



DIENST EKOLOGIE EN SYSTEMATIEK

FAKULTEIT WETENSCHAPPEN

A. BUYLLAAN 105
1050 BRUSSEL

DE ROL VAN HET ZOOPLANKTON IN DE EKOLOGIE VAN
—— DE SPUIKOM TE OOSTENDE ——

Proefschrift ingediend door

M.H. POLK-DARO

ter verkrijging van de graad van

Doctor in de Wetenschappen (groep Dierkunde)

(Wettelijke Graad)

T E K S T

Promotor

Professor Dr. C. DEN HARTOG

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué grâce à l'appui financier de l'I.R.S.I.A., de la V.U.B. et du F.K.F.O.

C'est Podamo Jo et ses discussions permanentes qui en a permis la réalisation.

La virtuosité technique d'Omer CROMBOOM y a d'ailleurs grandement contribué.

Les critiques constructives, encourageantes et même démoralisantes des Professeurs ROGGEN, DEN HARTOG et CUSHING ont permis de polir l'ouvrage.

Enfin Linda DUMOPTIER a passé des heures à déchiffrer des gribouillis afin de les rendre lisibles, tandis que Tineke SLEUTEL transformait d'affreux brouillons en vrais dessins.

S A M E N V A T T I N G

Met het doel de transferten van de matériën door de biomassa en de recyclage van deze materie te beschrijven in een marien milieu, werd in 1971 een ploeg gevormd, Podamo Jo, in het Laboratorium voor Ekologie en Systematiek.

Het was onze taak de rol van het zooplankton in dit ecosysteem te begrijpen.

Een relatief eenvoudig mariene biotoop, de Spuikom te Oostende, werd hiervoor gekozen. Met een oppervlakte van 86 ha en een diepte van 1,50 m is de Spuikom gelegen achter de haven van Oostende, waarmee ze in verbinding staat door sluizen. In verband met de oestercultuur wordt de Spuikom afgesloten van de haven van maart tot september. In deze periode werd onze studie uitgevoerd. De studie van het zooplankton werd reeds eerder begonnen, en wij geven de resultaten weer van de jaren 1968 tot en met 1972.

I. Het biotoop

De organismen van de Spuikom zijn euryhalien en eurytherm, aangepast aan de grote dag- en nacht-, alsmede wekelijkse schommelingen van temperatuur en zoutgehalte : gaande, op een discontinue manier, van een brakwatermilieu in het voorjaar tot een marien milieu in de zomer.

De activiteiten van de organismen zelf veroorzaken cyclische variaties van pH en O_2 op 24 uur.

Bij het sluiten van de Spuikom in het voorjaar zijn zeer grote hoeveelheden nutriënten (voornamelijk stikstofverbindingen) aanwezig in het water : de concentraties dalen snel gedurende een periode van 2 maanden en daarna leven de organismen op deze beperkte concentraties. De activiteiten die aan de basis liggen van de recyclage zijn dus zeer sterk.

II. Het chlorofyl als maat voor het fytoplankton

Een aantal testen toont aan dat de horizontale verspreiding van het chlorofyl homogeen is in het grootste gedeelte van het biotoop (stalen werden op 6 punten in de Spuikom genomen). Gedurende één dag is het chlorofylgehalte minimaal 's morgens en maximaal op het einde van de namiddag.

De seizoenvariaties vertonen kleine concentraties in het voorjaar, een begin van ontwikkeling vanaf einde mei tot midden juni en vervolgens een discontinu verloop : een opeenvolging van pieken en dalingen, min of meer overeenkomende met een successie van verschillende species. Een vergelijking tussen de kurven van de nutriënten (voornamelijk de stikstofnutriënten) en van het chlorofyl toont aan dat, terwijl de nutriënten in kleine hoeveelheden aanwezig kunnen zijn, het chlorofylgehalte heel groot kan zijn: wij denken dat de recyclage hier zeer snel moet gebeuren.

III. Het zooplankton

De testen, uitgevoerd op stalen van het zooplankton genomen op 6 punten van de Spuikom tonen aan dat het zooplankton horizontaal homogeen verspreid is, ondanks de grote fout die gebeurt bij de staalname.

Het zooplankton voert verticale dag- en nachtmigraties uit, met een intensiteit en een snelheid die afhangt van de species én van het ontwikkelingsstadium.

In verband met het seizoenvoorkomen van het zooplankton, zien wij bij het holoplankton het voorkomen van twee species in de tijd : van april tot juni *Eurytemora affinis* en vanaf juli tot september *Acartia bifilosa*. De twee soorten komen niet samen voor ("exclusion principle"?).

In verband hiermede hebben wij de volgende hypothese geformuleerd : de eieren van deze soorten zouden overwinteren in het slijk van de bodem van de Spuikom, en slechts bij bepaalde omstandigheden (temperatuur, licht, zuurstof, e.a.) uitkomen : de ene soort vroeger dan de andere.

Inderdaad, de zeer grote aantallen nauplii van *Eurytemora* die wij waarnemen in het begin van mei kunnen moeilijk afkomstig zijn van het gering aantal wijfjes dat voorkomt in april. Hetzelfde geldt voor het voorkomen van nauplii van *Acartia* in juli, vermits hiervoor geen wijfjes van *Acartia* voorkomen.

Alhoewel het meroplankton sterker vertegenwoordigd is, nemen wij slechts twee soorten regelmatig waar : de larven van *Crepidula fornicata* en van *Polydora ciliata*. De eerste soort vertoont twee bloeiperiodes : in mei en in juli. De generatie van juli is afkomstig van de organismen die in mei als larven voorkwamen; en de tweede soort met 3 en soms 4 bloeiperiodes, die steeds opeenvolgende generaties zijn. De levensduur van alle soorten, zowel deze van het holoplankton als van het meroplankton is zeer kort, de aantallen zijn zeer hoog. Dit veronderstelt een zeer hoge produktie.

De andere meroplanktonische soorten komen in mindere mate voor (*Cirripedia*) of in grote hoeveelheden maar vertonen een zeer sterke mortaliteit (*Mollusca Lamellibranchia*). Hierbij is verder een onregelmatig voorkomen van jaar tot jaar.

In het algemeen zijn alle soorten herbivoor, de carnivoren zoals *Mysidacea* en de larven van *Decapoda* komen in klein aantal voor.

- De groeikurven van zooplankton soorten

Wij hebben de groeikurven (gewicht in functie van de tijd) van de 4 belangrijkste soorten van de Spuikom bepaald. Bij *Eurytemora affinis* is de gemiddelde levensduur vanaf ei tot nauplius 1 week, vanaf nauplius tot copepodiet 1 week, van copepodiet tot adult 1 week. Met de hulp van de gewichten van die verschillende stadia die wij zelf gemeten hebben, hebben wij een groeikurve bepaald die op een exponentiële kurve lijkt.

De organismen van de twee generaties die elkaar volgen hebben dezelfde levensduur. Bij *Acartia bifilosa*, hebben de organismen van de twee generaties die elkaar opvolgen een verschillende levensduur : bij de eerste generatie is de gemiddelde levensduur vanaf nauplius tot copepodiet 1 week, en vanaf copepodiet tot adult 1 week; bij de tweede generatie is de levensduur vanaf nauplius tot copepodiet 1 week en vanaf copepodiet tot adult twee weken.

Bij de larven van *Polydora ciliata* hebben wij een sigmoïde groeikurve bepaald, met een gemiddeld planktonisch leven van 14 dagen.

Bij de larven van *Crepidula fornicata* hebben wij ook een sigmoïde groeikurve bepaald, met een gemiddeld planktonisch leven van 12 dagen.

- De produktie der soorten

De produktie wordt gedefinieerd als de groei van een bepaalde biomassa in een bepaalde tijd.

Met de hulp van de groei van de individuen en de tellingen der verschillende ontwikkelingsstadia, konden wij de groei van de populaties bepalen.

Bij de populaties van *Eurytemora affinis* verloopt de groei bij de eerste generatie op een parabolische of een exponentiële wijze en bij de tweede generatie is de groei meer lineair.

Bij de populaties van *Acartia bifilosa* verloopt de gemiddelde groeikurve op een parabolische wijze bij de eerste generatie en op een lineaire wijze bij de tweede generatie.

Bij de larven van *Polydora ciliata*, verloopt de groei van de populaties op eenzelfde wijze (namelijk sigmoïd) als bij de individuen, te verklaren door de geringe mortaliteit.

De groei van de populaties der larven van *Crepidula fornicata* is ook sigmoïd, maar meer afgeplat dan de groei van de individuen.

Met de hulp van de groeikurven van de verschillende generaties van de 4 bestudeerde soorten hebben wij een schema opgebouwd van de wekelijkse produktie, door de species die samen voorkomen, samen te tellen.

Uit dit schema blijkt een maximum van de zooplanktonproduktie van 220 ± 60 mg vers gewicht / 50 l/ week in de maand mei.

Een tweede piek van 40 ± 10 mg vers gewicht / 50 l/ week komt voor in juli. De rest van de tijd meten wij produkties die schommelen rond 20 mg vers gewicht / 50 l/ week.

Dit schema dat opgebouwd werd met de gemiddelde aantallen waargenomen in 1970, 1971, 1972 werd vergeleken voor de jaren 1971 en 1972 met de op een bepaalde datum voorkomende aantallen voor deze jaren. Er is weinig verschil met het voorgestelde schema.

- De biomassa's van het zooplankton

Met onze eigen bepalingen der gewichten van de 4 belangrijkste soorten en met de hulp van litteratuurgegevens voor de gewichten van alle andere soorten, hebben wij berekeningen gemaakt van de totale biomassa's van het zooplankton die wij gedurende 5 jaar elke week hebben waargenomen. Uit alle berekeningen kunnen wij enkele belangrijke punten besluiten :

De biomassa van het zooplankton wordt voor 90 - 95 % samengesteld uit 4 soorten : *Eurytemora affinis*, *Polydora ciliata*, *Acartia bifilosa* en *Crepidula fornicata*.

De twee eersten geven in de lente een maximale biomassa van 250-300 mg vers gewicht / 50 l; *Acartia*, *Crepidula* en *Polydora* vormen de zomerbiomassa van 50 mg / 50 l.

Wij hebben dan een schema opgebouwd van het seizoenverloop van de biomassa's met alleen de 4 soorten, en met de aantallen die gebruikt werden voor de berekening van het schema van de produktie.

Dit nieuw schema toont weinig verschil met de figuren van het verloop van de werkelijke biomassa's : waaruit wij besluiten dat het schema van de produktie der 4 species een goede benadering van de totale produktie voorstelt.

- De relatie tussen fytoplankton en zooplankton

Aangezien de meeste soorten, onder meer de 4 belangrijkste, herbivoren zijn, hebben wij de relaties tussen fytoplankton en zooplankton grondig nagegaan.

Als wij de biomassa's van de twee compartimenten vergelijken, uitgedrukt in dezelfde eenheden (mg C), merken wij dat de biomassa's van dezelfde grootte orde zijn, maar de maxima van de ene komen voor gedurende de minima van de ander.

