

Température, démographie et mixis chez un rotifère héléoplanctonique, *Epiphanes brachionus* (Ehrb.)

R. Pourriot¹
C. Rougier²

Mots-clés : caractères démographiques, reproduction sexuée, croissance de population, rotifère, *Epiphanes brachionus*.

Les auteurs étudient au laboratoire et à diverses températures quelques caractéristiques de la production de femelles mictiques. La durée du développement juvénile (Dj) de femelles mictiques non fécondées ne montre pas de variabilité intraspécifique. Les durées de développement embryonnaire (De) et juvénile diffèrent chez les deux types de femelles, amictiques et mictiques. Toutefois, elles varient en sens contraire de sorte que le temps de génération (De + Dj) est peu variable (mécanisme de compensation). Dans une gamme de températures normales pour l'espèce (10-20 °C), le taux net de reproduction, Ro, ne varie pas et se situe à environ 30 œufs par femelle amictique ou mictique.

La production de femelles mictiques (dont les œufs subissent une méiose) est contrôlée par la température et la densité de population. La température semble le facteur primordial dans la mixis chez cette espèce vivant dans un environnement fluctuant. La production de ce type de femelles et des œufs de durée qu'elles pondent après fécondation, est supérieure à température élevée (20 > 14 > 10 °C). Du fait d'une proportion élevée de femelles mictiques, le taux de croissance de population à 14 °C est inférieur à celui obtenu à 10 °C. Outre la production de propagules (propagation de l'espèce dans l'espace et le temps), la mixis contribue à la régulation de la croissance des populations aux températures chaudes.

Temperature, demographic characters and mixis in the heleoplanktonic rotifer *Epiphanes brachionus* (Ehrb.)

Keywords : demographic characters, sexual reproduction, population growth, rotifer, *Epiphanes brachionus* (Ehrb.).

Some characteristics of the mictic females production are studied at various temperatures under laboratory conditions. The duration of juvenile development of unfertilized mictic females (umf) does not show intraspecific variability. Durations of embryonic (De) and of juvenile development (Dj) are different for amictic females and for umf. However, De and Dj vary in opposite direction so that the generation time (De+Dj) is almost constant (compensatory mechanism). In a range of normal temperature for the species (10-20 °C), the net reproduction rate, Ro, does not vary and is approximately 30 eggs per female in the two female types.

The production of mictic females (whose eggs undergo meiosis) is controlled by temperature and population density. Temperature seems to be the primordial factor in the mixis in this fluctuating environment living species. The production of type of females and resting eggs laid (produced) after fertilization, is greater at higher temperature (20 > 14 > 10 °C). At 14 °C, because of a high proportion of mictic females, the population growth rate is lower than that obtained at 10°C. In addition to the production of propagules (propagation of the species in space and time), mixis contributes to the regulation of the population growth at higher temperatures.

1. Introduction

La température est un des facteurs les plus étudiés dans la dynamique des populations parthénogénétiques de Rotifères. En revanche, son rôle dans la re-

production bisexuée (ou mixis), apparaît plus modeste versus ceux, fréquemment cités, de la densité de population, de l'âge, de la nourriture (Pourriot & Clément 1981, Pourriot & Snell 1983, Gilbert 1993). Récemment, Gomez et al.(1997) ont montré l'importance de la température, liée à la salinité, dans la reproduction et l'isolement génétique des espèces sympatriques du complexe *Brachionus plicatilis* (O.F.M). Or, comme cette super-espèce d'eau saumâtre, la plupart des espèces dulçaquicoles de la famille des Brachionidae et, en particulier, toutes celles utilisées au laboratoire vi-

1. Université Paris 6, Laboratoire de Géologie Appliquée, UMR 7619, B 123, 4 place Jussieu, F - 75252 Paris Cedex 05.

2. Université Montpellier II, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale, UMR 5556, Case 93, F - 34095 Montpellier Cedex 5.

vent dans des habitats à forte variabilité temporelle : zone littorale de lacs, mares permanentes ou temporaires. A cette instabilité de l'habitat correspond une hétérogénéité génétique aboutissant à l'existence de nombreux clones pouvant produire, dans des conditions définies, une forte proportion de femelles mictiques aussi bien en laboratoire qu'en milieu naturel (Serra & Carmona 1993, Carmona et al. 1995).

