Nos résultats sont comparables (tableau 1), surtout en ce qui concerne la cinétique d'action de la température sur la durée du développement. Les températures élevées ont tendance à stabiliser la durée du développement, la rupture se faisant autour de 20 °C.

A la suite des travaux de Mc Laren (1966) en particulier, la relation entre la durée du développement des Copépodes et la température est classiquement décrite par l'équation de Belehradek (1935) mais de nombreux autres ajustements ont été proposés (Heip, 1974; Bottrell, 1975); le choix de l'un d'entre eux est guidé par des considérations théoriques ou pratiques. Dans notre cas, l'ajustement le meilleur est obtenu avec une fonction curvilinéaire. Un tel modèle peut être utilisé car, d'une manière générale, la durée du développement décroît quand la température augmente jusqu'à une valeur critique au-delà de laquelle le développement s'allonge. Ce phénomène fait penser à une relation hyperbolique entre la température et la durée du développement (Bernard, 1970; Palmer et Coull, 1980).

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel a été calculé suivant une formule proposée par Heip et Smol (1976). Récemment Bergmans (1983) a montré que les valeurs de  $r_m$  sont ainsi sous-estimées de 10 à 20 p. 100. La raison en est que le temps de génération n'est pas la durée moyenne entre deux stades identiques mais doit être calculé à partir d'une table de suivie. Cependant, la formule employée est plus simple et comme les erreurs sont relativement faibles, on peut considérer que les résultats ne sont pas aberrants. Les valeurs de  $r_m$  pour *M. lilljeborgi* sont très comparables à celles calculées pour tous les Harpacticoides épibenthiques d'eau saumâtre. Volkmann-Rocco et Fava (1969) et Volkmann-Rocco et Battaglia (1972) trouvent des valeurs comprises entre 0,088 et 0,291, à 18 °C, pour diverses espèces du genre *Tisbe*. A la même température, le taux intrinsèque d'accroissement serait voisin de 0,160 pour *M. lilljeborgi*, de 0,101 et 0,165 respectivement pour *Paronychocamptus nanus* et *Tachidius discipes* (Heip et Smol, 1976). En revanche, les espèces interstitielles, dont le développement est généralement plus long, présentent des taux d'ac-

croissement significativement plus faibles. Ainsi, Feller (1980) estime  $r_m$  à 0,018 pour *Huntemannia jadensis* et Soyer (1980) calcule des valeurs proches de 0,0060 pour *Cletodes pusillus*.

*M. lilljeborgi* est considérée comme totalement euryhaline. Les adultes peuvent supporter des salinités se situant entre 4 et 85 p. 1.000 d'après Raibaut (1967). Toutefois, la température intervient en modifiant le domaine de tolérance à la salinité. Une élévation de température produit une augmentation de la résistance aux variations de salinité vers l'hyperhalinité et, inversement, une diminution vers l'hypohalinité. La salinité agit également sur la durée du développement larvaire. A température constante, plus la salinité est élevée, plus le développement est long. L'influence de la salinité augmente en même temps que la température. On peut donc considérer que salinité faible (10-20 p. 1.000) et température élevée (20-25 °C) sont deux facteurs particulièrement favorables à *M. lilljeborgi*, au moins dans des conditions d'élevage. A cet égard, Noodt (1970) souligne la quasi absence de *M. lilljeborgi* dans des milieux mésosalins du littoral finlandais où elle aurait dû être abondante. Il évoque une action possible de la température, très généralement basse.

Dans les lagunes aménagées du Bassin d'Arcachon, *M. lilljeborgi* est surtout abondante de la fin de l'automne au printemps. Elle est remplacée par *C. confluens* en été quand le régime de salinité devient de type polyhalin. Bien que les résultats d'élevages indiquent une plus grande capacité de reproduction, pour des températures estivales, chez *M. lilljeborgi* que chez *C. confluens*, c'est cette dernière espèce qui devient dominante. La salinité élevée confère probablement à *C. confluens* de plus grandes aptitudes compétitives.

Les capacités d'acclimatation doivent également être prises en compte, surtout dans les milieux fluctuants. Ainsi, Clark (1971), a montré que *M. lilljeborgi* présentait une survie maximale entre 25 et 42 p. 1.000 (25-35 p. 1.000 pour les mâles) à une température de 10 °C. Les individus provenaient de flaques supralittorales et étaient acclimatés à une salinité de 33,5 p. 1.000, ce qui explique cet optimum un peu élevé.