De piek van de primaire produktie volgt op de piek van de secundaire produktie en niet omgekeerd, zoals meestal in de literatuur beschreven. De produkties (primaire en secundaire) zijn niet vergelijkbaar zoals de biomassa's, behalve gedurende de periode van maximale secundaire produktie en minimale primaire produktie, die in mei voorkomen. Gedurende die periode, die ongeveer 3 à 6 weken duurt, hebben wij kunnen aantonen dat de grazing vanwege het zooplankton van dezelfde grootte orde is als de primaire produktie en dat de mortaliteit van het fytoplankton hoofdzakelijk zou te wijten zijn aan het zooplankton. Dit heeft als gevolg dat de biomassa van het fytoplankton op hetzelfde pijl blijft maar niet uitgeput wordt. Wij hebben ook de nadruk gelegd op het feit dat de twee parameters (fytoplankton en zooplankton) praktisch onafhankelijk van elkaar evolueren in de tijd : het zooplankton ontwikkelt zich op een maximale wijze als er weinig fytoplankton aanwezig is en controleert gedurende een korte periode de bioamassa's: het fytoplankton van zijn kant ontwikkelt zich na de bloei van het zooplankton.

Dit laatste verdwijnt wegens een nog niet duidelijke reden, maar niet wegens een tekort aan voedsel. Gedurende de zomer, als de fytoplankton biomassa's en produktie zeer hoog zijn, ontwikkelt het zooplankton zich niet meer dan men zou kunnen verwachten in aanwezigheid van deze grote hoeveelheid voedsel. In verband met grazing, hebben wij kunnen aantonen dat de populaties gedurende hun ganse groeiproces dezelfde dagelijkse hoeveelheid fytoplankton opnemen, zelfs in de versnelde groeifase.

De ekologische efficiëntie van secundaire produktie ten opzichte van de primaire produktie kan zeer hoog zijn : in mei 70-90 % en in de zomer maar 1 %.

De bruto groei efficiëntie, die gedefinieerd wordt als het deel van het voedsel dat naar de groei of de produktie gaat, werd berekend voor de 4 soorten : deze ligt rond 12-13 % voor de jonge stadia, rond de 18-36 % voor de oudere stadia, en, berekend voor het ganse leven, rond de 17-26 %.

- Het voedsel en de ademhaling van de larven van Polydora ciliata

Veel berekeningen, zoals de berekeningen van grazing, zijn gemaakt aan de hand van literatuurgegevens. Wij hebben bepaalde parameters, zoals de grazing en de ademhaling, bepaald voor één van de vier soorten : de larven van Polydora ciliata.

De grazing werd bepaald in funktie van de tijd, de initiale concentratie van het fytoplankton en de concentratie van de larven.

Dit geeft op drie verschillende manieren de "optimale" dagelijkse voedselopname van 35.000 cellen van *Platymonas tetrathele* /larve.

Er is geen verschil merkbaar tussen de verschillende ontwikkelingsstadia.

Ook de ademhaling toont geen verschil voor de verschillende stadia en wij vinden een gemiddelde van $1,40 \mu\text{g O}_2/\text{larve}/24 \text{ uur}$. Wij hebben dan de relaties berekend tussen de groei, het voedsel en de ademhaling, door alles om te rekenen in koolstof. De verschillende resultaten uitgedrukt in functie van de biomassa van het dier wijzen erop dat de ademhaling, of het ingesteerde voedsel, of het geassimileerde voedsel, meer dan 100 % van de biomassa bij heel jonge dieren bedraagt en dat deze verhouding daalt als het dier groeit : van 100 % tot 20 of 30 %.

- De rol van het zooplankton in de stikstofcyclus

Dit is een deel van een meer uitgebreid werk uitgevoerd door Jo Podamo. Wij hebben drie perioden kunnen onderscheiden.

Een eerste periode waar wij zien dat de concentraties van nitraten en ammoniak in het water dalen; het fytoplankton en het fytobenthos verbruiken een deel van de N-nutriënten, een ander deel wordt geabsorbeerd door de sedimenten.

Een tweede periode wordt gekenmerkt door de bloei van het zooplankton. De excretie is juist belangrijk genoeg om het fytoplankton te voorzien. De concentratie van N-nutriënten in het water is zeer laag en niet voldoende voor de behoeften van het fytoplankton.

Gedurende een derde periode zijn de concentraties in N-nutriënten te laag voor de grote biomassa's en produkties van het fytoplankton.

Het zooplankton speelt geen rol meer, en op dit ogenblik zijn de planktonische bakteriën verantwoordelijk voor de recyclage van de stikstofnutriënten.

Wij hebben kunnen aantonen dat de Spuikom te Costende voor het zooplankton zeer speciale condities vertegenwoordigt, door het feit dat de Spuikom een deel van het jaar gesloten blijft en gedurende een ander deel regelmatig leeg gemaakt wordt.

Een klein aantal soorten met een zeer groot aantal individuen hebben zich daar kunnen aanpassen; zij hebben zeer korte levenscyclussen wat een heel hoge produktie veroorzaakt. Deze produktie schijnt meer afhankelijk te zijn van de geografische en klimatologische condities dan van de rest van de levende biomassa in de Spuikom.

Indedaad, het zooplankton controleert de fytoplanktongroei gedurende een beperkte periode, maar wordt niet gestimuleerd door het fytoplankton.

INTRODUCTION

L'étude d'un écosystème passe par l'analyse détaillée de l'ensemble de ses composantes, de telle sorte que la connaissance des divers mécanismes permette une explication d'un fonctionnement plus général.

L'étude des relations entre les différents compartiments permet de comprendre enfin l'ensemble de l'écosystème.

La compréhension et l'explication d'un ensemble de phénomènes liés entre eux amènent à des lois et des principes grâce auxquels l'on peut prévoir un fonctionnement à partir de données initiales.

C'est avec ce dessein de prévoir l'évolution d'un système que les écologistes s'attachent au problème des chaînes alimentaires et de la production à différents niveaux trophiques.

Le problème posé étant complexe ne peut évidemment être résolu par une personne, mais par une équipe interdisciplinaire. Ainsi l'étude du transfert de la matière à différents niveaux comprend elle l'étude de ces différents niveaux, les relations entre ceux-ci et le recyclage de la matière.

C'est avec cette idée qu'une équipe de chercheurs a été formée en 1971 dans notre laboratoire; un partage du travail s'y est effectué entre différents problèmes : on y étudie les mécanismes qui régissent la production aux différents niveaux de la chaîne alimentaire pélagique et les relations entre ces différents niveaux, le recyclage de la matière organique et des "nutrients" dans les phases pélagiques et benthiques.

C'est ainsi que notre travail, l'étude de la production du zooplancton et de son rôle, n'est en fait qu'une partie d'un ensemble beaucoup plus complet

L'étude du transfert de la matière et des relations entre les différents compartiments par où passe cette matière, suppose une mesure de l'activité des organismes.

Au premier niveau trophique, l'activité photosynthétique du phytoplancton est mesurée selon une méthode qui consiste à doser le carbone radioactif assimilé par les cellules végétales (méthode de Steemann Nielsen, 1952). L'activité du second niveau, en l'occurrence le zooplancton, n'est pas mesurable de manière analogue, car il n'existe pas d'élément assimilé avec la même rapidité que le carbone dans les cellules végétales. Les activités mesurables du zooplancton sont la nutrition, la respiration, l'excrétion.

Mais alors que les méthodes de mesures de la production primaire sont développées au point de pouvoir être utilisées en routine, les mesures d'activité du zooplancton en sont toujours au stade d'études en laboratoire.

En effet de nombreux auteurs étudient l'activité du zooplancton in vitro : Fuller 1937, Gauld 1951, Marshall et Orr 1955 à 1971, Corner 1960 à 1970, Conover 1966, Mullin 1963 à 1972, Sushkina & Sorokin 1969. La plupart de ces auteurs utilisent des animaux élevés en laboratoire, et il s'agit de Copépodes Calanoidea bien souvent, nourris au moyen de cultures d'algues.

Ces expériences ont l'avantage de fournir un grand nombre de données mais le désavantage d'être effectuées loin du milieu naturel sans toujours connaître de loi d'extrapolation in vitro / in situ.

Certains auteurs, parallèlement à leurs recherches de laboratoire ont étudié le comportement naturel (distribution géographique, migrations, cycles vitaux, époques de reproduction) de l'organisme étudié. Ainsi Marshall et Orr (1955 à 1971), travaillant sur *Calanus finmarchicus* ont fourni une des études les plus complètes à propos d'un animal, Cushing (1961 à 1968), Cushing & Tungate (1963), Cushing et Vucetic (1963) ont étudié le grazing de *Calanus finmarchicus* en suivant un patch dans la mer du Nord.

Des auteurs tels que Petipa (1967), Heinle (1966) ont appliqué les résultats obtenus en laboratoire au milieu naturel en se fondant sur la connaissance des biomasses et des populations naturelles.

C'est de cette manière également que Riley (1946, 1947) a pu comparer la production primaire et secondaire du Georges Bank en estimant que tout le zooplancton se comportait comme *Calanus finmarchicus*.

Enfin, peu d'auteurs ont étudié la production à différents niveaux trophiques dans le milieu naturel. Steele (1958) utilisant les données de standing crop de phytoplancton et zooplancton à plusieurs profondeurs et à plusieurs époques de l'année a pu établir une équation de la production du zooplancton.

En effet le problème le plus difficile auquel les auteurs ont à faire face dans le milieu marin est celui de suivre les populations dans leur développement, leur natalité, leur mortalité : il faut tenir compte des distributions en patch, des migrations verticales, des déplacements dûs aux courants et des facteurs biologiques tels que prédation aux différents niveaux.

C'est pourquoi certains auteurs, tels que Cushing et coll. ne s'attachent à suivre qu'une seule espèce à la fois. Martin (1965 - 1969) a pu échapper en partie à ces difficultés en travaillant dans la baie de Narragansett où des populations zoo- et phytoplanctoniques particulières se développent.

Notre travail s'inscrit dans le même ordre d'idées. Notre groupe de travail (Jo Podamo) a choisi d'étudier les problèmes fondamentaux du transfert de la matière dans un milieu simplifié : le Bassin de Chasse d'Ostende (= Spuikom), milieu marin fermé et peu profond où les problèmes de marées et de courants n'existent pas, où le problème de l'échantillonnage est simple (la superficie du Bassin de Chasse est de 86 ha et sa profondeur de 1,50 m) et aussi fréquent que nécessaire puisque le moyen de transport est une barque et non un navire de croisière.

Nous avons en fait commencé ce travail en 1968 avant que l'équipe ne soit formée. L'étude zoologique du Bassin de Chasse d'Ostende est celle qui était la plus avancée : Leloup en 1940 avait fait un inventaire de la faune et la flore tant pélagique que benthique. Polk & Leloup (1960-66) ont mis cet inventaire à jour et ont à ce moment plus particulièrement étudié les problèmes liés à l'ostréiculture : lutte biologique contre les concurrents de place et de nourriture des huîtres, surveillance de la croissance des huîtres et des moules et de leur naissain.