On pourrait s'attendre que dans ces milieux thermiquement instables, la température joue chez les espèces dulçaquicoles un rôle de signal déclenchant la mixis, comme le fait la photopériode chez *Notommata copeus* Ehrb. (Pourriot & Clément 1981). Taxonomiquement et écologiquement proche des Brachionidae, *Epiphanes brachionus*, espèce ovigère strictement phytophage (Pourriot 1965), constitue aussi un bon modèle pour ce type d'études. Le présent travail rassemble des données antérieures non publiées concernant l'influence de la température sur quelques variables démographiques des femelles mictiques non fécondées et sur l'influence du groupement, de la densité de population, de la température et leur interaction sur la reproduction sexuée (mixis) de cette espèce.

2. Matériel et méthodes

Les techniques de culture et les conditions d'élevage déjà publiées (Pourriot 1965, 1973) seront rappelées brièvement.

Epiphanes brachionus est couramment maintenue au laboratoire en élevage clonique dans une eau de source faiblement minéralisée, à une température de 20 ± 1 °C, sous un éclairage naturel. Elle est alimentée de flagellés verts ou bruns (*Haematococcus pluvialis* ou *Cryptomonas curvata*), ces derniers étant seuls utilisés comme nourriture dans les expériences. La nourriture est toujours fournie en léger excès.

Les flagellés sont cultivés en milieu synthétique minéral classique (*H. pluvialis*) enrichi en extrait de terre (20 %, *C. curvata*), à la température ambiante et sous un éclairage naturel.

Trois séries d'expériences ont été réalisées :

— Dans la première, le nombre de descendants par femelle (R_0), les temps de développement embryonnaire (De) et post-embryonnaire ou juvénile (Dj) ont été évalués chez les femelles mictiques non fécondées, donc pondant des œufs mâles haploïdes, à 10 et 20 °C. Ces valeurs ont été comparées à celles obtenues dans les mêmes conditions avec des femelles amictiques, donc pondant des œufs femelles diploïdes. Ces expériences sont réalisées en enceintes thermostatées (± 1 °C) non éclairées. Chaque femelle est isolée dans

une cellule contenant 1 ml de milieu (non renouvelé au cours de l'expérience) et placée en chambre humide ;

— Dans la deuxième série expérimentale, plusieurs conditions de densité de population et de groupement ont été testées à deux températures, 14 et 20 °C.

A 14 °C, l'expérience comportait :

- 3 lots de 6 jeunes femelles amictiques dans 10 ml ;
- 4 lots de 1 jeune femelle amictique dans 1,7 ml ;
- 4 lots de 2 jeunes femelles amictiques dans 10 ml ;
- 6 lots de 1 jeune femelle amictique dans 5 ml.

Les jeunes femelles écloses dans la descendance des 5 premiers jours ont été isolées jusqu'à la ponte de leur premier œuf indiquant leur nature, amictique (gros œuf femelle) ou mictique (petit œuf mâle).

A 20 °C, ont été suivis durant les 6 premiers jours de ponte :

- 4 lots de 6 jeunes femelles amictiques dans 1,5 ml ;
- 3 lots de 6 jeunes femelles amictiques dans 3 ml ;
- 15 lots de 1 jeune femelle amictique dans 0,5 ml.

La nature de leur descendance a été déterminée comme précédemment.

Les jeunes femelles testées sont acclimatées aux conditions expérimentales (température et nourriture) pendant 3 à 6 jours.

Les valeurs moyennes sont fournies avec leur écart type. L'homogénéité ou l'hétérogénéité des valeurs de Dj ou des taux de femelles mictiques dans les lots différents par la densité de population, le groupement des femelles initiales ou la température a été testée par des analyses de variance. Le nombre de femelles expérimentées (donc, *à fortiori*, l'effectif de leur descendance) étant supérieur à 30, la distribution des valeurs a été assimilée à une distribution normale.

