

# NOTE PRÉLIMINAIRE SUR DIVERS STADES DE RÉSISTANCE CHEZ LES COPÉPODES DANS LES EAUX TEMPORAIRES DE LA CAMARGUE

par A. CHAMPEAU

La littérature concernant les stades de résistance chez les copépodes est très abondante. WOLF le premier en 1903, puis BIRGE et JUDAY en 1908 ont observé des kystes renfermant des copépodes inactifs. Depuis, les auteurs ont pu déceler d'autres formes de résistance (individus inactifs, mais non enkystés, œufs de résistance) leur permettant de subsister à la période défavorable.

D'autre part la forme de résistance correspond dans chaque espèce à un stade défini du stade évolutif : le stade Copépodite IV pour *Diacyclops bicuspidatus* SCHM. *thomasi* (MOORE, 1939; COLE, 1955), le stade copépodite V pour *Cyclops strennus strennus* (ELGMORK, 1959) ou même l'adulte pour *Cyclops furcifer* (ROY, 1932). Les auteurs pensent que cette période d'inactivité peut être déterminée par divers facteurs : température (SMYLY, 1961), concurrence biologique (PIROCCHI, 1947), changements de concentration ionique, assèchement (ROY, 1932).

Au cours de nos prospections en Camargue pendant les années 1960-1962, il nous a semblé intéressant d'envisager la résistance des copépodes. On sait en effet qu'au printemps, la forte évaporation, due à la température et aux vents violents, assèchent mares et fossés, mis en eau par les pluies de l'automne précédent. Or, dès la mise en eau, les copépodes sont présents dans les stations sous la forme des derniers stades copépodites et non des nauplius. Le problème se pose donc de savoir comment ces copépodes, qui ne peuvent s'être développés qu'au printemps précédent, ont survécu à la longue dessiccation de l'été.

Pour recueillir les individus dans leurs stades inactifs nous avons prélevé du sédiment dans 11 stations asséchées. Ce sédiment a été placé dans des cristallisoirs et recouvert d'eau, cette eau a été filtrée au filet 120 au bout de durées variables. Par cette méthode de filtrage, nous avons recueilli les espèces suivantes :

dans les stations limnétiques et oligohalines : *Diacyclops bicuspidatus*, *Megacyclops viridis*, *Megacyclops latipes*, *Cyclops furcifer*,

dans les stations mésohalines : *Diacyclops odessanus*, *Cyclops furcifer*.

Pour les espèces ci-dessus, dans tous les prélèvements effectués, nous avons observé exclusivement des copépodites IV, V et des adultes.

Afin de vérifier ces résultats, nous avons entrepris plusieurs séries d'expériences.

*Expérience 1.* On dispose une couche de terre bouillie d'un centimètre d'épaisseur sur le fond de plusieurs cristallisoirs. On ajoute à cette terre 2 cm d'eau provenant d'une station dans chaque cristallisoir, cette eau contenant une population des copépodes actifs. Un ventilateur disposé à une distance donnée assure une évaporation totale de l'eau en quatre jours. Au bout de ce temps, variant entre une semaine et six mois, on ajoute de l'eau sur le sédiment asséché et on filtre cette eau. Là encore nous n'avons recueilli que des copépodites IV, V et

des adultes des espèces précédentes. Mais en faisant la somme des résultats obtenus, nous avons constaté qu'environ cinq fois plus de copépodites IV et V que d'adultes ont résisté à la dessiccation.

*Expérience 2.* On dispose comme précédemment des cristallisoirs contenant de la terre couverte d'eau, avec des copépodes actifs. Mais on arrête l'évaporation quand il ne reste plus qu'un film d'eau recouvrant le sédiment. Un comptage au microscope révèle que tous les stades nauplii et copépodites I, II, III sont morts, beaucoup d'adultes sont morts également alors qu'au moins la moitié des copépodites IV et V sont encore très actifs. Ces résultats confirment donc la moindre résistance des adultes.