La partie systématique qualitative et quantitative de cette étude ayant déjà été faite, nous avons pu entreprendre l'étude plus dynamique telle que l'évaluation des cycles vitaux, de la croissance de la production et de l'activité du zooplancton et son rôle dans le transfert de la matière; la production très haute de ce milieu avait été soulignée par Polk & Burd (1965).

Le Bassin de Chasse d'Ostende est une étendue d'eau située à l'arrière du port d'Ostende, communiquant avec lui par des écluses. Sa faible profondeur (1,50 m) permet de le remplir ou le vider en une seule marée.

Pour les besoins de l'Ostréiculture il est rempli au début du mois de mars et reste fermé jusqu'au mois de septembre, après quoi on le vide régulièrement afin de pouvoir récolter les huîtres sur le fond. Notre période d'étude s'étend généralement sur la période où le bassin reste fermé : de mars à septembre. Les résultats que nous présentons portent sur les années 1968 à 1972.

I. DESCRIPTION DU MILIEU

Le Bassin de Chasse reste en principe fermé du mois de mars au mois de septembre.

Son énorme surface, 86 ha, en regard de sa faible profondeur (1 m 50) favorise les échanges de chaleur et l'évaporation.

A. Facteurs physiques et chimiques

a) Températures de l'eau et de l'air

En 1968 et 1969 les températures ont été mesurées avec un thermomètre précis au 2/10ème de degré. A partir de 1970 des thermographes enregistreurs nous donnent la température en continu avec une précision de 1°; nos résultats sont des moyennes des températures enregistrées.

- De mars à septembre la température de l'eau varie de 2 à 24° (fig. 1); la température de l'air est enregistrée 2 à 4 heures plus tard par l'eau (voir fig. 2).
- la température de l'eau peut varier de 5°5 en une semaine et de 3°5 en un jour.
- la température au cours d'une journée nous montre un maximum atteint en fin d'après-midi, et un minimum entre 5 et 8 heures du matin; d'autre part il y a environ 1/2 degré de différence entre la température de surface et la température d'1 m de profondeur (voir fig. 3).

b) Le pH

Il a été mesuré sur place au moyen d'un pH-mètre portatif précis au 1/10ème d'unité (marque Siebold, type GKA). Des variations de 7,4 au début de l'année à 8,8 en août ont été observées (fig. 4).

Les variations hebdomadaires oscillent de 0,2 à 0,6 unités. Au cours d'une journée le pH peut varier de 0,4 unité (fig. 5). Cette même figure nous montre d'autre part qu'au cours d'une journée la variation est régulière, le minimum étant atteint entre 21 h et 24 h et le maximum en fin d'après midi, lorsque les conditions atmosphériques sont au temps calme. Par temps agité (26/9/1969) les variations sont plus faibles.

c) La salinité

Elle a été mesurée par la méthode de titration au nitrate d'argent.

La figure 6 nous montre les fluctuations de la salinité au cours de l'année : grossièrement elle varie de 25 ‰ à 30 ‰, cette variation dépendant fort de la salinité initiale de l'eau. Nous constatons que les variations ne sont pas continues, mais que la courbe présente des hachures, ce qui montre l'effet important de l'évaporation et de la pluie sur ce milieu.

d) L'oxygène dissous

Celui-ci a été dosé suivant la méthode de Winkler.

Au cours d'une année (fig. 7) la teneur varie de 3 à 7 mg/l ce qui correspond à 70 à 90 % de saturation.

Au cours d'une journée (fig. 8) nous observons une variation régulière de la teneur en oxygène, le minimum étant situé entre 1 heure et 5 heures du matin, et le maximum en fin d'après-midi.

e) Les "nutrients"

Ils ont été dosés à partir de 1971 au "Laboratorium voor Analytische Scheikunde" (Prof. Elskens) à partir d'échantillons pris à 5 points du Bassin (voir fig.9). L'ammoniaque a été dosée par G. Billen.

1) Les nitrates, nitrites et l'ammoniaque (fig.10 et 11)

En 1971 comme en 1972 montrent des concentrations élevées au début de l'année qui diminuent très rapidement pour atteindre des valeurs presque constantes à partir d'avril : ces trois nutriments azotés montrent à peu près la même évolution.

Il n'y a pas de différence significative entre les 5 points d'échantillonnage (voir fig. 12).

2) Les phosphates (fig. 13 et 14)

Ils subissent une évolution à peu près inverse de celle observée pour les nutriments azotés : les concentrations augmentent au cours du temps.

Un décalage d'une courbe s'observe, celle de l'échantillon pris au point 1 situé près des écluses (voir fig. 15). Celles-ci ne sont pas étanches et l'apport de petites quantités d'eau du port recevant les égouts peut expliquer la plus grande concentration en phosphates à cet endroit. De toute manière, cette influence est très localisée, puisqu'elle n'atteint pas les autres points.

B. Présentation du biotope

Tous les organismes vivants au Bassin de Chasse d'Ostende vivent en cycle fermé durant plusieurs mois; ils subissent de grandes variations de températures journalières et hebdomadaires, ils sont donc eurythermes, ils passent au cours de l'année d'un milieu saumâtre à un milieu marin, tout en subissant des variations discontinues entre ces deux limites : ils sont donc euryhalins.

Les organismes eux-mêmes impriment des changements nycthéméraux au milieu : les variations du pH et de l'oxygène dissous suggèrent une activité cyclique du phytoplancton.

Enfin, les organismes profitent d'une grande quantité de nutriments azotés au début de l'année, qu'ils utilisent durant quelques semaines après quoi ils doivent vivre sur une faible concentration, ce qui suggère nécessairement une grande activité de recyclage pour les éléments azotés.

II. LA CHLOROPHYLLE COMME VALEUR DU PHYTOPLANCTON

La méthode d'évaluation simple des biomasses phyto-
planctoniques consiste en un dosage de la chlorophylle a.

Nous avons fait ce dosage plusieurs fois par semaine
en 1969 et 1970. En 1971 et 1972 une fois par semaine : la
méthode utilisée est celle de Parsons & Strickland (1969).

En 1969 et 1970 il s'agit de résultats personnels.
En 1971 et 1972 il s'agit de résultats provenant du groupe
travaillant au "Laboratorium voor Ekologie en Systematiek".

En 1972, il s'agit d'ailleurs de résultats de chlo-
rophyllle a corrigée de la phaeophytine.

A. Erreur sur la méthode

Nous avons testé la reproductibilité de notre méthode de
dosage.

Le 6/5/1971 dix échantillons ont été dosés à partir du
même récipient contenant de l'eau du point 3. Nous avons
calculé la moyenne \bar{x} des 10 mesures et l'écart-type s sur
ces mesures :

$$\bar{x} = 14,9 \text{ } \mu\text{g/l} \text{ et } s = 1,18 \text{ c.à.d. } 7,9 \text{ } \%$$

B. Erreur sur l'échantillonnage

En 1970 nous avons pris plusieurs fois au cours de l'année 3 échantillons successifs au point 3. En voici les résultats.

3/6/1970	$\bar{x} = 51 \text{ } \mu\text{g/l}$	$s = 2,8 \text{ c.à.d. } 3,5 \%$
12/6/1970	$\bar{x} = 41,5 \text{ } \mu\text{g/l}$	$s = 3,3 \text{ c.à.d. } 8 \%$
7/7/1970	$\bar{x} = 37,6 \text{ } \mu\text{g/l}$	$s = 1,6 \text{ c.à.d. } 4 \%$
8/7/1970	$\bar{x} = 45,2 \text{ } \mu\text{g/l}$	$s = 2,5 \text{ c.à.d. } 5,5 \%$

En 1971 le test a été effectué sur 10 échantillons pris successivement au point 3.

21/5/1971	moyenne $\bar{x} = 10,17 \mu\text{g/l}$	écart-type
		$s = 1,1 \text{ c.à.d. } 10 \%$

D'après ces résultats on peut estimer qu'un échantillon est représentatif d'une situation effective au point donné, puisque l'erreur que l'on fait tombe dans les mêmes limites que l'erreur due au dosage lui-même.

C. La distribution spatiale de la chlorophylle

a) La distribution horizontale

En 1970 des échantillons ont été pris plusieurs fois au cours de l'année en 6 points (voir carte n° 9).

En 1971 l'échantillonnage a été effectué en 5 points chaque semaine.

date	\bar{x} en $\mu\text{g de chl/l}$	s	% s / \bar{x}
20/5/1970	73,8	16	22 %
12/6/1970	54,1	13	25 %
25/6/1970	121,4	77	63 %
9/7/1970	38,6	8,8	25 %
23/7/1970	17	4,3	25 %
24/3/1971	1,66	0,39	25 %
31/3/1971	1,13	0,53	50 %
8/4/1971	1,82	1,58	~ 90 %
22/4/1971	3,53	1,79	~ 50 %
6/5/1971	15,2	4,64	30 %
27/5/1971	17,3	10,1	58 %
5/6/1971	20,56	11,32	55 %
10/6/1971	27,80	11,05	40 %
17/6/1971	13,84	1,51	10 %
24/6/1971	16,50	2,8	17 %
1/7/1971	27,10	16,72	62 %
16/7/1971	39,18	33,53	90 %
23/7/1971	21,10	6,7	30 %
29/7/1971	18,74	7,27	38 %
19/8/1971	7,46	2,98	40 %

Ces résultats nous montrent qu'il y a hétérogénéité dans la distribution horizontale de la chlorophylle, puisque le s calculé vaut plus que celui dû à l'échantillonnage cependant que l'évolution des concentrations de chlorophylle est sensiblement la même à 3 points du Bassin (voir fig. 16) : 3, 2 et 5, tandis que les concentrations aux points 4 et 1 situés devant les écluses et les éclusettes sont plus élevées à certaines époques : ceci est à mettre en relation avec le fait que les écluses ne sont pas tout à fait étanches. En fait cette hétérogénéité est constante dans le temps, et les concentrations en chlorophylle sont semblables dans la majeure partie du Bassin.

b) La distribution verticale

A plusieurs occasions, par temps différents, nous avons effectué des prélèvements à 3 profondeurs : surface, 0,5 m, et 1 m.

date	surface chlor.en $\mu\text{g/l}$	0,5 m en $\mu\text{g/l}$	1 m en $\mu\text{g/l}$
<u>Tempête</u>			
28/4/70 17h30	6,4	6,5	5,3
28/4/70 20h	7	7,5	7,5
28/4/70 22h30	10,7	10,9	11,9
29/4/70 0h30	10,0	9,7	9,7
<u>Temps habituel vent force 2-3</u>			
19/5/70 11h	38	46	41
			./...*

date		surface chlor.en $\mu\text{g/l}$	0,5 m en $\mu\text{g/l}$	1 m en $\mu\text{g/l}$
Temps très calme vent force 0-1				
28/5/70	1h	7,8	12,8	8,3
28/5/70	3h	11	7,3	7,7
28/5/70	5h	8,7	8,6	6,6
28/5/70	8h	8,8	8,7	8,5
28/5/70	11h	11,2	8,8	9,7
28/5/70	13h	15,3	11,1	11,7
28/5/70	15h	12,3	13,4	12,1
28/5/70	17h	13,9	11,3	13,9
28/5/70	18h	14	14,7	14,5

D'une manière générale la chlorophylle est homogènement distribuée sur la profondeur. La concentration de la chlorophylle au point 3 en surface et en profondeur a été différente à 2 occasions en 1971 (voir fig. 17).