La troisième série expérimentale consiste en un suivi autant que possible journalier d'une population en croissance établie à partir de 20 jeunes isolés dans 20 ml de milieu à deux températures (10 et 14 °C). Les jeunes éclos au cours des 18 premiers jours de ponte sont isolés jusqu'à leur propre ponte afin de déterminer leur nature.

2. Résultats

2.1. Données démographiques

2.1.1. Absence de variations entre clones

Le temps de développement juvénile d'une femelle mictique non fécondée a été mesuré à 20 °C dans 4

clones (le clone initial et trois clones issus d'œufs de durée) à différentes époques de l'année, donc à des éclaircissements variables.

Une analyse de variance portant sur ces 4 clones (représenté chacun par 15 à 30 individus) montre que Dj ne diffère pas significativement ($F = 6,77$ pour $F_{3,63} \# 8,5$).

L'ensemble des mesures (110 individus) a donc été considérée comme un échantillon homogène et la valeur moyenne obtenue est : $Dj = 20,6 \pm 1,3$ heures.

2.1.2. Comparaison femelles mictiques-femelles amictiques

La durée du développement embryonnaire et celle du développement juvénile ont été mesurées simultanément chez les deux types de femelles à 20 ± 1 °C ainsi que Dj à 10 ± 1 °C (Tableau 1).

Le taux net de reproduction de femelles amictiques à 14 °C est de $29,5 \pm 4,1$ (13 ind.). Celui de femelles mictiques à 10°C est de $30,1 \pm 2,2$ (6 ind.). Ces valeurs ne diffèrent pas significativement de celles obtenues précédemment à 20 °C : $31,09 \pm 0,9$ et $28,3 \pm 1,2$ (Pourriot & Rieunier 1973).

2.2. Température et reproduction sexuée

2.2.1. Influence de la température, de la densité de population et du groupement

Les résultats de ces expériences sont résumés dans le tableau 2.

Des analyses de variance faites sur les résultats bruts à chaque température montrent qu'il n'existe aucune différence significative entre les divers groupements et densités de population testés, les variations intra-groupes étant importantes. Il est à noter toutefois que, à 14 °C, le taux de femelles mictiques chez les descendants de femelles isolées est légèrement inférieur à celui des femelles groupées, toutes densités de population confondues (la différence est significative à $p < 0,06$).

En revanche, une analyse de variance prenant en compte le facteur température montre que les taux de femelles mictiques diffèrent significativement ($F = 41,7$; $p < 0.0015$) en fonction de la température, tous groupements et densités de population confondus.

2.2.2. Température, mixis et croissance de population

La croissance de deux populations, l'une à 10 °C, l'autre à 14 °C, a été suivie pendant 18 jours. En condi-

Tableau 1. Durées (en heures + e.t.) de développement embryonnaire (De) et juvénile (Dj) de femelles amictiques et mictiques non fécondées d'*E. brachionus* (présent travail), d'*E. senta* (d'après Ferris 1932) et de *Brachionus rubens* (d'après Pilarska 1972) ; le temps de génération, Tg, est la somme des précédents; entre parenthèses, le nombre de femelles testées.

Table 1. Durations (in hours + s.d.) of embryonic development (De), of juvenile development (Dj) in amictic and unfertilized mictic females in *E. brachionus* (present paper), *E. senta* (from Ferris 1932) and *Brachionus rubens* (from Pilarska 1972). Generation time, Tg = De + Dj. Number of tested females in brackets.

	T °C		amictiques	mictiques
<i>E. brachionus</i>	20 + 1	De	17,6 + 0,9 (8)	21,3 + 2,1 (13)
		Dj	25,6 + 2,0 (13)	20,6 + 1,2 (62)
		Tg	43,2	41,9
<i>E. senta</i> (113)	16-17	Dj	68,6 + 3,6 (14)	64,7 + 2,0 (15)
		De	22,3 + 3,2 (184)	22,5 + 2,1
		Dj	41,7 + 4,3 (184)	42,7 + 8,0
		Tg	64,0	65,2
<i>B. rubens</i>	21 + 0,4	De	12,2 + 2,4 (104)	7,4 + 1,2 (86)
		Dj	43,2 + 7,2 (104)	48,0 + 12 (86)
		Tg	54,4	55,4

Tableau 2. Taux moyens (% \pm e.t.) de femelles mictiques observés après 5 (à 14 °C) ou 6 (à 20 °C) jours de ponte, dans des conditions de température, de groupement et de densité de population variés. Ni : nombre d'individus, fam : femelles amictiques, fm : femelles mictiques.

