

Cycle vital, croissance et production chez *Fritillaria pellucida* (Appendicularia), dans la baie de Villefranche-sur-Mer, France

R. Fenaux

Station Zoologique; Villefranche-sur-Mer, France

Abstract

Life Cycle, Growth and Production in Fritillaria pellucida (Appendicularia), in the Bay of Villefranche-sur-Mer, France

By means of daily plankton hauls during the winter of 1971-1972, the mean generation time of *Fritillaria pellucida* (Busch, 1851), its stages of sexual maturity and their duration were established. Increases in size and weight with time and also both absolute and specific growth increments were determined. By means of data on population dynamics, an evaluation of the mean production, per cubic meter, was also made.

Introduction

L'étude des cycles vitaux, de la croissance et de la production des appendiculaires a été abordée depuis peu et sur une seule espèce, *Oikopleura dioica* Fol, 1872. C'est ainsi que Zaika (1968, 1969), basant ses calculs sur le temps mis par *O. dioica* pour passer de 0,2 à 0,6 mm, a donné une estimation de sa production en utilisant l'équation de Bertalanffy (1938). Paffenhöfer (1973) a réussi, pour la première fois, à élever *O. dioica* en laboratoire et cela pendant 19 générations successives. Il a montré que, à 13°C et avec des concentrations de nourriture proches de celles rencontrées dans la mer, la moyenne de durée de vie d'une génération était de 9,5 jours. Wyatt (1971, 1973), d'après les données obtenues pendant deux années de croisières mensuelles, calcule un certain nombre de paramètres relatifs à la croissance et à la reproduction de *O. dioica*: le plus étonnant sans doute est l'estimation à 144 jours de la durée d'une génération en mer du Nord.

Pour notre part, l'analyse de pêches mensuelles (Fenaux, 1963), nous avait amené à conclure que, en ce qui concerne les cycles vitaux: "les pêches ne paraissent pas assez concentrées dans le temps pour pouvoir cerner le problème (p. 95). Nous avons donc tenté une nouvelle approche à l'aide de pêches plus

fréquentes. Nous avons choisi *Fritillaria pellucida* (Busch, 1851), parcequ'elle est caractéristique des appendiculaires du plancton de la saison froide à Villefranche-sur-Mer, lorsque la température est uniforme de 75 m à la surface avec des valeurs situées entre 14° et 13°C (Fenaux, 1959, 1963). De plus, nous avons déjà (Fenaux, 1963) établi une échelle servant à classer les stades de maturité sexuelle, ce qui permet d'éviter la détermination de l'âge des individus par mensuration.

Matériel et méthodes

Prélèvements

Le matériel étudié provient de pêches verticales, de 75 m à la surface, effectuées chaque jour (sauf impossibilité), vers 9 h du matin, sur des fonds de 80 m, à l'ouverture de la baie de Villefranche-sur-Mer (cf. point B in Fenaux, 1963). Le filet utilisé est du type Juday-Bogorov; ses caractéristiques sont les suivantes: diamètre 0,52 m, longueur 1,8 m, mailles en nytrell avec vide de 280 à 300 µ. La vitesse de remontée est d'environ 1 m/sec. Pour éviter toute détérioration (Fenaux, 1969) la pêche est fixée immédiatement à bord du bateau à l'aide de formol, de façon à ce que la concentration finale soit de 2% de formaldé-

hyde. Le volume filtré a été évalué à l'aide d'un volucompteur Tsurumi; sa valeur moyenne est de 12 m³ par trait vertical (Dallot, communication personnelle).

Détermination des stades

On sait que tous les appendiculaires sauf *Oikopleura dioica* sont hermaphrodites et protandriques. Nous avions (Fenaux, 1963) défini pour *Fritillaria pellucida* (Busch, 1851), 4 stades de maturité sexuelle.

Pour cette étude, nous avons introduit une petite modification à la classification précédente en divisant l'ancien stade I en stades O et I. Cette distinction a été jugée nécessaire pour cerner de plus près le début des générations, avant que la mortalité ait le temps de modifier de façon trop importante le nombre des individus éclos.

Le stade O comprend seulement les individus munis d'un ovotestis ou des deux glandes, ovaire et testicule, différenciées depuis peu. Le testicule est encore sphérique ou cylindrique, sans aucune extension latérale.

Mesures de la taille et du poids

La totalité des individus a été triée dans chaque pêche et les différents stades sexuels déterminés. Les troncs (distance entre la base de la lèvre supérieure et la paroi postérieure du tronc, à l'exclusion des expansions cuticulaires) ont été mesurés au micromètre oculaire (x 25), sur 50 individus pris au hasard dans chaque stade. Ces mensurations permettent d'établir une taille moyenne pour chacun des différents stades. Les individus de chaque groupe sont ensuite rincés au formiate d'ammonium pour éliminer l'eau de mer (Parsons *et al.*, 1961), puis placés dans de petites cupules en papier d'aluminium, tarées au préalable. Celles-ci séjournent ensuite pendant 48 h dans une étuve à une température de 60°C (Lovegrove, 1966); les cupules sont ensuite placées, pendant 2 h, dans un dessiccateur à la température du laboratoire, puis pesées à l'aide de l'électrobalance Cahn G 2. On calcule alors le poids moyen par individu pour chaque stade.

Résultats

Répartition annuelle

Dans la couche de 0 à 75 m, *Fritillaria pellucida* est présente toute l'année et sa période d'abondance la plus forte se

situe de novembre à mars. On trouvera dans le Tableau 1 le nombre mensuel moyen au mètre cube récolté au point B (d'après Fenaux, 1963).

Un exemple de variation relative par rapport au nombre total des appendiculaires est fourni par la Fig. 1, établie d'après les mêmes sources que le Tableau 1.