Il nous a semblé intéressant d'observer l'aspect des copépodes inactifs. L'examen du sédiment à la loupe binoculaire nous a montré des copépodes repliés sur eux-mêmes, deshydratés, de couleur blanchâtre. Par contre, nous n'avons jamais trouvé de kystes ou d'enveloppes secrétés par les glandes tégumentaires (ROY, 1932). Dès leur retour à l'état actif, les copépodes réhydratés retrouvent leur transparence. Leur intestin est vide, leur corps contient d'importantes réserves lipidiques sous forme de nombreuses petites gouttelettes rouges.

Pour connaître la profondeur d'enfouissement des copépodes en inactivité, nous avons prélevé des carrés de sédiment de 30 cm d'épaisseur, dans les stations asséchées. Ces carrés ont été découpés en tranches de 5 cm d'épaisseur, placées chacune dans un cristallisoir et recouvertes d'eau. Cette étude a montré que *Diacyclops odessanus* peut s'enfoncer jusqu'à 10-15 cm. Le tableau ci-après met cependant en évidence la fréquence très générale d'un enfouissement compris entre 0 et 10 cm pour la plupart des copépodites. On compte 49 *Diacyclops odessanus* de 0 à 10 cm et 15 exemplaires de la même espèce de 10 à 20 cm de profondeur.

Profondeur en cm :	0-5	5-10	10-15	15-20
Nombre de <i>D. odessanus</i> :	25	26	11	4

#### *Le retour à la vie active.*

Pour étudier la vitesse de retour à la vie active, nous avons placé comme précédemment des prélèvements de vase desséchée dans des cristallisoirs recouverts d'eau; cette eau a été filtrée à plusieurs reprises (au bout de 6 heures, 12 heures, 24 heures, etc.) jusqu'à épuisement des individus recueillis.

a) La courbe n° 1 (fig. 1) portant le nombre de copépodites IV, V et adultes en ordonnée, le temps en abscisse, traduit les résultats des filtrages effectués sur le sédiment de la station 5 le 30 octobre 1961. Cette station, mise en eau le 3 octobre 1961 se trouvait à sec après un fort mistral le 30 octobre 1961 mais la terre était restée humide. Cette courbe montre que lors des deux premiers filtrages, 12 heures après l'addition d'eau, presque tous les copépodes sont sortis de la terre. Les résultats du 3<sup>e</sup> filtrage (24 heures après) sont beaucoup plus faibles; dès le 4<sup>e</sup> filtrage (48 heures après) on ne recueille plus de copépodes. Il est à noter que dans tous les filtrages précédents on recueille beaucoup d'adultes. Dans les expériences similaires faites au printemps avec le sédiment des stations asséchées seulement depuis quelques jours, le retour à l'état actif a toujours été rapide.

b) Dans les exemples suivants (courbe 2 représentée dans la fig. 1) la terre a été prélevée pendant la longue période d'assèchement. Les copépodes émergent alors au bout d'un temps beaucoup plus long :

- 4 jours le 25.5.61 pour la station 9 asséchée depuis la fin mars,
- 4 jours le 25.5.61 pour la station 4 asséchée depuis début février,
- 6 jours le 21.9.61 pour la station 6 asséchée depuis début mars,
- 14 jours le 21.9.61 pour la station 5 asséchée depuis début juin.

On remarque également :

que le nombre de copépodes recueillis est très inférieur à celui de l'exemple précédent, que les individus sont presque exclusivement des copépodites IV et V, pourtant la présence de quelques adultes montre qu'ils peuvent aussi résister à la dessiccation.

c) Les mêmes expériences ont été poursuivies régulièrement avec le sédiment des stations en eau. Nous avons alors pris soin de rincer la terre afin d'éliminer les copépodes actifs posés sur le fond. Dans ces conditions, on obtient, peu après la mise en eau un grand nombre de copépodites, puis un nombre beaucoup plus réduit jusqu'en janvier. A cette date, l'émergence des copépodites s'interrompt totalement pour reprendre ensuite dès le mois de mars. Pour la majorité des copépodites, la reprise de l'activité se fait donc dans les quinze jours environ qui suivent la mise en eau. Mais pour les rares copépodes qui émergent seulement après un ou deux mois, le retour à l'état actif est très lent. On pourrait penser que ces derniers proviennent d'individus déjà actifs ayant de nouveau pénétré dans le sédiment. Cette hypothèse est peu vraisemblable, les conditions de milieu étant très favorables en automne. Par contre, à partir de mars, il s'agit bien de copépodites venant d'entrer en latence pour échapper aux facteurs externes qui deviennent défavorables.