Table 2. Mean rates (% \pm s.d.) of mictic females observed in 5 (at 14 °C) or 6 (at 20 °C) days of eggs laying, in various conditions of temperature, grouping and population density. Ni : number of tested females, fam : amictic females, fm : mictic females.

T °C	Ni/ml	N replicats	N fam	N fm	% fm
14	1/1,7	4	25	21	46,1 + 0,5
14	6/10	3	61	82	58,1 + 0,3
14	1/1,5	6	43	34	43,3 + 0,6
14	2/10	4	38	47	55,5 + 0,9
20	6/3	3	63	202	77,8 + 0,8
20	6/1,5	4	75	254	77,7 + 0,5
20	1/0,5	15	56	206	79,4 + 0,3

tions d'alimentation non limitée, la croissance est exponentielle avec un taux plus élevé à 10 °C ($r = 0,34$) qu'à 14 °C ($r = 0,28$), contrairement au résultat attendu (Fig. 1).

Après une période de latence due au faible nombre initial d'individus, le nombre de femelles mictiques augmente avec la densité de population aux deux températures mais plus fortement à 14 °C (Fig. 2A). Enfin, si le taux de femelles mictiques *versus* la densité de population est à peu près constant à 10 °C (absence de régression), il croît avec celle-ci à 14 °C (régression significative à $p < 0,007$, $r = 0,932$, $N = 10$, Fig. 2B).

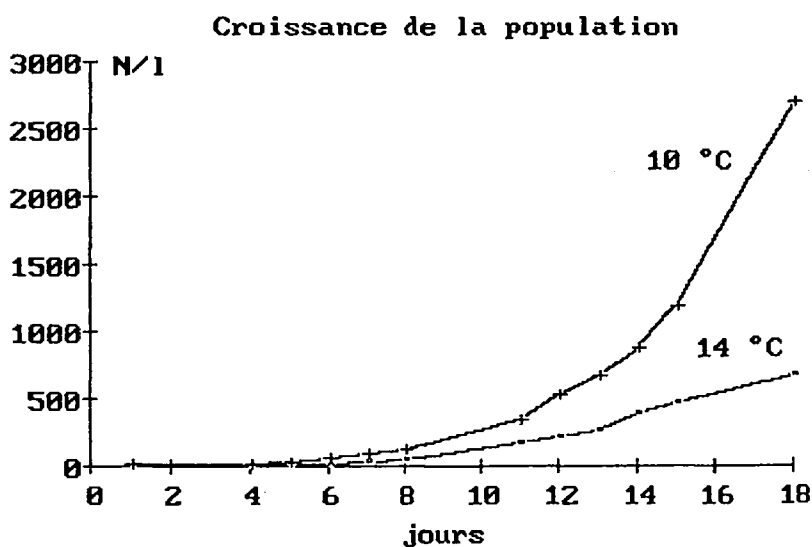


Fig. 1. Courbes de croissance au laboratoire d'*Epiphanes brachionus* à deux températures.

Fig. 1. Laboratory population growth of *Epiphanes brachionus* at two temperatures.