Ces résultats nous ont incité à effectuer notre série de pêches journalières de décembre 1971 à la fin avril 1972. Le dépouillement des tris a fait apparaître, au début et à la fin de cette période, une très forte instabilité quantitative et qualitative de la population. Cela nous a conduit à limiter notre analyse à une période s'étendant du 3 janvier au 6 avril.

Durée des générations et des stades

L'une des méthodes employées pour la mise en évidence des générations d'animaux à reproduction discontinue est l'étude des variations quantitatives des premiers stades pour déceler l'apparition d'une cohorte (ensemble des individus d'une espèce donnée nés pendant une période de temps limitée, qui vivent ensemble dans des conditions identiques, Neess et Dugdale, 1959). La durée de chaque cohorte correspond à l'intervalle qui sépare deux périodes d'abondance maximale.

A partir du 10 janvier, la courbe d'abondance du stade O (Fig. 2) montre un rythme assez net du tracé qui présente des maxima séparés par 14, 16, 17, 15 et 15 jours. L'étude des variations du pourcentage du stade O par rapport au nombre total des individus permet d'éliminer l'influence des variations de ce nombre total. Elle met en évidence (Fig. 3), d'une manière plus nette encore, le rythme précédent. Le seul changement consiste dans l'allongement d'une journée de la première période. Le stade O est le stade le plus proche de l'éclosion et par conséquent celui qui représente le mieux le nombre initial des individus composant une cohorte. Il semble donc qu'on puisse accorder aux pics figurant sur les courbes des Figs. 2 et 3 la valeur d'une indication de début des cohortes. Un certain nombre de maxima secondaires montre, comme on pouvait s'y attendre dans le milieu naturel, que la population échantillonnée n'est pas homogène, que plusieurs générations peuvent être mélangées, mais que certaines possèdent des effectifs supérieurs aux autres. C'est cette propriété qui permet de les mettre en évidence. Les 6 pics observés pendant la durée des prélèvements sépareraient donc 5 générations.

Le rythme des autres stades (Fig. 4) est moins facilement apparent que celui

Tableau 1. *Fritillaria pellucida*. Nombre mensuel moyen/m³.
Moyenne de deux années 1959 à 1961

août	sept.	oct.	nov.	déc.	janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin
2,5	2,3	1,5	4,2	3,5	7,6	13,2	3,3	1,5	2,6	3,4

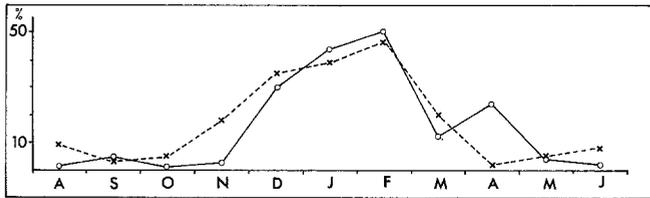


Fig. 1. *Fritillaria pellucida*. Variation mensuelle du pourcentage par rapport au nombre total d'appendiculaires dans la couche de 75 m à la surface. En trait continu: 1959-1960; en trait discontinu: 1960-1961

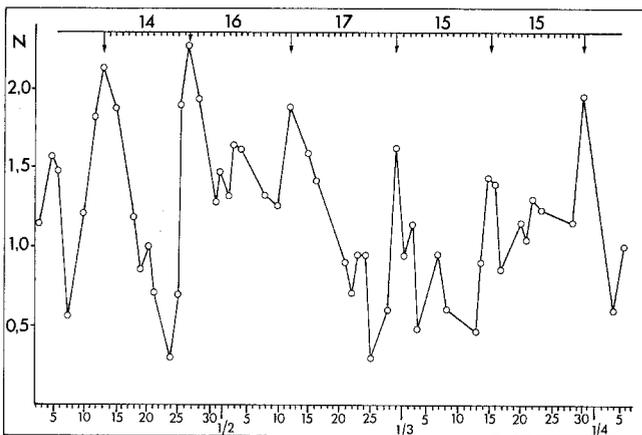


Fig. 2. *Fritillaria pellucida*. Variation du nombre d'individus au stade O. Ordonnée: $N = \log(n+1)$; abscisse: date

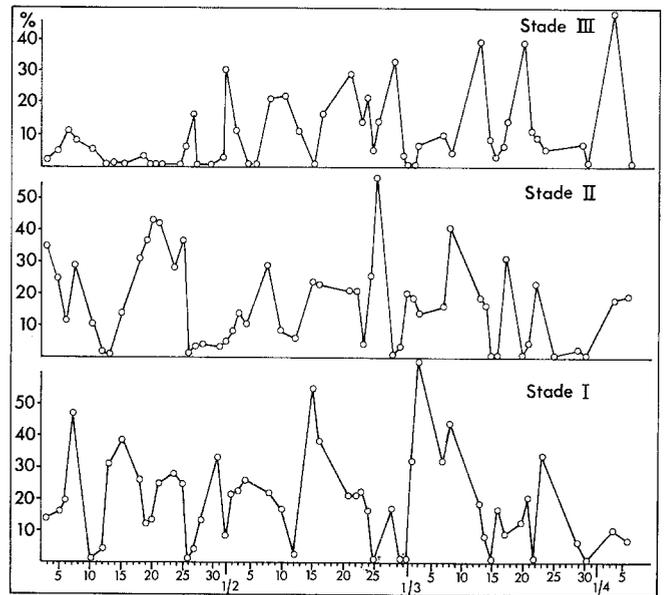


Fig. 4. *Fritillaria pellucida*. Pourcentages des stades I, II et III par rapport au nombre total d'individus. Ordonnée: pourcentages; abscisse: date