## CONCLUSION

La principale différence entre les observations de Raibaut (1967) et la présente étude est que dans un cas le cycle biologique de *M. lilljeborgi* est régulé par la température tandis que dans l'autre il dépend des fluctuations de salinité. Il est bien évident que la réponse des populations n'est pas due à l'action isolée de chacun de ces facteurs mais à l'interaction entre la température et la salinité d'une part et d'autres paramètres biotiques ou abiotiques d'autre part. Vernberg et Coull (1975) ont montré l'importance de l'interaction de facteurs multiples sur des Harpacticoïdes d'estuaire. Ils concluent que l'interaction température-salinité n'est pas suffisante pour expliquer la dynamique des espèces étudiées et qu'il faut notamment tenir

compte des conditions d'oxygénation du milieu. Nos résultats vont dans le même sens. Les concentrations en oxygène dissous dans les étangs lagunaires du Bassin d'Arcachon sont très variables et l'on peut penser qu'elles ont une influence non négligeable sur la dynamique des peuplements de Copépodes.

Ce travail a bénéficié du concours financier du Centre National pour l'Exploitation des Océans (C.N.E.X.O.) dans le cadre du programme « Ecotron » (Contrats 76/5311 et 77/1675). L'auteur remercie vivement MM. M. Amanieu, J. Boisseau, C. Heip, P. Lasserre, Mmes J. Renaud-Mornant et L. Rousselle pour leurs conseils et commentaires.

### Summary

*Mesochra lilljeborgi* Boeck is a common harpacticoid Copepod in mixohaline ponds of the Arcachon Bay. The development times of egg sacs, nauplii and copepodids of this species, during laboratory cultivation are presented. The duration of the different stages of development, the fecundity and the intrinsic rate of natural increase are computed as a function of temperature in the range 10 to 25°C. Regression analyses indicate that both power function and a curvilinear model adequately describe the relationship between development and temperature for all three development stages. The generation time (egg to egg) varies between 44 days at 10°C and 15 days at 25°C. The reproductive potential of *M. lilljeborgi* is of the same magnitude as those found for other epibenthic Copepods. The experimental data show that high temperature and low salinity are favourable factors for the development of *M. lilljeborgi*.

Particularly abundant in winter and spring in the mixohaline ponds, *M. lilljeborgi* is replaced in summer by *Cletocamptus confluens* (Schmeil) from which some data on the biological cycle in laboratory conditions are also presented. Although the results indicate a higher reproductive potential for *M. lilljeborgi* than for *C. confluens* at high temperature, it is the latter species that becomes dominant probably because it is better adapted to the high salinity occurring in summer. A comparison with the study of Raïbaut (1967) shows that in the Camargue the biological cycle of *M. lilljeborgi* is regulated by the temperature whereas in the brackish ponds of the Arcachon Bay it is regulated by the salinity. From this study the importance of multiple factor effects is stressed.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMANIEU, M., 1967. — Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, 18, pp. 381-446.
- AGUESSE, P. et nussART, B., 1956. — Sur quelques Crustacés de Camargue et leur écologie. *Vie Milieu*, 7, pp. 481-520.
- BELEHRADEK, J., 1935. — Temperature and living matter. *Protoplasma Monogr.*, 8, Borntraeger, Berlin, 277 pp.
- BERGMANS, M., 1983. — Population biology of the harpacticoid Copepod *Tisbe furcata* (Baird, 1837). *Ph.D. dissertation*, Vrije Universiteit Brüssel, 213 pp.
- BERNARD, M., 1970. — Quelques aspects de la biologie de *Temora stylifera* (Copépode pélagique) en Méditerranée. *Pelagos, Bull. Inst. océanogr. Alger*, 11, pp. 1-180.
- BODIN, P., 1974. — Les Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sédiments meubles de la zone intertidale des côtes charentaises (Atlantique). *Thèse doct. Etat, Univ. Aix-Marseille*, 243 pp.
- BOTTRELL, H.H., 1975. — The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia (Berl.)*, 18, pp. 63-84.
- BREHM, v., 1909. — Copepoden aus phlegräischen Feldern, *IL Zool. Anz.*, 35, pp. 423-424.