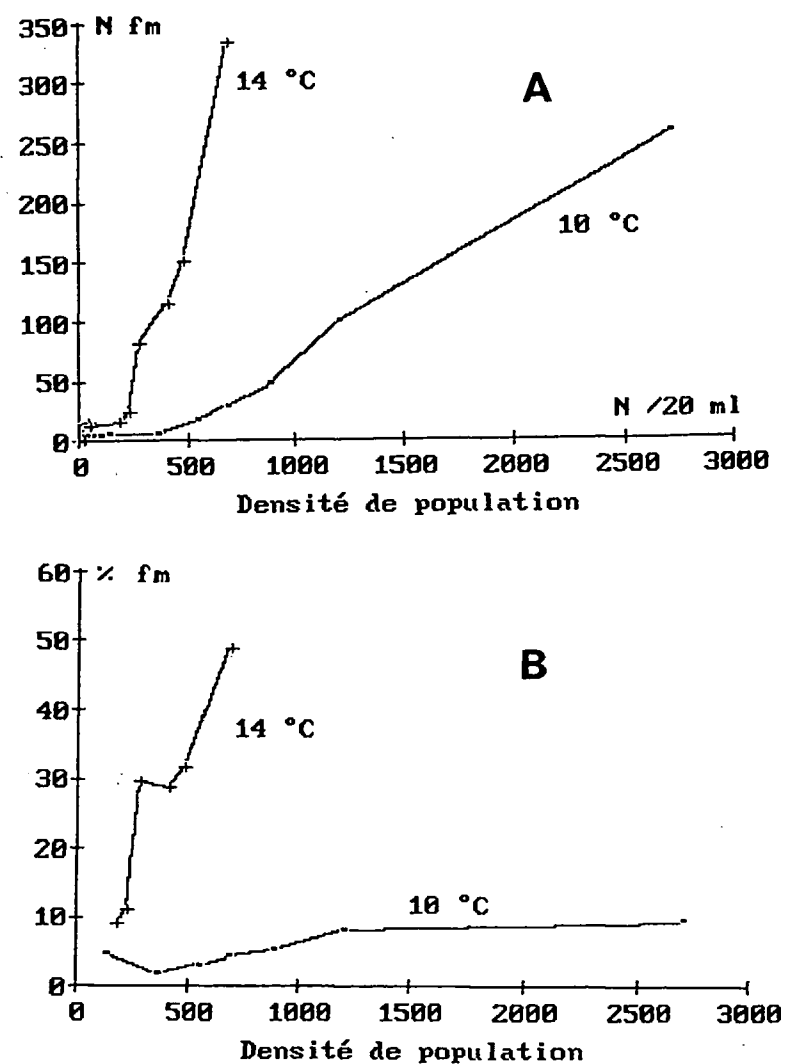


Fig. 2. Variations du nombre (2A) et du taux (2B) de femelles mictiques en fonction de la densité de population chez *E. brachionus* à deux températures.

Fig. 2. Variations in number of mictic females (2A) or percentage (2B) in relation to population density in *E. brachionus* at two temperatures.

Discussion

Quoique les données soient peu nombreuses, la durée des divers stades de vie diffère entre les femelles mictiques et amictiques (Ferris 1932, Ruttner-Kolisko 1974, Gilbert 1993). Toutefois, l'importance et le sens de cet écart paraissent variables. Faible chez *E. senta* (Ferris 1932), la différence est significative dans les autres cas mais de sens parfois opposé. Le temps de développement embryonnaire des œufs femelles immédiats est plus court que celui des œufs mâles chez *B. plicatilis*, *B. urceolaris* et *B. quadridentatus* (Ruttner-Kolisko 1974) mais plus long chez *B. rubens* (Pilarska 1972). À l'inverse, la durée du développement juvénile est plus courte chez les femelles amictiques de cette dernière espèce (Tableau 1). Chez *E. brachionus*, les valeurs varient dans un sens strictement inverse de celles de *B. rubens* : *De* est plus longue chez les œufs mâles (en accord avec les résultats de Ruttner-Kolisko 1974) mais *Dj* est plus courte tant à 20 qu'à 10 °C.

Etant donné ces variations en sens contraire de *De* et *Dj*, les temps de génération à 20 °C des deux types de femelles se révèlent peu différents (Tableau 1). Une observation similaire a été notée par Piavaux (1969) chez *Epiphanes senta*, *B. leydigii* et deux espèces d'*Euchlanis* : bien que la durée de développement embryonnaire augmente avec l'âge de la mère, le temps de génération semble constant pour chaque espèce. Les variations individuelles de *De* sont vraisemblablement liées à la valeur énergétique (quantité + qualité) des réserves de l'embryon. Des œufs de petite taille, donc à faibles réserves vitellines, ont une durée de développement plus courte que les gros œufs, toutes conditions égales par ailleurs (Pourriot 1973). La période de croissance de la jeune femelle jusqu'à la maturité agit ensuite comme un mécanisme compensatoire gommant les variations individuelles sur la totalité du temps de génération.