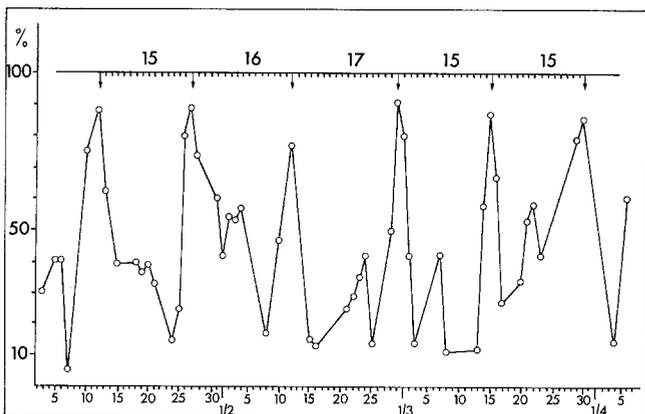


Fig. 3. *Fritillaria pellucida*. Pourcentages du stade O par rapport au nombre total d'individus. Ordonnée: pourcentage; abscisse: date

Tableau 2. *Fritillaria pellucida*. Chronologie des maxima des différents stades pendant deux cycles

Mois	Stades			
	O	I	II	III
Janvier	12	15	20	26
Fév./mars	29	3	8	13

du stade 0. Cela est probablement dû à la diminution du nombre des individus qui influence l'échantillonnage, ainsi qu'aux variations des différentes causes de mortalité qui interviennent au cours de la suite du développement. D'autre part, les différents parasites déjà signalés (Fenaux, 1963) ont un effet retardateur sur le développement des gonades. Il y a même destruction complète de ces dernières dans le cas du parasitisme par *Neresheimeria catenata*. Ces effets masquent donc souvent le déroulement normal du cycle sexuel et sont d'autant plus sensibles que les animaux sont plus âgés. Durant deux cycles cependant (12 au 27 janvier; 29 février au 15 mars), les maxima des différents stades se sont succédés avec un rythme pratiquement similaire (Tableau 2). Nous admettons que la répétition de cette chronologie n'est pas un effet du hasard mais reflète, par un concours de circonstances heureuses, le véritable déroulement des cycles. Le maximum du stade I se situe ainsi 3 jours après le maximum du stade 0, le stade II suit à 5 jours et le stade III également 5 jours plus tard.

En nous basant sur les résultats de pêches effectuées toutes les heures pendant 24 h, nous pensons qu'il y a moins de 24 h entre la fin du stade III et la ponte, c'est à dire la fin du stade IV (résultats non publiés). Trois à quatre jours après le maximum du stade III apparaît un nouveau maximum du stade 0. Les seules informations que nous ayons actuellement sur la durée qui sépare la fécondation de l'oeuf et l'éclosion de la larve, concernent *Oikopleura dioica* (Goldschmidt, 1903; Paffenhöfer, 1973). Chez cette espèce, à une température de 13°C environ, le phénomène se déroule en moins de 12 h et la première logette est sécrétée dans les 24 h qui suivent la ponte. Nous adopterons comme hypothèse de travail, des temps du même ordre pour *Fritillaria pellucida*. Nous admettons donc qu'en moyenne une génération dure 16 jours et que, pour une température de l'eau de mer du même ordre que celle utilisée dans les expériences de Paffenhöfer, la chronologie des stades est la suivante (Tableau 3):

Variations en taille et en poids

La mensuration de 50 individus de chaque stade nous a donné la possibilité de calculer les longueurs moyennes du tronc. Les valeurs obtenues, avec intervalle de confiance de la moyenne ($P = 0,05$) sont les suivantes: stade 0, $624 \mu \pm 28$; stade I, $956 \mu \pm 36$; stade II, $1261 \mu \pm 39$; stade III, $1428 \mu \pm 25$. La rareté des individus au stade IV, et leur état souvent défectueux ne nous a pas permis l'établissement d'une moyenne. Il semble toutefois que la taille des individus de varie pas significativement pendant les quelques 24 h que dure le stade IV. La plus grande partie de l'énergie assimilée à ce stade doit être utilisée pour l'accroissement des ovocytes qui vont être pondus peu après.

Ces mêmes lots d'individus, avec la même restriction pour le stade IV, ont été par la suite séchés et pesés; le poids moyen par individu a été calculé pour chaque stade. La phase ultime du stade IV, c'est à dire l'animal rempli d'oeufs complètement développés, juste avant la ponte, est très rarement rencontré dans les pêches, car le contact avec le filet suffit généralement à le faire éclater. Chez des individus un peu moins avancés dans leur développement, le nombre moyen des ovocytes comptés dans la cavité génitale a été de 85, avec un minimum de 77 et un maximum de 102.

Le poids de l'animal à l'éclosion a été assimilé à celui de l'oeuf. Ce dernier a été calculé d'après son diamètre au moment de la ponte qui est en moyenne très proche de 84μ et d'après sa densité. Cette densité est légèrement supérieure à celle de l'eau de mer puisque l'oeuf s'y enfonce lentement. Nous l'avons donc estimée à 1,04, juste un peu plus forte que la densité de l'eau de mer qui est de 1,03. Une variation de quelques centièmes n'aurait d'ailleurs qu'une très faible incidence sur la suite des calculs. Le poids humide obtenu est de 0,32 μg par oeuf. On a montré chez *Oikopleura dioica* (Petipa et al., 1970) que le poids sec de l'animal correspond à 10% du poids humide; nous prendrons ce chiffre pour l'oeuf de *Fritillaria pellucida*,

Tableau 3. *Fritillaria pellucida*. Chronologie des différents stades

Jours	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Stades	oeuf		0			I					II					III	IV

ce qui nous donne une estimation du poids sec égale à 0,032 µg.