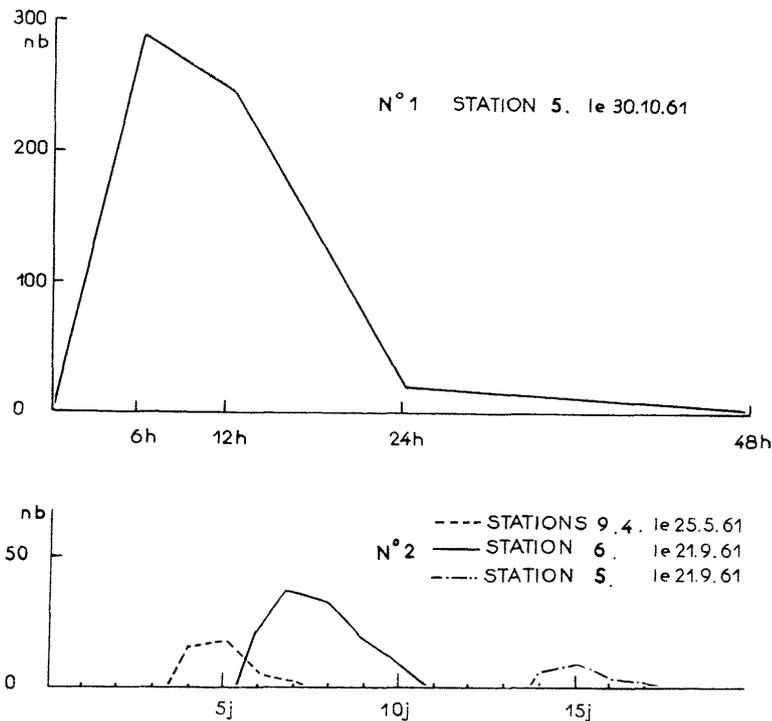


FIG. 1. — Vitesses du retour à la vie active.

### C) Déterminisme des stades de latence.

a) La nourriture ne semble pas pouvoir être mise en cause. En effet, jusqu'à l'assèchement la flore est toujours très abondante (en particulier les diatomées). La concentration ionique maximum ne semble pas en tout cas influencer les deux espèces les plus résistantes (*Diaacyclops odessanus*, *Cyclops furcifer*). En effet, ces espèces restent actives aussi bien dans l'eau distillée que dans l'eau à 15 g de chlore par litre (chiffre supérieur à la plus forte salinité enregistrée dans nos stations). Quant à la vitesse des variations de la concentration ionique, particulièrement grande dans les mares temporaires, elle pourrait expliquer une très forte mortalité des adultes, moins résistants que les copépodites IV et V. Par contre, la baisse du pourcentage de l'oxygène dissous, et plus encore, la présence de l'hydrogène sulfuré au moment de l'assèchement pourrait en partie provoquer l'inactivité des copépodes.

b) En Camargue, les deux facteurs les plus importants semblent être la température et l'assèchement. Dans nos stations peu profondes et très ensoleillées, la température peut dépasser 27° en mai. A cette date, le filet ne retient plus que des *Diacyclops odessanus* et *Cyclops furcifer*. Les autres espèces (*Diacyclops bicuspidatus*, *Diacyclops bisetosus*, *Megacyclops viridis*, *Megacyclops latipes*) ont disparu déjà à l'abri dans le sédiment. Leur pénétration dans la vase serait surtout une réponse à l'augmentation de température. Par contre, pour les deux espèces présentant de plus larges exigences écologiques (*Diacyclops odessanus*, *Cyclops furcifer*) cette pénétration ne peut être qu'une réponse à l'assèchement. En effet, malgré l'augmentation de la pression osmotique du taux d'hydrogène sulfuré, de la température, ces copépodes restent en activité jusqu'aux dernières gouttes d'eau. Plus encore, ils sont capables de rester actifs dans les stations asséchées mais où la terre est restée humide. Le tableau ci-dessous traduit les résultats concernant les filtrages effectués avec le sédiment asséché de la station 7. Les échantillons de terre ont été pris très près l'un de l'autre, le 25 mars 1962 et le 9 avril 1962. Cette station était à sec depuis une année et les pluies de mars n'avaient réussi qu'à humecter la terre.