En conclusion de ces tests préliminaires, nous pourrions dire que la chlorophylle est distribuée de manière homogène sur toute l'étendue du Bassin, sauf en 2 points situés près des écluses et des éclusettes et qu'elle est également distribuée de manière homogène sur la profondeur.

D. Evolution de la chlorophylle au cours du temps

a) La chlorophylle au cours d'une journée

3 cycles de 24 heures (fig. 18) nous montrent la même évolution de la concentration de chlorophylle dans l'eau : la concentration est maximale en fin d'après-midi entre 15 et 18 heures et minimale en début du jour : vers 0 heures du matin.

Nous observons également la même évolution en profondeur. Nous avons déjà observé plus haut que la concentration en O_2 et le pH étaient maximale en fin d'après-midi également : ce qui suggère que la photosynthèse est maximale à ce moment de la journée, ce qui se traduit immédiatement par une biomasse plus élevée.

Faisons remarquer également que si la différence de concentrations est faible entre 2 prélèvements pris à 2 jours consécutifs à la même heure, il s'est en fait passé entre ces deux moments des phénomènes de production, et de mortalité que l'on ne peut pas déceler sans avoir fait tous les prélèvements pendant un cycle de 24 heures.

b) L'évolution saisonnière de la chlorophylle

L'évolution de la chlorophylle a été plus ou moins semblable en 1969, 1971 et 1972 (voir fig. 19 à 22) : des teneurs assez faibles en mars et avril : de l'ordre de 5 à 10 $\mu\text{g/l}$, faibles en mai, surtout en 1972 avec moins de 2 $\mu\text{g/l}$, ensuite avec le développement du phytoplancton dès le début juin, les teneurs restent élevées durant les mois de juin, juillet et août : entre 15 et 20 $\mu\text{g/l}$ avec certains pics de 25 et même 35 $\mu\text{g/l}$.

L'évolution de la teneur en chlorophylle en 1970 ne suit pas le même schéma : dès la fin du mois d'avril nous assistons à un développement du phytoplancton, les teneurs restant par la suite extrêmement élevées : environ 30 à 40 $\mu\text{g/l}$. Remarquons cependant que les résultats de 1969, 1970 et 1971 sont des mesures de chlorophylle totale, non corrigée par la phaeophytine, ce qui est le cas en 1972; il est alors possible que les résultats des 3 premières années soient surestimés et peut être particulièrement ceux de 1970. Remarquons d'autre part que l'évolution saisonnière de la chlorophylle procède par séries de pics et de creux successifs, ce phénomène étant d'autant plus remarqué que le nombre de prélèvements est plus nombreux : en 1969 2 échantillons par semaine, en 1970 3 ou 4 par semaine. Ces différences sont significatives : elles sont en effet plus grandes que l'erreur due à l'échantillonnage ou due à l'hétérogénéité de la distribution horizontale. Une explication possible serait que d'une manière analogue à ce que nous observons pour les cycles de 24 heures où nous observons un certain rythme de production et de mortalité, nous aurions à faire au même genre de phénomène se manifestant sur un temps plus long, et il s'agirait de successions de différentes populations.

Ces résultats sont confirmés par les comptages d'organismes effectués en 1971 et 1972 par F. Mommaerts-Billiet (voir fig. 23 et 24). Ceux-ci montrent en effet que 8 espèces importantes se succèdent au Bassin de Chasse chacune dominante à une certaine époque. Il s'agit d'un pic printanier d'*Eutreptiella* et de plusieurs pics de *Skeletonema*, *Pyramimonas*, *Cryptomonas*, *Pseudopedinella*, *Nephroselmis*, *Chrysochromulina* et *Thalassiosira*. Ces données ont fait l'objet d'une publication (Podamo Jo, 1974d).

E. Relation nutriments phytoplancton

Nous avons observé au chapitre des facteurs du milieu une diminution très rapide des nutriments azotés du milieu aqueux entre le mois de mars et la fin du mois d'avril.

Nous observons au cours de ce chapitre que le phytoplancton prend véritablement son développement par la suite (au mois de juin) alors que la quantité de nutriments azotés est relativement faible.

Nous aurions donc une première phase durant laquelle le phytoplancton peu abondant consomme presque tout l'azote disponible et une seconde phase où la biomasse du phytoplancton s'accroît considérablement mais où sa mortalité est grande également, tandis que la quantité de nutriments n'est certainement pas suffisante : tous ces facteurs combinés tendent à montrer que le recyclage doit être extrêmement grand durant cette seconde phase où le zooplancton soit par sa prédation, soit par ses excréments, joue un rôle important.

III. LE ZOOPLANCTON

A. Description et évolution saisonnière

Cette description a fait l'objet d'un travail détaillé par Leloup et Polk (1967). Nous avons surtout insisté sur l'aspect de l'échantillonnage et de sa représentativité.

a) Méthodes

Nous avons filtré 50 l de zooplancton de surface au travers d'un filet à plancton de 48 μ . Les échantillons étaient conservés au formol (5 à 10 %). Il s'agit d'un prélèvement hebdomadaire en 1968, 1971 et 1972, de 2 échantillons par semaine en 1969, et 3 à 7 échantillons en 1970.

Tous les organismes étaient comptés et déterminés jusqu'à l'espèce sous la loupe binoculaire.

b) Liste des espèces

- Holoplancton

Crustacea

0. Copepoda

S.O. Gymnoplea (Calanoidea)

Fam. Temoridae

Temora longicornis (O.F. Müller, 1792)

Eurytemora affinis (Poppe, 1880)

Fam. Centropagidae

Centropages hamatus (Lilljeborg, 1853)

Fam. Acartiidae

Acartia clausi Giesbrecht, 1889

Acartia bifilosa Giesbrecht, 1881

S.O. Podoplea

Tr. Harpacticoida

Fam. Tachidiidae

Euterpina acutifrons (Dana, 1848)

Fam. Peltidiidae

Altheuta interrupta (Goodsir, 1845)

O. Mysidacea

Fam. Mysidae

Praunus flexuosus (O.F. Müller, 1788)

+ ssp indéterminées

Méroplancton

Mollusca

Cl. Gasteropoda

o.cl. Prosobranchia

Fam. Lacunidae

Littorina littorea (L. 1758)

Fam. Calyptraeidae

Crepidula fornicata (L. 1758)

Fam. Nassariidae

Nassarius reticulatus (L. 1758)

Cl. Lamellibranchia

O. Anisomyaria

Fam. Mytilidae

Mytilus edulis L. 1758

Fam. Cardiidae

Cerastoderma edule (L. 1758)

Fam. Ostreidae

Ostrea edulis L. 1758

Fam. Myidae

Mya arenaria (L. 1758)

Polychaeta

Errantia

Fam. Nereidae

Nereis diversicolor (O.F. Müller, 1776)

Nereis virens Sars, 1835

Fam. Phyllodocidae

Eulalia viridis (L. 1767)

Phyllodoce maculata (L. 1758)

Sedentaria

Fam. Spionidae

Polydora ciliata (Johnston, 1838)

Crustaceae

O. Cirripedia

S.O. Operculata

Fam. Balanidae

Balanus improvisus Darwin, 1854

Balanus crenatus Bruguière, 1780

Balanus balanoides (L. 1761)

Elminius modestus Darwin, 1854

O. Decapoda

S.O. Reptantia

Tr. Brachyura

Fam. Portunidae

Carcinus maenas L. 1758

c) Erreur sur l'échantillon

En 1970 nous avons régulièrement testé l'erreur sur 3 échantillons prélevés simultanément; en 1971 un test a été effectué sur 10 échantillons.

Le tableau suivant présente les résultats des différents tests : il s'agit de la moyenne \bar{x} du nombre d'individus de chaque espèce et de l'écart type s affecté à cette moyenne. s est également présenté en valeur de pourcentage par rapport à la moyenne.

date	espèce	Nbre éch.	\bar{x}	s	% s / \bar{x}
19/5/70	Polydora l.	3	965	67,4	7 %
"	Crepidula l.	3	1.146	16,5	1,4 %
"	Cirripecta l.	3	145	22,7	15,6 %
"	Copepoda Nauplii	3	1.196	274,7	25 %
"	Copepoda adultes	3	3.463	675	20 %
3/6/70	Polydora l.	3	1.620	252	16 %
"	Crepidula l.	3	212	37	20 %
"	Cirripecta	3	572	238,4	50 %
"	Lamellibr. l	3	108.416	6.722	6 %
"	Copepoda Nauplii	3	7.947	2.351	33 %
"	Copepoda adultes	3	391	64	16 %
12/6/70	Polydora l.	3	3.891	308	8 %
"	Crepidula l.	3	1.256	264	25 %
"	Cirripecta l.	3	397	122	33 %
"	Copepoda Nauplii	3	1.458	262	20 %
"	Copepoda adultes	3	429	100	25 %
					./...

date	espèce	Nbre éch.	\bar{x}	s	% s/ \bar{x}
21/5/71	Eurytemora femelles + oeufs	10	117	115	100 %
"	Eurytemora femelles sans oeufs	10	880	339	38 %
"	Eurytemora femelles	10	491	211	43 %
"	Eurytemora Copépodites	10	291	81	28 %
21/5/71	Eurytemora Nauplii	10	4.386	892	20 %
"	Polydora larvae	10	1.026	395	38 %
"	Zoea Decapoda	10	33	16	56 %
"	Crepidula larvae	10	30	30	100 %
21/5/71	Cirripecta larvae	10	12	8	66 %
21/5/71	Lamellibranchia larvae	10	16	13	90 %

Ces tests nous montrent que l'erreur n'est pas différente d'une espèce à l'autre. La concentration des individus semble jouer un rôle plus important. D'une manière générale l'écart type est élevé (jusqu'à être égal à 100 % par rapport à la moyenne) lorsque la concentration des organismes est faible (100 individus / 50 l et moins).