On admettra, par hypothèse, que la perte des spermatozoïdes est approximativement compensée en poids par la maturation des ovocytes. Le stade IV aura ainsi un poids peu différent de celui du stade III. Cependant, si on veut tenir compte de la production du sperme rejeté à la mer à la fin du stade III, il faudra ajouter le poids équivalent à 85 oeufs, soit 2,72 µg.

Nous ne possédons pas d'observation sur la longueur du tronc au moment de l'éclosion. La relation qui lie le poids sec (P) en µg à la longueur (L) du tronc en µ (Fig. 5) peut être décrite par la formule suivante pour les valeurs se rapportant aux stades de 0 à III: $\text{Log } P = 3,21 \text{ Log } L - 9,11$. Le coefficient de corrélation est de 0,995. Si on continue cette droite vers le bas, au poids de l'oeuf qui est 0,032 µg, correspond une longueur d'environ 240 µ. Nous admettons cette valeur en supposant que la pente de la droite est la même pendant toute la vie de l'animal. Les différents chiffres mesurés ou calculés dans ce paragraphe sont réunis dans le Tableau 4.

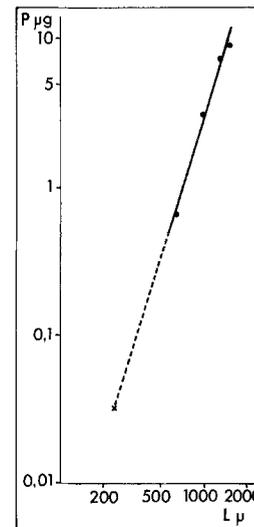


Fig. 5. *Fritillaria pellucida*. Relation d'allométrie liant le poids sec en ordonnée (P) à la longueur du tronc en abscisse (L). Equation de la droite de régression: $\log P = 3,21 \log L - 9,11$

Croissance en taille et en poids

En prenant pour base la chronologie établie auparavant, ainsi que les données rapportées dans le chapitre précédent, nous pouvons établir les variations de taille et de poids des individus en fonction de leur stade de développement et par conséquent de leur âge.

Accroissement de la taille

La courbe $L = f(t)$ représente l'accroissement de la longueur du tronc (Fig. 6). La comparaison avec les modèles théoriques de croissance habituellement envisagés (équations logistique, de Gompertz et de Bertalanffy) montre que cette courbe est assez bien décrite par le modèle de croissance logistique. L'application de l'équation

$$L = \frac{1428}{1 + e^{(1,60 - 0,48 t)}} \text{ donne des}$$

longueurs très proches de celles mesurées au cours de l'expérimentation (Fig. 6 et Tableau 5).

La croissance journalière absolue $\Delta L/\Delta t$ importante au départ (202 µ/jour), décroît assez régulièrement entre les stades suivants, passant successivement de 111 à 61 µ/jour puis à 33 µ/jour. Les valeurs entre les stades oeuf (larve à l'éclosion) et le stade III s'alignent sur une droite. Le coefficient de corrélation est de 0,999 et l'équation de la droite est: $\ln (\Delta L/\Delta t) = -0,29 t + 5,86$.

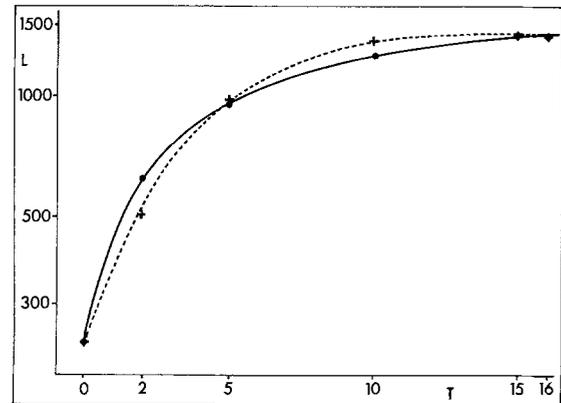


Fig. 6. *Fritillaria pellucida*. Courbes de croissance $L = f(t)$. En trait continu: données observées; en trait discontinu: données calculées d'après l'équation logistique. Ordonnée: longueur du tronc; abscisse: temps en jours

Tableau 4. *Fritillaria pellucida*. Longueurs (L) moyennes du tronc (µ) et poids secs moyens (µg) aux différents stades

Paramètres	Stades				
	oeuf	O	I	II	III
L tronc	240	624	956	1261	1428
Poids sec	0,032	0,68	3,20	7,56	9,12

Tableau 5. *Fritillaria pellucida*. Comparaison des longueurs (L) du tronc observées aux différents stades, avec celles calculées à l'aide de l'équation logistique

Paramètres	Stades					
	oeuf	O	I	II	III	IV
Δt	0	2	5	10	15	16
L observées	240	625	956	1261	1428	1428
L calculées	239	493	985	1372	1422	1424

Tableau 6. *Fritillaria pellucida*. Comparaison des poids (P) observés aux différents stades avec les poids calculés à l'aide de l'équation de Bertalanffy

Paramètres	Stades					
	oeuf	O	I	II	III	IV
Δt	0	2	5	10	15	16
P observés	0,032	0,68	3,20	7,56	9,12	9,12
P calculés		0,61	3,51	7,23	8,57	8,98