<i>D. odessanus</i>	Femelles ovigères	Femelles	Mâles	Copépodite V	Copépodite IV
25 mars 1962	16	197	196	571	72
9 avril 1962	65	194	241	304	53

Ces chiffres mettent en évidence que le nombre des copépodites V diminue (571-304) au profit de celui des adultes (409-501) et que la proportion des femelles ovigères a nettement augmenté (16-35). D'autre part, le nombre des copépodites IV est très faible. La forte humidité de la terre a donc suffi à provoquer le retour à l'état actif des copépodites IV et V. De plus, ces copépodites ont pu se développer et se transformer en adultes. Les femelles ont même formé des sacs ovigères. Des résultats semblables ont été obtenus avec *Cyclops furcifer* dans la même station. Ainsi, pour ces deux espèces, l'inactivité n'interviendrait pas au moment de l'assèchement de la station, mais seulement lorsque le taux d'humidité dans le sédiment devient trop faible. Il est d'ailleurs vraisemblable que les espèces précédentes (*D. bicuspidatus*, *D. bisetosus*, *M. viridis*, *M. latipes*), malgré leur réaction préalable aux fortes températures, puissent également rester en activité grâce à l'eau interstitielle contenue dans le sédiment. Ainsi certaines espèces réagiraient tout d'abord à la température, puis seulement par la suite à la dessiccation, d'autres espèces réagissant à la seule dessiccation: leur comportement serait différent, vis-à-vis de la température, identique vis-à-vis de la dessiccation. Cet exemple de la station 7 indique également que la période d'inactivité longue de 6 à 9 mois, peut se prolonger d'une année au moins, lorsque la station échappe à la remise en eau.

D'autre part, des expériences nous ont permis de mettre en évidence la dépendance directe de l'inactivité par rapport à la dessiccation chez *Diacyclops odessanus*. On reprend les expériences de dessiccation et réhydratation déjà décrites. Puis, on les renouvelle sur les individus ayant résisté à la dessiccation précédente. L'inactivité et le retour à l'état actif se sont ainsi succédés jusqu'à cinq fois consécutives chez les mêmes individus.

Il ressort de cette étude, qu'en Camargue, les stades de résistance auraient plus souvent chez les Cyclopidés la signification d'une quiescence que d'une diapause. En effet, nous avons vu que plusieurs stades de développement résistent à des assèchements souvent irréguliers; que la forme inactive paraît être, dans de nombreux cas, une réponse directe à un facteur externe. On sait que la diapause a été définie tout autrement, aussi bien chez les Insectes que chez les Copépodes où elle présente les mêmes caractères. En particulier, elle affecte un seul stade de

développement, elle intervient régulièrement, et les facteurs externes ne sont que les excitants d'un processus physiologique interne. Cette diapause intervient surtout pour les cyclopidés vivant dans les lacs où les conditions écologiques changent régulièrement. En Camargue, une quiescence serait une meilleure adaptation puisqu'elle permettrait de répondre plus rapidement aux brusques changements du milieu. Cependant nous avons observé lors des expériences sur les boues desséchées et sur le sédiment des stations en eau, que pour une faible proportion de Copépodes, la sortie d'inactivité a lieu longtemps après la remise en eau; il ne s'agit plus dans ce cas d'une réponse directe aux facteurs externes, donc il ne saurait être question d'une quiescence. Ces dernières constatations laissent entrevoir la possibilité d'une diapause intervenant seulement pour un nombre réduit d'individus. Ces deux états, quiescence et diapause, pourraient coexister chez la même espèce puisque nous avons constaté chez *Diacyclops odessanus*, d'une part la réponse directe à l'assèchement, d'autre part une sortie d'inactivité plusieurs semaines après la mise en eau.

### RÉSUMÉ

L'auteur étudie la résistance de quelques espèces de Copépodes aux conditions défavorables d'assèchement des eaux temporaires de la Camargue.