D'autre part, un écart type de 20 % à 40 % par rapport à la moyenne s'observe lorsque les organismes sont en nombre élevé (500 individus / 50 l et plus).

d) La distribution spatiale du zooplancton1) La distribution horizontale du zooplancton

Il s'agit ici de résultats de prélèvements effectués en 1970 en 6 points du Bassin (voir fig. carte des prélèvements n° 9).

date	espèce	nbre éch.	\bar{x}	s	% s / \bar{x}
13/5/70	Polydora larvae	6	949	782	83 %
"	Cirripedia larvae	6	138	104	75,5%
"	Copepoda Nauplii	6	9.868	2.818	35,7%
"	Copepoda adultes	6	3.111	2.862	92 %
20/5/70	Polydora larvae	6	1.210	539	50 %
"	Crepidula larvae	6	1.528	840	51 %
"	Cirripedia larvae	6	225	156	71 %
"	Lamellibr. larvae	6	20	10	50 %
"	Copepoda Nauplii	6	453	158	35 %
"	Copepoda adultes	6	2.903	2.590	89 %
12/6/70	Polydora larvae	6	4.401	2.463	59 %
"	Crepidula larvae	6	371	359	95 %
"	Cirripedia larvae	6	515	206	40 %
"	Copepoda Nauplii	6	2.418	856	36 %
"	Copepoda adultes	6	510	215	41 %

L'erreur observée dans ce cas est du même ordre que celle observée pour l'erreur d'échantillonnage. Etant données ces limites nous pourrions donc estimer que le zooplancton est distribué de manière homogène.

2) La distribution verticale du zooplancton

Nous avons prélevé des échantillons à 5 profondeurs différentes de la colonne d'eau au cours de cycles de 24 h, à raison d'un prélèvement toutes les deux heures.

Nous avons pu constater que toutes les espèces migraient vers la surface au cours de la nuit et redescendaient vers la profondeur au cours de la journée. Ces résultats ont fait l'objet d'une publication (Daro, 1974). En voici les grandes lignes :

le 7/8/1970 le cycle de 24 heures nous a montré les phénomènes suivants :

- les individus de toutes les espèces sont présents dans leur grande majorité dans les premiers 20 cm à 4 h du matin
- à midi, les copépodes adultes sont distribués de manière homogène sur toute la colonne d'eau, la majorité des nauplii se trouvent en surface et le méroplancton se situe surtout dans les derniers 50 cm de profondeurs.
- la remontée vers la surface s'effectue à des moments et à des vitesses différentes pour chaque espèce au cours de la journée
- à minuit toutes les espèces se situent en majorité à 20-40 cm de profondeur
- de manière plus spécifique nous avons pu montrer que les différents stades de développement des larves méroplanctoniques effectuaient des migrations différentielles suivant leur âge (Daro, 1973).

En conclusion, lorsque nous faisons un prélèvement à midi, nous obtenons un nombre représentatif de Copépodes adultes, puisqu'à cette heure ils ont une distribution homogène, nous avons 30 % de la population totale des nauplii de la colonne d'eau dans les premiers 20 cm et environ 15 % du méroplancton.

e) Evolution saisonnière du zooplancton

Nous avons distingué l'holoplancton d'une part, représenté par les Copépodes surtout et le méroplancton d'autre part.

1) l'holoplancton

Les figures 25, 26, 27, 28 et 29 illustrent l'évolution du nombre de Copépodes, adultes, copépodites et nauplii au cours de la période étudiée durant les années 1968 à 1972.

D'une manière générale nous observons un développement des Copépodes à partir de la fin avril ou du début mai, avec l'apparition d'un pic de nauplii; un second pic apparaît dès la fin mai début juin; le premier pic est généralement représenté par 12.000 nauplii / 50 l, tandis que le second est fort variable : de 6.000 à 30.000 nauplii / 50 l en 1972.

Un pic de copépodites suit généralement d'une semaine le pic de nauplii (de l'ordre de 1.000 à 5.000 copépodites / 50 l) lui même suivi une semaine plus tard d'un pic d'adultes (de l'ordre de quelques centaines à 2.000 adultes / 50 l).

Pour ces deux pics d'adultes des mois de mai et juin il s'agit essentiellement (pour 95 % des adultes rencontrés) d'Eurytemora affinis.

Nous pensons donc qu'il s'agit de deux générations successives d'Eurytemora affinis, la seconde provenant de la première et disparaissant par la suite.

Aux mois de juillet et août nous observons généralement deux autres pics de nauplii d'intensité plus faible que les pics printaniers (de l'ordre de 1.000 à 8.000 nauplii par 50 l). Ceux-ci sont suivis de pics de copépodites une semaine plus tard à raison de quelques centaines à un millier. Ces copépodites sont suivis eux mêmes par des pics d'adultes de l'ordre de quelques centaines d'adultes une à deux semaines plus tard.

La détermination des Copépodes adultes à cette période nous indique qu'il s'agit pour 90 % d'Acartia bifilosa, les 10 % restants étant Temora longicornis et Centropages hamatus et quelques femelles d'Eurytemora affinis. Nous assistons donc en été à un phénomène analogue à celui auquel on assiste au printemps : la succession de deux générations d'une espèce abondante massivement et pratiquement seule. Plusieurs phénomènes remarquables sont à retenir à propos des Copépodes du Bassin de Chasse:

- Ils apparaissent en nombres très grands : une émission de 12.000 nauplii / 50 l n'est pas rare; à titre de comparaison en mer du Nord, nous observons des émissions de 3.000 nauplii / 50 l (Techn. report C.I.P.S.).
- Ils subissent une assez grande mortalité au cours de leur développement.
- Leur cycle vital est extrêmement court : environ 2 semaines à 1 mois (nous le détaillerons dans le chapitre courbes de croissance), alors que le cycle vital d'un Copépode calanoïde varie de 6 semaines à 2 mois dans les conditions de températures où nous nous trouvons (Marshall & Orr, 1965; Petipa, 1965;
- Nous assistons à la succession de deux espèces pratiquement seules : la première au printemps *Eurytemora affinis*, la seconde en été *Acartia bifilosa*, la seconde remplaçant quasiment la première : en effet, en juillet et août seules quelques femelles d'*Eurytemora affinis* subsistent dans le plancton.

Quelques problèmes se posent à propos de cette succession de 2 espèces de Copépodes.

Le premier pic de nauplii d'*Eurytemora affinis* que l'on observe à la fin du mois d'avril peut difficilement provenir des quelques adultes présents dans le plancton dans la période qui précède.

Nous avons donc émis l'hypothèse, il y quelques années, qu'il devait exister la possibilité pour des oeufs ou des stades larvaires de passer l'hiver dans la vase du fond du bassin. Cette hypothèse a été vérifiée dans la cadre d'un mémoire de licence effectué par Vera Vandendaele.

Ce travail est poursuivi à l'heure actuelle au laboratoire. Notre hypothèse est la suivante : la même possibilité existerait pour *Acartia bifilosa* dont les oeufs (ou des stades larvaires) sortiraient de la vase à des températures plus hautes qu'*Eurytemora*. Nous avons d'ailleurs déjà obtenu un développement de quelques *Acartia* à partir d'échantillons de vase incubés à 15°. Si cette hypothèse est vérifiée cela pourrait peut-être expliquer la succession de ces deux populations. De plus si cette possibilité n'existe que pour ces deux organismes (et pas par exemple pour *Centropages hamatus* ou *Temora longicornis* que l'on trouve également dans le plancton mais en nombres beaucoup plus réduits), cela expliquerait leur succès dans ce biotope particulier que consiste le Bassin de Chasse.

De plus, la disparition d'*Eurytemora affinis* à la fin du mois de juin pourrait peut-être être expliquée par une salinité trop grande : il s'agit d'un organisme typiquement saumâtre et à la fin du mois de juin nous nous trouvons en fait dans des conditions marines.

2) Le méroplancton

Les figures 30, 31, 32, 33 et 34 illustrent l'évolution du nombre de larves méroplanctoniques au cours des années 1968 à 1972. Il s'agit essentiellement de larves de *Polydora ciliata*, *Crepidula fornicata*, de plusieurs *Cirripedia*, notamment *Balanus crenatus*, *Elminius modestus*, de plusieurs larves de *Lamellibranchia* et notamment *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* et *Ostrea edulis*.

Nous observons d'une part des phénomènes qui se reproduisent chaque année : il s'agit de 3 ou 4 émissions de larves de *Polydora ciliata* et de deux émissions de larves de *Crepidula fornicata*.

En ce qui concerne *Polydora ciliata* nous avons pu montrer de manière détaillée (Daro & Polk, 1973) que la première émission provient d'adultes ayant passé l'hiver sur les substrats durs du Bassin et que toutes les suivantes provenaient de générations successives; nous concluons à un cycle vital extrêmement court : environ 1 mois d'adulte à adulte.

De manière analogue Polk (1966) a pu montrer que la première émission de larves de *Crepidula fornicata* provenait des adultes de l'année précédente et que la seconde succédait à la première : le cycle vital de ces organismes est également extrêmement court.

D'autre part, nous observons des phénomènes non constants d'année en année.

Le plus typique concerne l'émission des larves de *Lamellibranchia*: ainsi en 1969 et 1970 nous avons observé en mai et juin une émission de larves de *Mya arenaria*, ce qui n'avait en fait jamais été observé auparavant et plus dans les années suivantes : nous avons commenté plus en détail ces observations dans une publication (Daro & Soroa, 1972).

Nous observons certaines années (1968, 1970) des émissions massives: 150.000 larves d'huîtres / 50 l, 78.000 larves de moules / 50 l.

Ces concentrations diminuent d'ailleurs avec une extrême rapidité, ce qui montre que la mortalité doit être très grande.

- Les années 1970 et 1972 ont été des années particulièrement favorables aux Cirripèdes (1 pic de 2.500 larves / 50 l en 1970 et de plus de 500 en 1972) généralement le nombre de Cirripèdes n'excède pas les 250 larves / 50 l.
- Enfin, en 1972 nous avons vu apparaître à la fin du mois de juillet et au mois d'août, des larves de *Littorina* en assez grand nombre : l'explication de ce phénomène réside dans l'introduction artificielle de *Littorina littorea* par l'ostréiculteur afin de brouter les *Ulva* qui recouvrent le fond du Bassin qui menaçaient d'étouffer les huîtres.

Remarque : Nous n'avons pas fait apparaître dans nos graphiques les nombres de tous les organismes rencontrés; ils apparaissent en effet très sporadiquement et en nombres restreints. A titre d'exemple, en voici les maxima rencontrés au cours des différentes années d'étude (en nombre par 50 l).

1968	10/4	1 méduse d'Hydrozoa
	8/5	325 larves Polychaeta errantia
	12/6	22 Zoea Decapoda
1969	15/4	32 oeufs <i>Littorina littorea</i>
	28/4	3.782 larves Polychaeta errantia
	28/4	242 larves <i>Nassarius</i>
1970	22/4	400 larves Polychaeta errantia
	19/4	8 oeufs <i>Littorina littorea</i>
	20/5	11 Zoea Decapoda
	16/6	10 Zoea Decapoda

1971	5/6	12 larves Bryozoa
	10/6 au 8/7	10 Zoea Decapoda
	6/5	10 larves Polychaeta errantia
1972	24/5	8 Zoea Decapoda
	31/5	8 Zoea Decapoda
	14/6	50 Zoea Decapoda
		10 larves Lanice
	5/7	5 larves Bryozoa

En conclusion de cet aperçu de l'abondance du zooplancton nous tirerons quelques remarques générales :

Le zooplancton du Bassin de Chasse se compose de quelques espèces qui apparaissent en nombres très élevés; les grands nombres d'individus sont probablement d'ailleurs liés au petit nombre d'espèces. Nous avons vu en effet que les conditions du milieu sont fort changeantes dans le cours des saisons mais également dans le cours d'une journée; ceci signifie donc que les espèces sont toutes euryoeques.