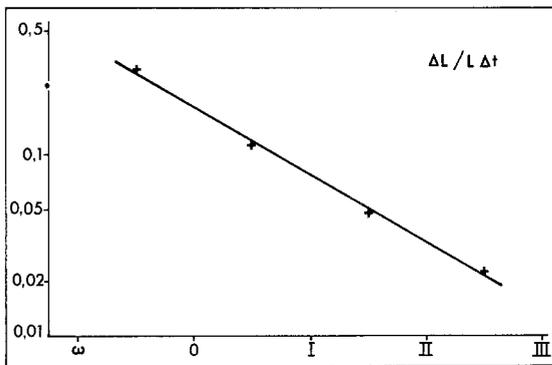


Fig. 7. *Fritillaria pellucida*. Croissance spécifique journalière. Ordonnée: $\ln (\Delta L / L \Delta t)$; abscisse: stades. Equation de la droite de régression: $\ln (\Delta L / L \Delta t) = -0,43 t - 0,37$

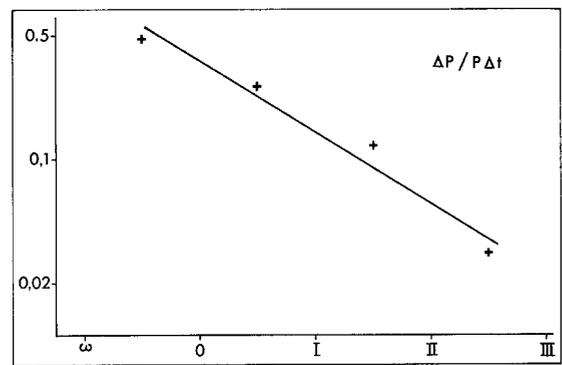


Fig. 9. *Fritillaria pellucida*. Croissance pondérale spécifique journalière. Ordonnée: $\ln (\Delta P / P \Delta t)$; abscisse: stades. Equation de la droite de régression: $\ln (\Delta P / P \Delta t) = -0,46 t + 0,35$

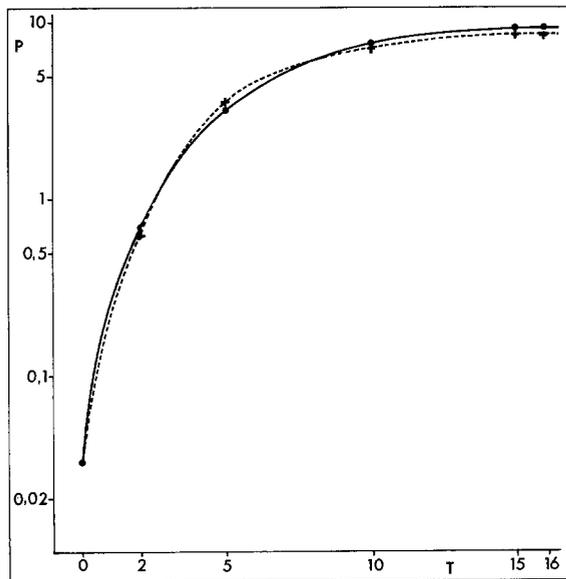


Fig. 8. *Fritillaria pellucida*. Croissance pondérale. $P = f(t)$. En trait continu: courbe observée; en trait discontinu: courbe calculée d'après l'équation de Bertalanffy. Ordonnée: poids en μg ; abscisse: temps en jour

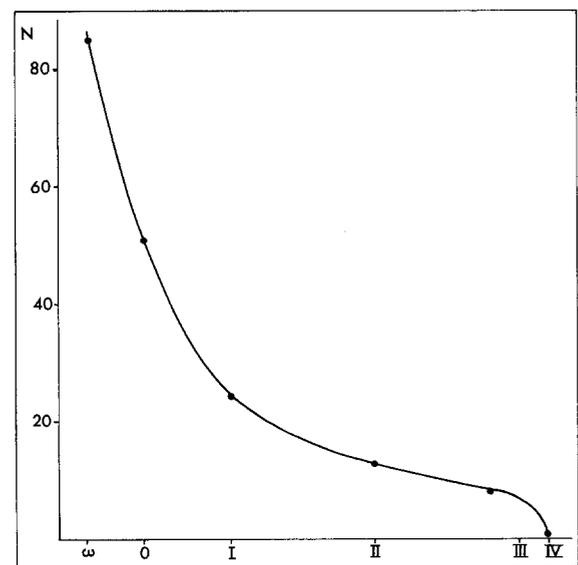


Fig. 10. *Fritillaria pellucida*. Courbe de survie théorique d'une ponte moyenne, dans une population en équilibre numérique. Ordonnée: nombre d'individus; abscisse: stades

La croissance spécifique journalière ou croissance par unité de longueur $(\Delta L/L \Delta t) = f(t)$ peut également être décrite par une droite (Fig. 7), dont le coefficient de corrélation est de 0,998. L'équation est la suivante: $\ln (\Delta L/L \Delta t) = -0,43 t - 0,37$.

Accroissement pondéral

La courbe $P = f(t)$ représente (Fig. 8) l'accroissement pondéral de *Fritillaria pellucida*. Cette courbe est remarquablement décrite par le modèle théorique de croissance de Bertalanffy exprimé sous la forme employée par Zaika (1969). L'équation $P = 9,12 (1 - e^{-0,26 t})^3$ donne, en fonction de t , des valeurs de poids très proches de celles mesurées au cours de l'expérimentation (Fig. 8 et Tableau 6).

La croissance pondérale journalière absolue $\Delta P/\Delta t$ est faible entre le stade oeuf et le stade 0 avec une valeur de 0,33 $\mu\text{g}/\text{jour}$. Elle augmente ensuite entre les stades suivants 0, I et II, atteignant respectivement 0,84 et 0,87 $\mu\text{g}/\text{jour}$. Elle reprend entre les stades II et III une valeur proche de celle du début avec 0,31 $\mu\text{g}/\text{jour}$.

Les valeurs de $(\Delta P/\Delta t)$ entre le stade oeuf et le stade III s'alignent sur une parabole qui est très bien décrite par l'équation: $\ln (\Delta P/\Delta t) = -0,12 t^2 + 1,22 t - 3,07$.