Le taux net de reproduction (*Ro*) de femelles mictiques non fécondées ne diffère pas significativement de celui de femelles amictiques chez *E. brachionus* ni chez *E. senta* (O.F.M.) (Ferris 1932) mais il est presque de 50 % supérieur chez *Brachionus rubens* Ehrb. (Pilarska 1972).

Entre 10 et 20 °C, le taux net de reproduction d'*E. brachionus* n'est pas influencé par la température et est proche de 30 œufs par femelle (28,3 - 31,9), quelle que soit sa nature. L'effet de la température est négligeable quand ses valeurs sont incluses dans l'intervalle de l'habitat normal de l'espèce ou du clone, c'est-à-dire hors des températures extrêmes (Miracle & Serra 1989). Un bon exemple en est donné par Hirayama &

Kusano (1972) chez les femelles amictiques de *B. plicatilis* dont le *Ro* est proche de 15 œufs/femelle entre 16 et 27 °C mais décroît considérablement en dessous de 10 et au dessus de 30 °C.

Le rôle de la température dans la mixis a été examiné sous deux aspects : celui de sa valeur *per se* et celui de sa variation rapide.

Un choc froid brutal (6 °C pendant 2 h) induit une forte production de femelles mictiques chez *Brachionus rubens* (Ruttner-Kolisko 1964) mais n'est pas un stimulus bien efficace (une fois sur cinq) chez *B. calyciflorus* Pallas (Gilbert 1977). Hino & Hirano (1984) trouvent que le taux de femelles mictiques chez *B. plicatilis* est plus élevé à 14 °C qu'à 30 °C mais ce peut être un effet d'une température extrême à laquelle le clone n'est pas acclimaté. Une forte variation intraspécifique est d'ailleurs noté par ces auteurs (Hino & Hirano 1977) et par d'autres (Pourriot & Snell 1983). Buchner (1992) observe un effet de la variation de température chez un clone de *B. urceolaris* O.F.M. alors que la mixis persiste à 10 °C mais disparaît à 20 °C chez deux autres et, à l'inverse, persiste à 20 °C mais disparaît à 10 °C chez un quatrième. Ces observations ayant été obtenues sur des cultures de longues durées (plusieurs mois), l'influence propre de la température est difficile à séparer de celle, positive ou négative (effet de masse), de la densité de population.

Le suivi des deux populations d'*E. brachionus* en croissance exponentielle (série 3) montre que le nombre de femelles mictiques croît avec la densité de population aux deux températures (Fig. 2A) comme chez *B. calyciflorus* (Gilbert 1963). Toutefois, le pourcentage de femelles mictiques dans la population est peu variable et atteint seulement 10 % à 10 °C alors qu'il augmente très rapidement jusqu'à 50 % à 14 °C (Fig. 2B). Il s'ensuit qu'à cette dernière température, la croissance immédiate est fortement ralentie et s'accompagne d'une forte production d'œufs de durée (685 en 18 jours). Finalement, contrairement à l'augmentation du taux de croissance avec la température chez une population parthénogénétique (Ruttner-Kolisko 1979), le taux de croissance à 14 °C ($r = 0,257$) est inférieur à celui atteint à 10 °C ($r = 0,322$).

Cet effet positif et significatif des températures élevées sur le taux de femelles mictiques dans la descendance de femelles amictiques isolées ou groupées (série 2) apparaît primordial. Bien qu'un faible effet du groupement apparaisse à 14 °C, aucun effet de densité de population n'est détecté quelle que soit la température, ce qui semble peu en accord avec les résultats pré-

cédents. Cette apparente contradiction tient peut-être à une insuffisance de données dans cette série 2 : seule la moitié de la ponte totale d'une femelle a été suivie.

En conclusion, le déclin du taux de femelles mictiques à basse température (≤ 10 °C) confirme les observations de Snell (1986) chez *B. plicatilis* où la reproduction sexuée est plus affectée par les conditions extrêmes (température, salinité et niveau de ressources) que la reproduction asexuée.

Remerciements

Les auteurs savent gré à Mme M. Deluzarches-Rieunier de sa participation à l'expérimentation.