De plus le caractère particulier de bassin fermé que nous étudions suppose que tous les organismes doivent être présents dès la fermeture des écluses au mois de mars, d'où le succès du méroplancton. Nous avons vu d'autre part le caractère très particulier du développement des Copépodes pour lequel nous avons émis une hypothèse en partie vérifiée.

D'autre part, les organismes semblent avoir un cycle vital extrêmement court; ceci lié à des nombres très grands nous conduit immédiatement à l'idée d'une production très grande.

Il est remarquable également de constater que pratiquement tous les organismes rencontrés en grands nombres sont herbivores :

les deux espèces de Copépodes, les véligères de *Crepidula fornicata*, les larves de Cirripèdes, les larves de Lamellibranches.

Seules les larves de Décapoda et les Mysidacés sont carnivores, mais leurs nombres sont extrêmement réduits.

En d'autres termes, nous avons affaire à un zooplancton appartenant dans sa grande majorité au premier niveau trophique des consommateurs primaires et la production du zooplancton du Bassin de Chasse est de la production secondaire.

B. Courbes de croissance des espèces zooplanctoniques

Nous avons évalué les poids et les temps de vie pélagique des différents stades de développement des espèces zooplanctoniques les plus abondantes.

Il s'agit d'*Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* pour les espèces holoplanctoniques, les larves de *Polydora ciliata* et de *Crepidula fornicata* pour les espèces méroplanctoniques.

a) Méthode de pesée

La plupart des pesées ont été effectuées sur des animaux formolés : en effet les manipulations sur des organismes vivants sont trop longues de telle sorte qu'ils éclatent avant d'être pesés.

Nous avons cependant testé la méthode sur un animal facile à trier sur le vivant : *Eurytemora affinis* adulte.

De plus, nous n'avions à notre disposition qu'une balance de faible précision (Mettler H31 , précision : 0,1 mg) ce qui nous obligeait à isoler plusieurs centaines à 1 millier d'organismes et à en mesurer le poids total.

Poids d'organismes formolés : $(0,101 \pm 0,017)$ mg/individu,
pesée de 6 x 100 org.

Poids d'organismes frais : $(0,092 \pm 0,013)$ mg/individu,
pesée de 6 x 100 org.

Ce test nous montre que les deux résultats ne sont pas significativement différents. C'est pourquoi nous avons par la suite utilisé les poids formolés comme valeurs de poids frais.

b) *Eurytemora affinis* - Courbe de croissance

1) Les biomasses des différents stades de développement

Nous avons différencié 3 stades : Nauplii (les 6 stades ensemble), Copépodites (les 5 stades ensemble), adultes (mâles et femelles ensemble) plus à part femelles portant des oeufs.

Stade de dévelop.	Poids moy/ind. en mg	σ	Nombre de pesées	Nbre d'orga- nismes par pesée
Nauplii	0,00264	0,00022	3	1.000
Copépodites	0,0108	0,0019	3	300
Adultes	0,0920	0,013	6	100
Femelles + oeufs	0,1260	0,0104	3	50

2) Cycle vital d'*Eurytemora affinis*

Eurytemora apparaît en nombres importants dès la fin du mois d'avril. Cette première génération provient vraisemblablement du développement d'oeufs qui ont passé l'hiver dans les sédiments du Bassin (V. Vandendaele, 1972). Cette espèce se développe ensuite durant les mois de mai et de juin pour ensuite disparaître pratiquement du zooplancton; pendant cette période deux générations se succèdent.

Les fig. 28 et 29 nous montrent les courbes d'évolution des différents stades (nauplii Copépodites adultes).

En 1971 (fig. 28), au cours de la 1ère génération qui s'étend du 6 mai au 21 mai, nous observons qu'un pic de copépodites suit un pic de nauplii une semaine plus tard et qu'un pic d'adultes suit lui même le pic de copépodites une semaine après.

Il faut ensuite une semaine pour voir apparaître les nauplii de la 2ème génération qui s'étend du 27 mai au 10 juin et où les pics des différents stades se succèdent avec la même cadence qu'au cours de la 1ère génération.

En 1972 (fig. 29), nous observons les mêmes durées de développement qu'en 1971; la 1ère génération s'étend du 4 mai au 24 mai; la seconde génération du 6 au 20 juin.

En conclusion nous définirons le cycle vital d'Eurytemora affinis de la manière suivante :

oeuf à nauplius	: 1 semaine
nauplius à copépodite	: 1 semaine
copépodite à adulte	: 1 semaine.

Nous avons tracé à la fig. 35 la courbe de croissance d'Eurytemora en poids frais en fonction du temps (au stade nauplius au stade adulte). L'erreur absolue sur le temps est estimée à une demi semaine. Nous avons donc calculé l'erreur σ affectée au temps qui nous donne 2 jours.

Nous avons ainsi tracé 3 courbes :

- a) la courbe de croissance maximale et en même temps la plus rapide,
- b) la courbe de croissance minimale et en même temps la plus lente, et enfin,
- c) la courbe moyenne.

La croissance maximale et la plus rapide nous donne un nauplius pesant 2,42 μg qui devient en 3 jours un copépodite pesant 12,7 μg , qui lui même devient un adulte de 102 μg 1 semaine plus tard.

La croissance minimale et la plus lente nous donne un nauplius pesant 2,86 μg qui devient en 11 jours un copépodite de 8,9 μg , qui lui même devient 7 jours plus tard un adulte de 82 μg .

tonsa

c) Acartia bifilosa - courbe de croissance

1) Les biomasses des différents stades de développement

Le poids des adultes d'Acartia a été calculé d'après la formule de Kamshilov citée par Cushing et Vucetic(1963)

$$y = (0,286 x + 0,005)^3$$

y = poids frais en mg

x = longueur totale en mm.

Cette même formule appliquée à Eurytemora affinis dont la longueur maximale est de 1,65 mm nous donne

$$y = (0,286 x 1,65 + 0,005)^3 = 0,108 \text{ mg},$$

ce qui est en assez bonne concordance avec le poids frais mesuré par nous mêmes $0,092 \pm 0,013$ mg.

Nous avons en effet délibérément choisi la longueur maximale; la longueur minimale d'Eurytemora affinis est de 1 mm (Rose, 1970); nous nous sommes basés pour cela sur les résultats de Marshall & Orr (1934) qui ont montré que la longueur et le poids des Copépodes, particulièrement de Calanus finmarchicus variaient suivant les saisons, la valeur maximale étant atteinte au printemps et en été, la valeur minimale se situant en hiver. Or nous étudions précisément des organismes qui se développent au printemps et en été.

Nous appliquons donc la formule de Kamshilov à *Acartia bifilosa* adulte dont la longueur maximale est de 1,1 mm.

$$y = (0,286 \times 1,1 + 0,005)^3 = 0,029 \text{ mg en poids frais.}$$

N'ayant pas de formule pour le calcul du poids des copépodites et des nauplii, nous avons comparé le poids d'un adulte d'*Acartia* au poids d'*Eurytemora* et avons estimé que les poids des autres stades étaient dans le même rapport.

Si le poids d'*Eurytemora* adulte vaut 3,17 x fois le poids de *Acartia* adulte nous en concluons que les poids des autres stades valent

Nauplius = 0,0008 mg \pm σ négligeable

Copépodite = 0,0034 mg \pm 0,0006.

Ne connaissant pas l'erreur sur le poids des adultes (la formule de Kamshilov ne le donnant pas) nous ne pouvons évidemment pas calculer le σ ; le poids des copépodites et des nauplii étant déduit du poids d'*Eurytemora*, nous y avons affecté un σ de même pourcentage par rapport à la moyenne que dans le cas d'*Eurytemora*.

2) Cycle vital d'*Acartia bifilosa*

La durée des différents stades de développement a été déterminée de la même manière que pour *Eurytemora* aux fig. 29 et 30. Cette espèce apparaît à la fin du mois de juin ou au début du mois de juillet, remplaçant pratiquement *Eurytemora*.

En 1971 (fig. 28) la première génération d'*Acartia* s'étend entre le 24 juin et le 8-16 juillet : un pic de nauplii est suivi une semaine après par un pic de copépodites, suivi lui même une semaine plus tard par un pic d'adultes.

Au cours de la seconde génération nous apercevons le même intervalle d'1 semaine entre 1 pic de nauplii et un pic de copépodites, mais il faut environ 2 semaines pour voir apparaître le pic d'adultes.

En 1972 (fig. 29) nous observons les mêmes temps de vie pour les différents stades, la seconde génération étant plus longue que la première. Nous avons tracé à la fig. 36 la courbe de croissance d'*Acartia*, prenant comme erreur sur le temps la même que pour *Eurytemora* puisque nous avons procédé au même raisonnement.

Nous avons tracé les courbes de croissance maximales (a), minimales (b) et moyennes (c) pour les deux générations.

A la 1ère génération nous avons donc :

pour une croissance maximale (a) un nauplius de 0,8 μ g devient 3 jours plus tard un copépodite de 4 μ g qui lui même devient encore une semaine plus tard un adulte de 29 μ g.

pour une croissance minimale (b) un nauplius de 0,8 μ g devient 11 jours plus tard un copépodite de 2,8 μ g qui lui même en une semaine devient un adulte de 29 μ g.

A la 2ème génération nous observons les mêmes croissances maximales et minimales de nauplius à copépodite, mais il faut 2 semaines du stade copépodite au stade adulte.

d) Larves de Polydora ciliata - courbe de croissance

1) Les biomasses des différents stades de développement

Nous avons différencié 5 classes de tailles des larves de Polydora ciliata en nous basant sur le nombre de segments sétigères.

Taille en nbre de segm. sétigères	Poids moy/ ind. en mg	σ	Nombre de pesées	Nbre d'orga- nismes/pesée
3-4 et 5	6,8	0,9	3	450
6-7 et 8	9,6	1,2	3	250
9-10 et 11	12,6	1,6	3	150
12-13-14	27	3,4	3	100
15-16-17	33	4,2	7	100

2) Temps de vie pélagique des larves

Cette détermination a fait l'objet d'une publication (Daro & Polk, 1973).

Nous y avons établi que le passage de 4 à 7 segments sétigères se faisait en 3 jours, de 7 à 10 segments également en 3 jours, le passage de 10 à 13 segments se fait en 4 jours et enfin de 13 à 16 segments en 4 jours de nouveau.

Nous avons pu établir ces données grâce à des prélèvements journaliers. Nous en déduisons que l'erreur absolue sur le temps est de 1/2 jour , ce qui nous donne 0,4 jour comme écart-type σ .