L'évolution de la croissance pondérale journalière spécifique ou croissance par unité de poids $(\Delta P/P \Delta t) = f(t)$ peut être décrite par une droite (Fig. 9). Le coefficient de corrélation est de -0,982 et l'équation de la droite est la suivante: $\ln (\Delta P/P \Delta t) = -0,46 t + 0,35$.

Dynamique de la Population

Nous avons d'après les courbes d'abondance des Figs. 2 et 3 déterminé 5 générations ou cohortes pendant la durée des prélèvements. Pour la suite de nos calculs nous prendrons en considération les seuls individus faisant partie de ces cohortes, c'est à dire entre le premier et le sixième pic. Deux mille trois cent trente cinq individus ont été récoltés au cours de 45 prélèvements. Si on rapporte ce chiffre au volume total des eaux filtrées soit 540 m^3 , la faible densité de cette espèce apparaît mieux, puisque la moyenne des individus capturés est de 4,3/ m^3 . Le maximum a été de 21/ m^3 et le minimum de 0,5/ m^3 .

Pour obtenir les effectifs moyens d'une cohorte, nous avons divisé les nombres totaux par 5. Etant donné que, pendant la durée de ces générations, les températures ont varié de moins de 1°C, les différences entre les cohortes sont

probablement dues en grande partie à l'échantillonnage et le travail sur une moyenne ne peut qu'atténuer cette influence.

Le nombre des individus récoltés pendant la durée d'une cohorte moyenne se rapporte à 108 m^3 d'eau filtrée. Il varie avec les stades de la façon suivante: stade 0, 248; stade I, 116; stade II, 64; stade III, 37; stade IV, 2,4. Le nombre moyen d'oeufs correspondant à 2,4 individus en état de pondre, c'est à dire à la fin du stade IV, est de $85 \times 2,4 = 204$, soit un chiffre inférieur à celui des individus récoltés au stade 0. Le nombre des spécimens qui ont été récoltés au stade IV est donc forcément trop faible pour correspondre à la réalité. Les autres données montrent que le nombre des individus entre le stade I et le stade III décline comme une fonction inverse du temps avec un taux constant puisque le coefficient de corrélation est de 0,999. Cette fonction est une droite qui peut être décrite par la formule $\ln N = -0,11 t + 5,32$; N étant le nombre d'individus au temps t et t le nombre de jours écoulés depuis le stade oeuf. Pour aligner le stade 0 avec le stade I, une autre fonction du même type est nécessaire qui est donnée par la formule $\ln = -0,25 t + 6,02$. La droite représentative coupe l'axe des origines au point 6,02. Cet axe correspond au stade oeuf, et, si nous admettons qu'il n'y a pas de changement du taux de mortalité entre l'éclosion et le stade 0, le nombre d'oeufs sera représenté par l'exponentielle de 6,02 soit 411. Etant donné le nombre moyen d'oeufs par individu (85), 411 correspondrait à 4,8 individus/ m^3 au stade IV, soit à un chiffre double de celui obtenu dans les comptages. Nous reviendrons sur ce problème un peu plus loin.

Chaque stade est donc maintenant défini par un certain nombre d'individus qui nous permettent de calculer les pourcentages moyens qui subsistent successivement aux différents stades. Ils sont respectivement de 60,4% entre le stade oeuf et le stade 0; de 46,5% entre 0 et I; de 55,1% entre I et II; de 57,6% entre II et III; et de 11,8% entre III et IV. En rapportant ces pourcentages aux nombres d'oeufs pondus par un individu, nous pouvons calculer les différents nombres d'animaux subsistant théoriquement aux stades successifs. Nous trouvons ainsi, en arrondissant les résultats: stade oeuf, 85; stade 0, 51; stade I, 24; stade II, 13; stade III, 8; stade IV, 1. Ces chiffres nous permettent d'établir la courbe de survie d'une ponte moyenne de *Fritillaria pellucida* (Fig. 10). On trouvera ci-dessous (Tableau 7)

Tableau 7. *Fritillaria pellucida*. Résumé des différentes données quantitatives

Paramètres	Stade					
	oeuf	O	I	II	III	IV
Nombres comptés		1238	580	318	187	12
Nombres moyens par cohorte		248	116	64	37	2,4
Nombres par cohorte, rectifiés	411	248	116	64	37	4,8
Nombre moyen/m ³	3,81	2,30	1,07	0,59	0,34	0,04
Pourcentages successifs	100	60,4	46,5	55,1	57,6	11,8
Nombre rapportés à une ponte	85	51	24	13	8	1

les différentes données citées dans ce chapitre.

Si on admet qu'il n'y a pas de recrutement pendant la période considérée, nous pouvons calculer le taux moyen de mortalité instantané:

$$m = \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{N_i - 1}{N_i} \quad (\text{Edmondson et Win-}$$

berg, 1971). Les chiffres obtenus sont, comme cela est normal, proches de ceux caractérisant la pente des équations précédentes: $m \text{ O} = 0,252$; $m \text{ I} = 0,255$; $m \text{ II} = 0,119$; $m \text{ III} = 0,110$; $m \text{ IV} = 2,14$. Cela permet maintenant de déterminer, pour chaque période insterstage, le taux de mortalité finie M exprimée en pourcentage de N . $M = (1 - e^{-m}) \times 100$, qui donne les valeurs suivantes: $M \text{ O} = 22,3\%$; $M \text{ I} = 22,5\%$; $M \text{ II} = 11,2\%$; $M \text{ III} = 10,4\%$; $M \text{ IV} = 88,2\%$.