Travaux cités

- Buchner H. 1992. — Untersuchungen über die Bedingungen der heterogenen Fortpflanzungsarten bei Rädertieren IV. über die Reaktivierung der miktischen Potenz bei *Brachionus urceolaris*. *Zool. Jb. Physiol.*, 96 : 97-165.
- Carmona M.J., Gomez A. & Serra M. 1995. — Mictic patterns of the rotifer *Brachionus plicatilis* Müller in small ponds. *Hydrobiologia*, 313/314 : 365-371.
- Ferris J.C., 1932. — A comparison of the life histories of mictic and amictic females in the rotifer *Hydatina senta*. *Biol. Bull.*, 63 : 442-455.
- Gilbert J.J. 1977. — A note on the effect of cold shock on mictic female production in *Brachionus calyciflorus*. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 8 : 158-160.
- Gilbert J.J. 1963. — Mictic female production in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *J. exp. Zool.*, 153 : 113-123.
- Gilbert J.J. 1993. — Rotifera, In *Reproductive biology of Invertebrates*, vol. 5., K.G. & R.G. Adiyodi eds., Oxford & IBH Pub. Co, New Delhi : 115-136.
- Gomez A., Temprano M. & Serra M. 1997. Ecological factors affecting gene flow in the *Brachionus plicatilis* complex (Rotifera). *Oecologia*, 111 : 350-356.
- Hino A. & Hirano R. 1977. — Ecological studies on the mechanism of bisexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis* II. Effects of cumulative parthenogenetic generation. *Bull. jap. sci. Fish.*, 43 : 1147-1155.
- Hino A. & Hirano R. 1984. — Relationships between water temperature and bisexual reproduction rate in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 50 : 1481-1485.
- Hirayama K. & Kusano T. 1972. — Fundamental studies on physiology of rotifer for its mass culture - II. Influence of water temperature on population growth of rotifer. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 38 : 1357-1363.
- Miracle M.R. & Serra M. 1989. — Salinity and temperature influence in rotifer life history characteristics. *Hydrobiologia*, 186/187 : 81-102.
- Piavaux A. 1969. — Sur la durée de développement des œufs immédiats de quelques rotifères. *Annls. Soc. roy. zool. Belg.*, 99 : 237-248.
- Pilarska J. 1972. — The dynamics of growth of experimental population of the rotifer *Brachionus rubens* Ehr. *Pols. Arch. Hydrobiol.*, 19 : 265-277.
- Pourriot R. 1965. — Recherches sur l'écologie des Rotifères. *Vie & Milieu*, 21, 224 pp.
- Pourriot R. 1973. — Rapports entre la température, la taille des adultes, la longueur des œufs et le taux de développement embryonnaire chez *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotifère). *Annls Hydrobiol.*, 1 : 103-115.
- Pourriot R. & Rieunier, M. 1973. — Recherches sur la biologie des Rotifères III. Fécondité et durée de vie comparées chez les femelles amictiques et mictiques de quelques espèces. *Annls. Limnol.*, 9 : 241-258.
- Pourriot R. & Clément P. 1981. — Action de facteurs externes sur la reproduction et le cycle reproducteur des rotifères. *Acta Oecol. Oecol. gen.*, 2 : 135-151.
- Pourriot R. & Snell T.W. 1983. — Resting eggs in rotifers. *Hydrobiologia*, 104 : 213-224.
- Ruttner-Kolisko A. 1964. — Ueber die labile Periode im Fortpflanzungszyklus der Rädertiere. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49 : 473-482.
- Ruttner-Kolisko A. 1974. — Plankton rotifers, Biology and taxonomy. *Die Binnengewässer* 26/1, Suppl., E. Schweizerbarts. Verlags., Stuttgart : 146 p.
- Ruttner-Kolisko A. 1979. — Autoökologische Parameter von Rotatorien aus extremen Biotopen. *Jb. Biol. Stat. Lunz*, 2 : 111-114.
- Serra M. & Carmona M.J. 1993. — Mixis strategies and resting egg production of rotifers living in temporally-varying habitats. *Hydrobiologia*, 255/256 : 117-126.
- Snell T.W. 1986. — Effect of temperature, salinity and food level on sexual and asexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Mar. Biol.*, 92 : 157-162.