- CANU, E., 1892. — Les Copépodes du Boulonnais, morphologie, embryologie, taxonomie. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 6, pp. 127-184.
- CASTEL, J., 1976. — Développement larvaire et biologie de *Harpacticus littoralis* Sars, 1910 (Copépode, Harpacticoida) dans les étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 195-212.
- CASTEL, J., 1979. — Adaptation and reproductive cycle of the harpacticoid copepod *Amonardia normani* (Brady, 1872) in semi-enclosed lagoons of Arcachon Bay, France. In : *Cyclic phenomena in marine plants and animals* (E. Naylor and R.G. Hartnoll eds), Pergamon Press, pp. 131-138.
- CASTEL, J., 1984. — Structure et dynamique des peuplements de Copépodes dans des écosystèmes eutrophes littoraux (Côte Atlantique). Thèse doct. Etat, Univ. Bordeaux I, 336 pp.
- CASTEL, J. et LASSERRE, P., 1977. — Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles. 7n : *Biology of benthic organisms* (B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden eds), Pergamon Press, pp. 129-146.
- CLARK, M.E., 1971. — The factors affecting the distribution of the Copepod fauna of supra-littoral rockpools. *Vie Milieu*, Suppl. n° 22, pp. 347-355.
- FELLER, R.J., 1980. — Development of the sand-dwelling meiobenthic harpacticoid Copepod *Huntemannia jadensis* Poppe in the laboratory. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 46, pp. 1-15.
- HEIP, C., 1974. — A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of Copepods. *Biol. Jaarb.*, 42, pp. 121-125.
- HEIP, C. et SMOL, N., 1976. — Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish-water Harpacticoids (Crustacea: Copepoda). *Mar. Biol.*, 35, pp. 327-334.
- JAKUBSIK, S., 1932. — Sur les Harpacticoides hébergés par *Maia squinado*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 57, pp. 506-513.
- LABOURG, P.J., 1976. — Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). *Piscic. Fr.*, 45, pp. 35-52.
- LANG, K., 1948. — Monographie der Harpacticiden. Ohlsson, Lund, 1682 pp.
- LASSERRE, P., 1977. — Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologiques sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse doct. Etat, Univ. Bordeaux I, 402 pp.
- MC LABEN, I.A., — Predicting development rate of copepod eggs. *Biol. Bull.*, 131, pp. 457-469.
- NOODT, W., 1970. — Zur Ökologie der Copepoda Harpacticoida des Küstengebietes von Tvärminne (Finnland). *Acta Zool. Fenn.*, 128, pp. 1-35.
- PALMER, M.A. and COULL, B.C., 1980. — The prediction of development rate and the effect of temperature for the meiobenthic copepod *Microarthridion littorale* (Poppe). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 48, pp. 73-83.
- RAIBAUT, A., 1967. — Recherches écologiques sur les Copépodes Harpacticoides des étangs côtiers et des eaux saumâtres temporaires du Languedoc et de Camargue. Thèse doct. Etat, Univ. Montpellier, 238 pp.
- REMANE, A., 1958. — Ökologie des Brackwassers. 7n ; Die Biologie des Brackwassers, Die Binnengewässers, 22, pp. 1-216.
- SARS, Co., 1927. — Notes on the crustacean fauna of the Caspian Sea. *Festschr. f. Prof. Knipowitsch*, Moskva.
- SMIRNOV, s.s., 1931. — Beitrag zur Littoral-Copepoda Fauna vom Barents-Meer. *Trans. Inst. Sci. Explor. North Moscow*, 48 pp.
- SOYER, J., 1980. — Cycle biologique d'un Copépode Harpacticoida des vases terrigènes côtières de Banvuls-sur-mer : *Cletodes pusillus* (Sars). *Vie Milieu*, 30, pp. 35-44.
- VERNBERG, W.B. and COULL, B.C., 1975. — Multiple factor effects of environmental parameters on the physiology, ecology and distribution of some marine meiofauna. *Cah. Biol. Mar.*, 16, pp. 721-732.
- VOLKMANN-BOCCO, B. and BATTAGLIA, B., 1972. — A new case of sibling species in the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). In : *Fifth European Marine Biology Symposium* (Battaglia B. ed.), Piccin, pp. 67-80.
- VOLKMANN-ROCCO, B. and FAVA, G., 1969. — Two sibling species of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida) : *Tisbe reluctant* and *T. persimilis* n. sp. Research on their morphology and population dynamics. *Mar. Biol.*, 3, pp. 159-164.
- WILSON, C.B., 1932. — The copepods of the Woods Hole region, Massachusetts. *Bull. U.S. nation. Mus.*, 158, pp. 1-635.