Nous avons déjà vu plus haut que le nombre des individus récoltés au stade IV ne pouvait correspondre à la réalité. Même après la correction que nous avons apportée, il reste un taux de mortalité entre les stades III et IV qui est très nettement plus élevé qu'entre les autres stades. Les explications à cet état de fait peuvent être classées en deux groupes. (1) Les individus au stade IV sont effectivement plus nombreux que ne le laissent paraître les prélèvements et ils sont mal échantillonnés du fait de leur brièveté, mais, dans ce cas, les individus au stade O seraient plus nombreux. Pour expliquer le nombre récolté, il faudrait qu'il y ait une perte importante entre le stade oeuf et le stade O. (2) Il y a réellement, *in situ*, un nombre de fritillaires au stade IV inférieur à ce qu'on pouvait prévoir d'

après le taux moyen de mortalité observé entre les autres stades. Le nombre faible des individus pourrait être dû à la fragilité physiologique des animaux au moment de l'émission des spermatozoïdes qui intervient à la fin du stade III.

Production

Nous avons maintenant tous les éléments nécessaires au calcul de la production d'une cohorte au mètre cube. Cette production pendant un temps Δt , entre T_1 et T_2 , est égale à l'accroissement de poids ΔP des individus N_2 (au m³) restant au temps T_2 , augmenté du gain de poids moyen $\Delta P/2$ des individus $N_1 - N_2$ (au m³) éliminés entre T_1 et T_2 . On a donc:

$$\text{Production/m}^3 = N_2 \Delta P + (N_1 - N_2) \frac{\Delta P}{2},$$

ce qui revient à production/m³ =

$\Delta P \left(\frac{N_2 + N_1}{2} \right)$. Pour avoir la production journalière, il faut diviser par t , on a alors:

$$\text{Production/m}^3/\text{jour} = \frac{\Delta P}{t} \left(\frac{N_2 + N_1}{2} \right).$$

Nous avons effectué ces calculs pour chaque cohorte, en nous fondant sur les chiffres réels, puis sur une cohorte théorique moyenne avec les chiffres rectifiés qui figurent dans le Tableau 7. On trouvera, à titre d'exemple, sur le Tableau 8, le détail des opérations ayant servi à l'estimation de la biomasse et de la production journalière au mètre cube d'une cohorte théorique moyenne.

La production moyenne journalière au mètre cube de *Fritillaria pellucida* entre

Tableau 8. *Fritillaria pellucida*. Calcul de la biomasse et de la production journalière au mètre cube, d'une cohorte théorique moyenne

Stades	N/m^3	$P/in-$ dividus	ΔP	$\Delta P/\Delta t$	Biomasse ($\mu g/m^3$)	Production ($mg/m^3/jour$)
oeuf	3,81	0,03			0,11	
O	2,30	0,68	0,65	0,33	1,56	1,01
I	1,07	3,20	2,52	0,84	3,42	1,42
II	0,59	7,56	4,36	0,87	4,46	0,72
III	0,34	9,12	1,56	0,31	3,10	0,14
IV	0,04	11,52	2,40	2,40	0,46	0,46

Tableau 9. *Fritillaria pellucida*. Biomasse, production et rapport P/B pendant les différentes cohortes décelées entre le 12 janvier et le 30 mars 1972

Cohortes	Biomasse ($\mu g/m^3$)	Production ($\mu g/m^3/jour$)	P/B
1ère	12,68	4,16	0,328
2ème	17,14	5,27	0,307
3ème	25,64	5,33	0,208
4ème	5,34	1,33	0,249
5ème	5,56	1,78	0,320

le 12 janvier et le 30 mars 1972 est donc égale à 3,75 μg pour une biomasse de 13,11 $\mu g/m^3$. Le rapport P/B journalier a une valeur de 0,286.

Les résultats des calculs basés sur les chiffres réels des animaux récoltés sont indiqués dans le Tableau 9.

On voit ainsi qu'il y a eu des variations assez importantes des différents paramètres et que la production la plus forte a été observée en mars où elle a toujours dépassé 5 $\mu g/m^3/jour$. Le calcul des moyennes nous donne ici 13,27 pour la biomasse, 3,57 pour la production et 0,269 pour le rapport P/B . Ces chiffres sont très proches de ceux obtenus pour la cohorte théorique moyenne. Les différences sont dues au fait que, dans les chiffres réels, les oeufs ne sont pas pris en compte et les stades IV n'ont pas été ajustés.

Discussion

Tous les travaux qui cherchent à estimer la production secondaire d'une espèce, comportent une part d'hypothèse plus ou moins importante. Ce travail n'échappe pas à cette règle et nous sommes par-

faitement conscient d'un certain nombre de critiques qui peuvent être formulées tant en ce qui concerne les méthodes que les hypothèses.

Ces faiblesses sont inhérentes aux méthodes actuelles et se rencontrent dans la plupart des travaux de ce type. Les modèles plus ou moins théoriques qui en ressortent servent de base de comparaison entre les différentes espèces et, dans le cas présent, nos résultats s'accordent assez bien avec ceux de Zaika (1969) pour *Oikopleura dioica*. Cette espèce d'appendiculaire, à tendance fortement néritique, possède des caractéristiques pondérales (Paffenhöfer, 1973), peu différentes de celles rencontrées chez *Fritillaria pellucida*. Comme le régime alimentaire des deux espèces est analogue et que l'étude de leur développement s'est effectuée dans des conditions thermiques proches, une comparaison de leur production doit être possible. Zaika a montré qu'en Mer Noire, durant 4 mois pendant lesquels la température moyenne était de 14°C, la production de *O. dioica* était de 20 mg/m^3 pour une densité d'environ 200 individus/ m^3 . Cela signifie une production moyenne de 167 $\mu g/m^3/jour$ pour 200 spécimens soit 0,835 $\mu g/individu/jour$. Notons que l'auteur ne tient pas compte des oeufs dans ces chiffres. Si on applique la même restriction, c'est à dire si on se base sur la production moyenne "réelle" (Tableau 9) la production trouvée à Villefranche-sur-Mer pour *F. pellucida* et qui est de 3,57 $\mu g/m^3/jour$, s'applique à 4,33 individus. Cela correspond à une production moyenne de 0,825 $\mu g/individu/jour$, très proche donc de celle calculée pour *O. dioica*.