Des stades inactifs de *Diacyclops bisetosus* REH., *Diacyclops odessanus* SCHM., *Diacyclops bicuspidatus* CL., *Megacyclops furcifer* CL., *Megacyclops viridis* JUR. furent recueillis, provenant de la vase asséchée.

Ces observations furent complétées par des expériences qui ont mis en évidence que :

1<sup>o</sup>) les stades copépodites IV et V et un nombre limité d'adultes seulement, résistent à la dessiccation.

2<sup>o</sup>) le retour à l'état actif est d'autant plus lent que l'assèchement est plus long et plus complet.

Les différents facteurs écologiques susceptibles de déterminer ce phénomène ont été envisagés.

L'auteur conclut qu'en Camargue, les deux états, quiescence et diapause, pourraient coexister, mais qu'il s'agirait le plus souvent d'une quiescence.

*Laboratoire d'Ecologie Terrestre et Limnique (Faculté des Sciences de Marseille).*

### BIBLIOGRAPHIE

- BIRGE (E.A.) et JUDAY (C.), 1908. — A summer resting stage in the development of *Cyclops bicuspidatus* CL. — *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Art. Lett.*, **16** (1) : 1-9.
- COKER (R.E.), 1933 *b*. — Arrêt du développement chez les Copépodes. — *Bull. biol. France et Belgique*, **67**.
- COLE (G.A.), 1955. — An Ecological study of the microbenthic fauna of two Minnesota lakes. — *Amer. Midl. Nat.*, **53** : 213-230.
- 1953 *a*. — Notes on copepod encystment. — *Ecology*, **34** : 208-211.
- DEEVEY (C.S.), 1941. — Notes on the encystment of the Harpacticoid Copepod *Canthocamptus staphilinoïdes* PEARSE. — *Ecology*, **22** : 197-200.

- DONNER (F.), 1928. — Die Harpaktiziden die Leipziger Umgebung und der Schneeberger Erzbergwerke. — *Int. Rev. Hydrobiol.*, **20** : 221-353.
- ELGMORK (K.), 1955. — A resting stage without encystment in the annual cycle of the freshwater copepod *Cyclops strennus strennus*. — *Ecology*, **36** : 739-743.
- 1959. — Seasonal occurrence of *Cyclops strennus strennus*. — *Folia Limnol. Scandinavia*, **2** (1) : 195.
- FRYER (G.) and SMYLY (W.J.P.), 1954. — Some remarks on the resting stage of some freshwater Cyclopoïd and Harpacticoïd copepods. — *Ann. Mag. Hist.*, **12** (7) : 65-72.
- LOWNDES (A.G.), 1930. — Somme Entomostraca from Skye, with notes on the resting eggs of *Cyclops pictus* KOCH. — *Ann. Mag. Hist.*, **10** (5).
- MOORE (G.M.), 1939. — A limnological investigation of the microscopic benthic of Douglas lake Michigan. — *Ecological Monograph*, **9** : 539-542.
- PIROCCHI (L.), 1947. — Struttura e vicenda della biocenose mesoplanctoniche del lago Maggiore. — *Inst. ital. Idrob.*, **3**.
- ROY (J.), 1932. — Copépodes et Cladocères de l'ouest de la France. — Thèse, Univ. Paris : 1-124.
- RØEN (U.), 1955. — On the number of eggs in some free living freshwater copepods. — *Vibr. Int. Ver. Limnol.*, **12**.
- 1957. — Contributions of the biology of some Danish free living freshwater copepods. — *Biol. Skrifter. Dan. Viden. Sels.*, **9** (2) : 1-101.
- SMYLY (W.J.P.), 1957 a. — Observations on the life history of the Harpacticoïd Copepod *Canthocamptus staphylinus*. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **12** : 10.
- 1961. — The life cycle of the freshwater copepod *Cyclops leuckarti* CLAUS, in Easwaite water. — *J. Animal Ecol.* : 30-31.
- WOLF (E.), 1903. — Dauerei und Rechezustände bea kopepoden. — *Zool. Anz.*, **27** : 98-108.
- 1905. — Die fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Kopepoden. — *Zool. Jbr.*, **1** (22) : 101-280.
-