Nous avons tracé à la fig. 37 la courbe de croissance de la vie pélagique des larves de *Polydora ciliata*, avec les courbes moyenne , maximale et minimale .

e) Larves de *Crepidula fornicata* - courbe de croissance

1) La biomasse des différents stades de développement

Nous avons isolé des larves classées suivant des tailles croissantes de 50 en 50 μ de + grand diamètre.

Nous avons en fait isolé seulement les tailles suivantes : 300 μ , 350 μ , 400 μ , 450 μ et 500 μ .

La précision de notre méthode de mesure des larves sous la loupe binoculaire est de 25 μ .

Stade de développement (mesure de + grand diam.)	Poids frais /individu en μ g	σ	Nbre de pesées	Nbre d'animaux par pesée
300 μ	5,6	-	1	200
350 μ	10,3	1	2	250
400 μ	14,1	0,9	2	225
450 μ	21,8	2,3	3	200
500 μ	33,1	3,4	3	150

Pour avoir tous les stades de développement il nous faut encore 3 classes de tailles en fait : 550 μ , 600 μ et 650 μ . En effet Polk (1966) a montré que les larves de *Crepidula* apparaissaient dans le plancton vers 300 μ et se fixaient vers 650 μ de diamètre. Comme nous n'avions pas assez de larves de ces grandes tailles à isoler, nous avons effectué un graphique du poids en fonction de la taille et extrapolé pour les poids des tailles les plus grandes (fig. 38). Nous avons tenu compte des erreurs sur la taille et sur le poids pour tracer les 3 courbes (moyenne, minimale et maximale).

Ce graphique nous montre que les larves de
 550 μ ont un poids de 47 μg affecté d'un σ de 10 μg
 600 μ ont un poids de 64 μg affecté d'un σ de 12 μg
 650 μ ont un poids de 86 μg affecté d'un σ de 14 μg .

2) Temps de vie pélagique des larves

Polk (196) a établi une durée totale de 12 jours de vie pélagique pour les larves de *Crepidula fornicata*.

Afin de préciser la durée des différents stades nous avons isolé du zooplancton dans un bassin de 450 l et suivi son évolution. Il s'agit de la même expérience que celle effectuée pour les larves de *Polydora ciliata* et que nous avons décrite plus haut. (Daro & Polk, 1973).

A la figure 39 nous avons tracé la répartition des différentes tailles à chacun de nos prélèvements journaliers. Nous raisonnerons en observant tout d'abord les larves de 600 μ . Il faut au moins 3 jours pour voir diminuer le nombre de larves de 600 μ (qui sont donc passées à la classe de taille de 650 μ , stade auquel les larves se fixent) : entre le 11-6 et le 14-6.

Il en est de même pour le passage de 300 μ à 350 μ : il faut au moins 3 jours (entre le 11 et le 14-6) pour que toutes les larves de 300 μ aient disparu.

Le raisonnement pour la durée de la croissance des stades intermédiaires est plus long.

Nous commençons par les larves de 600 μ

Le 11-6 on en observe 9

Le 12-6 on en observe 29

20 larves se sont ajoutées à cette classe de taille; nous allons les chercher dans les classes de tailles inférieures c.à.d. 14 larves de 550 μ + 6 larves de 500 μ .

Nous poursuivons ainsi le raisonnement de proche en proche, ce qui nous donne comme résultat :

Du 11-6 au 12-6	6 l . 500 μ + 14 l . 550 μ \longrightarrow	20 l. 500 μ
	18 l . 500 μ + 11 l . 450 μ \longrightarrow	29 l. 550 μ
	*6 l . 450 μ + 26 l . 400 μ \longrightarrow	32 l. 500 μ
	28 l . 400 μ + 8 l . 350 μ \longrightarrow	36 l. 450 μ
	27 l . 350 μ + 9 l . 300 μ \longrightarrow	36 l. 400 μ
	11 l . 300 μ \longrightarrow	11 l. 350 μ .

Nous poursuivons le même raisonnement du 12-6 au 13-6.

10 l de 550 μ \longrightarrow 10 l.600 μ

10 l de 500 μ + 19 l 550 μ \longrightarrow 29 l.550 μ

22 l de 500 μ + 7 l 450 μ \longrightarrow 29 l.500 μ

25 l de 450 μ restent 25 l de 450 μ

36 l de 400 μ restent 36 l de 400 μ

11 l de 350 μ restent 11 l de 350 μ

7 l de 300 μ restent 7 l de 300 μ

Le raisonnement peut être difficilement poursuivi de la même manière du 13-6 au 14-6, car il y a eu fixation des larves et mortalité et nous ne pouvons pas distinguer la part due à chacun des phénomènes.

Néanmoins, du 14-6 au 15-6, 15 l de 600 μ se sont fixées et toutes les autres larves sont restées à la même taille.

En conclusion, quelques phénomènes ressortent clairement :

- ce sont les larves de 400 μ qui semblent croître le plus rapidement : en effet après être restées 1 jour à 400 μ elles croissent brusquement à 500 μ le jour suivant \Rightarrow passage de 400 μ à 500 μ en 2 jours.
- les larves de 350 μ observées le 12-6 sont restées à 350 μ le 13-6 et le 14-6 sont passées à 400 μ \Rightarrow passage de 350 à 400 μ en 2 jours.

Si nous récapitulons les données que nous avons jusqu'à présent

300 à 350 μ en 3 jours

350 à 400 μ en 2 jours

400 à 500 μ en 2 jours

600 à 650 μ en 3 jours

Il nous reste 2 jours pour le passage de 500 à 600 μ .

Soulignons que ces résultats ont été déterminés à partir d'une seule expérience : nous nous permettrons cependant de les généraliser en nous basant sur les données de Polk (1966) qui avait déterminé une croissance pélagique de 12 jours pour toutes les observations qu'il avait fait au cours de 3 années.

Nous avons tracé à la fig. 40 la courbe de croissance pélagique des larves de *Crepidula fornicata*; nous y avons tracé, comme pour ces espèces précédentes, les courbes maximale , minimale et moyenne .

C. La production des espèces

La production d'une certaine biomasse vivante est définie comme étant l'augmentation de cette biomasse par unité de temps. Cette production peut être calculée de différentes manières comme l'a montré Winberg dans son livre en 1971. Comme le but de cette mesure est de connaître la production totale de toutes les populations d'un biotope appartenant à un même niveau trophique, il faut d'abord passer par l'analyse de la production de chaque espèce composant ces populations.

Afin de connaître la production d'une seule espèce, il faut d'abord connaître la croissance individuelle, il faut également connaître la mortalité à tous les stades de développement; en multipliant le taux de croissance individuelle à chaque instant par la densité (ou le nombre) d'organismes à chacun des stades nous obtenons le taux de croissance de la population à chaque instant; la somme des taux de croissance nous donne la croissance en biomasse de la population. Pour connaître la production de la population il suffit d'exprimer une croissance de la population par unité de temps.

a) La croissance et la production des populations d'Eurytemora affinis

1) Le taux de croissance

Nous avons choisi de calculer un taux de croissance journalier à partir de la courbe de croissance individuelle. Pour connaître le taux de croissance journalier de la population toute entière, nous devons connaître la densité à chacun des stades. La densité des différents stades est différente suivant qu'il s'agisse de la première ou de la seconde génération.

Nous avons calculé la moyenne des différents stades (Nauplius, Copépodite et adulte) apparus dans le zooplancton au cours des années 1970, 1971 et 1972.

Pour la 1ère génération nous obtenons une natalité de 14.000 nauplii qui donnent 5.000 Copépodites qui deviennent eux mêmes 1.000 adultes.

Au cours de la seconde génération la natalité est de 19.000 nauplii qui donnent 1.000 copépodites qui se retrouvent à 200 adultes.

En traçant la courbe qui passe au mieux des 3 points déterminés nous observons la densité à chaque instant et ceci étant donnée l'erreur sur le temps et au cours des deux générations (fig. 41 et 42); grâce à la courbe de croissance individuelle et à la densité nous pouvons tracer la courbe de croissance de la population entière au cours des 2 générations (fig. 43 et 44).

α) A la 1ère génération (fig. 43)

Nous observons que la courbe de croissance moyenne ressemble fortement à une parabole, la courbe de croissance minimale également, le début étant fortement ralenti, tandis que la courbe de croissance maximale est une droite. Néanmoins dans les 3 cas nous observons qu'à partir du moment où la population atteint environ le poids frais de 60 mg/50 l, la croissance est pratiquement linéaire jusqu'à (250 ± 20) mg/50 l en (9 ± 1) jours. Nous partons d'une biomasse fraîche initiale de (36 ± 4) mg/50 l qui augmente jusqu'à 60 mg en (5 ± 4) jours.

β) A la seconde génération (fig. 44)

Du fait de la très grande mortalité au cours de cette génération nous obtenons des courbes de croissance extrêmement applaties.

Comme à la première génération, la croissance est linéaire à partir de 60 mg/50 l pour atteindre en 10 ± 1 jours la biomasse de 105 ± 5 mg/50 l.

Nous partons d'une biomasse de 49 ± 3 mg qui en (5 ± 3) jours atteint 60 mg.

De toutes ces courbes de croissance l'on tire immédiatement la production, qui est en fait le taux de croissance de la population exprimé dans une certaine unité de temps.

b) La croissance et la production des populations d'Acartia bifilosa

Chez *Acartia bifilosa* nous avons 2 courbes de croissance individuelle (pour chacune des générations) et des densités également différentes aux deux générations.

La densité des populations d'*Acartia* rencontrées au cours des années 1970, 1971 et 1972 se décompose comme suit :

1ère génération 6.500 nauplii, 900 copépodites et 600 adultes

2ème génération 6.500 nauplii, 900 copépodites et 300 adultes

Les figures 45 et 46 représentent ces courbes de densité.

Procédant au même calcul que pour *Eurytemora*, nous avons tracé aux figures 47 et 48 les courbes de croissances des populations d'*Acartia bifilosa* à la première et à la seconde génération.

1) A la 1ère génération

Nous observons la même situation que celle mise en évidence à la première génération d'*Eurytemora affinis* : la croissance maximale est linéaire, les croissances minimales et moyennes ont un aspect parabolique.

2) A la 2ème génération

Nous observons également la même situation qu'à la seconde génération d'*Eurytemora affinis*; une croissance pratiquement linéaire.

c) La croissance et la production des populations de larves de Polydora ciliata

Nous avons généralement rencontré au cours des années 1968 à 1972 3 ou 4 émissions de larves de Polydora ciliata par an (Daro & Polk, 1973).

La 1ère a lieu en avril, la seconde en mai-juin, la troisième en juillet et la quatrième ne se produit pas chaque année. De plus, les toutes jeunes larves de cette dernière génération subissent une mortalité quasi totale. Nous ne tiendrons donc pas compte de la génération 4.

Nous avons pu suivre la densité des populations au cours de la seconde et la 3ème génération en 1969. Il faut en effet que la natalité soit instantanée et que l'on puisse ensuite suivre l'évolution des différents stades de développement. En effet, lorsque la natalité est étalée sur une longue période de temps, les phénomènes sont extrêmement compliqués.