La faible densité de *Fritillaria pellucida* aboutit à une production au mètre cube réduite; quantitativement le rôle de cette espèce est certainement peu important dans la production secondaire des "herbivores" de la baie de Ville-

franche. Les appendiculaires ne jouent pas toujours un rôle aussi mineur, dans certains sites ils peuvent être particulièrement nombreux. Zaika (1969), par exemple, souligne le rôle important de *Oikopleura dioica* dans la production de la zone côtière de la Mer Noire. Une fantastique pullulation de cette même espèce a été observée (Seki, 1973) dans le Saanich Inlet de l'île de Victoria (B.C.) en juin et juillet 1968; les comptages ayant montré une densité moyenne, pendant une semaine, entre 5 m et la surface, de 4300 individus/m³, avec des pics à 25000. L'évaluation de la production pour la densité moyenne (en prenant les chiffres de Zaika) se situe aux environs de 3,5 mg/m³/jour. Cette prolifération ne constitue pas un fait unique puisque je l'ai constaté, dans le même site de Victoria, en mai 1972. Comme ce phénomène s'est produit (Seki, 1973) après un fort "bloom" de phytoplancton, il est possible que d'autres espèces puissent rencontrer des conditions similaires dans quelques cas particuliers, dont les "upwellings" pourraient être un exemple.

Signalons enfin que, lorsqu'on parle de la production des appendiculaires, on oublie généralement la fabrication des logettes (oikopleures) ou des pièges filtrants (fritillaires). Ces ensembles, secrétés par la couche oïkoplastique, sont constitués en grande partie par des mucosubstances (Körner, 1952; Fenaux, 1963). On ne connaît pas chez *Fritillaria pellucida* le rythme de sécrétion, qui atteint pour *Oikopleura dioica*, 4 à 6 logettes par 24 h (Fenaux, 1971; Paffenhöfer, 1973). La production de ces sécrétions est intéressante: parcequ'elle représente une libération de matière organique faible mais fréquente dans la mer; parce que ces formations constituent, avant leur désagrégation, des agrégats particulaires qui sont broutés par certains copépodes et forment ainsi un élément très particulier de la chaîne trophique dans le milieu pélagique (Alldredge, 1972).

Littérature citée

Alldredge, A.: Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. *Science*, N.Y. 177, 885-887 (1972)
 Bertalanffy, A. von: A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* 10, 181-213 (1938)
 Edmondson, W.T. and G.C. Winberg: A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters, 358 pp. I.B.P. Handbook no. 17. Oxford and Edinburgh: Blackwell 1971

- Fenaux, R.: Observations écologiques sur les appendiculaires du plancton de surface dans la baie de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Inst. océanogr. Monaco* 56 (1141), 1-26 (1959)
 - Ecologie et biologie des appendiculaires méditerranéens (Villefranche-sur-Mer). *Vie Milieu (Suppl.)* 16 (8), 1-142 (1963)
 - Sur l'état de conservation des appendiculaires dans le matériel des expéditions. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris* 40, 934-937 (1969)
 - Titres et travaux (xérogaphie), 26 pp. Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer 1971
 Goldschmidt, R.: Notiz über die Entwicklung der Appendicularien. *Biol. Zbl.* 23, 72-76 (1903)
 Körner, W.F.: Untersuchungen über die Gehäusebildung bei Appendicularien, (*Oikopleura dioica* Fol). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 41, 1-53 (1952)
 Lovegrove, T.: The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. *In: Some contemporary studies in marine science*, pp 429-467. Ed. by H. Barnes, London: Allen & Unwin 1966
 Neess, J.C. and R.C. Dugdale: Computation of production for populations of aquatic midge larval. *Ecology* 40, 425-430 (1959)
 Paffenhöfer, G.-A.: The cultivation of an appendicularian through numerous generations. *Mar. Biol.* 22, 183-185 (1973)
 Parsons, T.R., K. Stephens and J.D.H. Strickland: On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. *J. Fish. Res. Bd Can.* 18, 1001-1016 (1961)
 Petipa, T.S., E.V. Pavlova and G.N. Mironov: The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. *In: Marine food chains*, pp 142-167. Ed. by J.H. Steele. Edinburgh: Oliver & Boyd 1970
 Seki, H.: Red tide of *Oikopleura* in Saanich Inlet. *La Mer (Bull. Soc. franco-jap. Océanogr.)* 2, 153-158 (1973)
 Wyatt, T.: Production dynamics of *Oikopleura dioica* in the southern North Sea, and the role of fish larvae which prey on them. *Thalassia jugosl.* 7 (1), 435-444 (1971)
 - The biology of *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis* in the Southern Bight. *Mar. Biol.* 22, 137-158 (1973)
 Zaika, V.E.: Age-structure dependence of the "specific production" in zooplankton populations. *Mar. Biol.* 1, 311-315 (1968)
 - Sur la production des appendiculaires et des *Sagitta* dans la zone nêritique de la Mer Noire. [En Russe]. *Biologie Mer (Kiev: Naukova Dumkaa)* 17, 65-76 (1969)

Dr. Robert Fenaux
 Station Zoologique
 06 230 Villefranche-sur-Mer
 France