A la seconde génération en juin nous avons observé

450 larves de 3 - 4 segments	le 9-6
225 larves de 6 - 8 segments	le 12-6
250 larves de 12 -13 segments	le 16-6
260 larves de 15 -16 segments	le 17-6

A la troisième génération nous avons observé

735 larves de 4 segments	le 9-7
345 larves de 13 segments	le 17-7

D'une manière générale il semble donc que la mortalité de 50 % des organismes arrive chez les toutes jeunes larves, entre le stade 3-4 segments et le stade 6-8 segments.

La moyenne des natalités de larves rencontrées au cours des 4 années est de 2.900 / 50 l à la 1ère génération

12.600 / 50 l à la seconde génération

1.900 / 50 l à la troisième génération.

Les figures 49, 50 et 51 nous montrent la densité des larves aux 3 générations.

Les figures 52, 53 et 54 nous montrent les courbes de croissance des populations aux trois générations.

Nous observons que dans les trois cas, la croissance de la population présente une courbe sigmoïde tout comme la croissance de l'individu. Ceci s'explique très facilement par la faible mortalité des larves.

Remarquons que c'est la troisième génération qui montre le moins de production. Nous avons également observé ce phénomène avec les deux espèces précédentes étudiées.

d) La croissance et la production des populations de larves de *Crepidula fornicata*

Les larves de *Crepidula fornicata* apparaissent dans le plancton en 2 émissions l'une au mois de juin l'autre au mois de juillet.

La densité de la natalité des larves de *Crepidula* a varié au cours de la période d'étude.

En 1968, 1969 et 1970 l'émission du mois de juin était de 1.000 larves / 50 l et celle du mois de juillet de 2.000 larves / 50 l.

En 1971 les deux émissions ont été beaucoup plus massives : 3.500 et 5.700 larves / 50 l.

En 1972 nous avons assisté à une seule émission celle de juin avec 2.000 larves / 50 l.

La mortalité aux différents stades a été calculée de la manière suivante : au cours d'une émission nous comparons les nombres totaux de larves de chacun des stades et nous obtenons :

$$6 \text{ larves de } 350 \mu \longrightarrow 2 \text{ larves de } 450 \mu \longrightarrow 1 \text{ larve de } 600 \mu.$$

Au cours du passage de 350 μ à 450 μ : 66 % de mortalité
450 μ à 600 μ : 50 % de mortalité.

Ceci au cours des deux générations.

Les figures 55 et 56 nous montrent les densités des larves au cours des 2 générations.

Les figures 57 et 58 nous montrent la croissance des populations au cours des 2 générations; nous observons que celle-ci est nettement plus sigmoïde que la croissance individuelle.

En conclusion de cette étude de la croissance des populations zooplanctoniques, nous pourrions souligner quelques phénomènes intéressants.

La courbe croissance des 2 espèces de Copépodes a une allure parabolique, la seconde génération étant nettement moins productive que la première. La courbe de croissance des 2 espèces méroplanctoniques est sigmoïde tout comme la courbe de croissance individuelle.

e) La production totale : schéma

D'après ces résultats et à l'aide de la connaissance de la date des natalités des différents organismes, nous pouvons établir un schéma saisonnier de la production hebdomadaire des 4 espèces étudiées.

- vers le milieu du mois d'avril apparaît la première génération de larves de *Polydora ciliata*; la natalité est de (20 ± 3) mg / 50 l. En une semaine la population atteint (35 ± 5) mg / 50 l pour atteindre la semaine suivante (60 ± 7) mg / 50 l.

$$\begin{aligned} \Rightarrow P_{\text{avril}} \text{ Polydora ciliata} &= (20 \pm 3) \text{ mg / 50 l natalité} \\ &\quad (15 \pm 5) \text{ mg / 50 l / semaine (1ère)} \\ &\quad (25 \pm 7) \text{ mg / 50 l / semaine (2ème)} \end{aligned}$$

- au cours de la première ou seconde semaine du mois de mai apparaissent dans le plancton les nauplii du copépode *Eurytemora affinis* à raison de (36 ± 4) mg / 50 l, après une semaine la biomasse est de (70 ± 30) mg / 50 l, la semaine suivante la biomasse est de (200 ± 50) mg / 50 l, au cours de la semaine suivante tous les organismes ont atteint leur biomasse maximale de 230-250 mg / 50 l.

$\Rightarrow P_{\text{mai}}$ Eurytemora affinis = (36 ± 4) mg / 50 l : natalité
 (32 ± 30) mg / 50 l : 1ère semaine
 (130 ± 50) mg / 50 l : 2ème semaine
 (40 ± 10) mg / 50 l : 3ème semaine.

- dans le courant du mois de mai ou de juin apparaît la seconde génération de larves de Polydora ciliata avec une biomasse de (86 ± 12) mg / 50 l, qui en une semaine croît jusqu'à (145 ± 25) mg / 50 l, la semaine suivante atteint (255 ± 30) mg / 50 l.

$\Rightarrow P_{\text{mai-juin}}$ Polydora ciliata = (86 ± 12) mg / 50 l : natalité
 (59 ± 25) mg / 50 l : 1ère semaine
 (110 ± 30) mg / 50 l : 2ème semaine

- au cours de la dernière semaine du mois de mai ou de la 1ère semaine du mois de juin apparaissent les nauplii de la seconde génération d'Eurytemora affinis à raison de (50 ± 4) mg / 50 l, après une semaine la croissance s'est effectuée jusqu'à (66 ± 10) mg / 50 l, la semaine suivante jusqu'à (90 ± 10) mg, et la semaine d'après tous les organismes ont atteint leur croissance maximale jusqu'à (105 ± 5) mg / 50 l.

$\Rightarrow P_{\text{juin}}$ Eurytemora affinis = (50 ± 4) mg / 50 l : natalité
 (16 ± 10) mg / 50 l : 1ère semaine
 (24 ± 10) mg / 50 l : 2ème semaine
 (15 ± 5) mg / 50 l : 3ème semaine.

- fin juin début juillet apparaissent les nauplii d'*Acartia bifilosa* à raison de 5 mg / 50 l; une semaine après la croissance , la population est à $(7,5 \pm 2)$ mg / 50 l, la semaine suivante à (19 ± 7) mg / 50 l. Dans le courant de la semaine suivante tous les organismes restant atteignent 24-25 mg.

P_{juillet} *Acartia bifilosa* = 5 mg / 50 l : natalité
 $(2,5 \pm 2)$ mg / 50 l : 1ère semaine
 $(11,5 \pm 7)$ mg / 50 l : 2ème semaine
 (5 ± 1) mg / 50 l : 3ème semaine

- au cours de la semaine qui suit apparaissent les nauplii de la seconde génération d'*Acartia bifilosa* à raison de 5 mg / 50 l.

Après une semaine la croissance est à (9 ± 4) mg / 50 l, la semaine suivante à (14 ± 4) mg / 50 l, une semaine après à (19 ± 2) mg, et au cours de la dernière semaine les derniers organismes achèvent leur croissance jusqu'à $(21 \pm 0,5)$ mg / 50 l.

$P_{\text{fin juillet-août}}$ *Acartia bifilosa* = 5 mg / 50 l : natalité
 (4 ± 4) mg / 50 l : 1ère semaine
 (5 ± 4) mg / 50 l : 2ème semaine
 (5 ± 2) mg / 50 l : 3ème semaine
 $(2 \pm 0,5)$ mg / 50 l : 4ème semaine

- au mois de juillet apparaît également la troisième génération de larves de *Polydora ciliata* avec (12 ± 2) mg/50 l, en une semaine la croissance est à (23 ± 4) mg / 50 l et la semaine suivante à (40 ± 5) mg / 50 l.

$P_{\text{juillet}} \text{ Polydora ciliata} = (12 \pm 2) \text{ mg / 50 l : natalité}$
 $(11 \pm 4) \text{ mg / 50 l : 1ère semaine}$
 $(17 \pm 5) \text{ mg / 50 l : 2ème semaine}$

- au mois de juin nous assistons à l'émission des larves de *Crepidula fornicata* avec 5,6 mg / 50 l qui en une semaine croissent jusqu'à (17 ± 3) mg / 50 l et qui la semaine suivante atteignent (27 ± 3) mg / 50 l.

$P_{\text{juin}} \text{ Crepidula fornicata} = 5,6 \text{ mg / 50 l : natalité}$
 $(11,4 \pm 3) \text{ mg / 50 l : 1ère semaine}$
 $(10 \pm 3) \text{ mg / 50 l : 2ème semaine}$

- au mois de juillet nous assistons à la seconde génération de larves de *Crepidula fornicata* où la production est double de la première.

$P_{\text{juillet}} \text{ Crepidula fornicata} = 11,2 \text{ mg / 50 l : natalité}$
 $(22,8 \pm 6) \text{ mg / 50 l : 1ère semaine}$
 $(20 \pm 6) \text{ mg / 50 l : 2ème semaine}$

Nous avons à la figure 59 illustré la production hebdomadaire en sommant la production des espèces présentes en même temps.

Il s'agit en fait d'un schéma, puisque les espèces peuvent apparaître dans le plancton d'une année à l'autre suivant des dates variant de deux à trois semaines environ, et que nous avons utilisé des moyennes de nombres d'organismes apparus au cours de plusieurs années.

Néanmoins, il ressort de ce schéma l'image d'un maximum de production zooplanctonique de la mi mai à la mi juin. Le maximum de production exprimée en poids frais étant d'environ (220 ± 60) mg / 50 l / semaine.

En juillet apparaît un second pic très faible par rapport au premier et qui est de (40 ± 10) mg / 50 l / semaine; le restant du temps elle oscille aux alentours de 20 mg / 50 l / semaine.

Ce schéma a été vérifié pour deux années 1971 et 1972; nous avons utilisé la même méthode de calcul de la production, mais nous avons utilisé les chiffres de densité de l'année précise et la date exacte d'apparition des espèces.

f) La production totale en 1971

Les croissances des populations zooplanctoniques en 1971 sont illustrées aux figures 60 et 61; nous nous apercevons qu'à quelques détails près (par exemple la très grande croissance des larves de *Crepidula fornicata* au cours d'une seule génération) le schéma particulier de l'année 1971 s'écarte peu du schéma général présenté plus haut. Sans approfondir les détails comme nous l'avons fait pour le schéma général de la production, nous établissons la production hebdomadaire du zooplancton en 1971.

P _{avril}	Polydora ciliata	=	(38 \pm 5)mg/50 l : natalité
			(28 \pm 11)mg/50 l/semaine du 20 au 27 avril
			(50 \pm 4)mg/50 l/semaine du 27 avril au 4 mai
P _{mai}	Eurytemora affinis	=	(58 \pm 4)mg/50 l : natalité
			(42 \pm 30)mg/50 l/semaine du 6 au 13 mai
			(150 \pm 70)mg/50 l/semaine du 13 au 20 mai
			(60 \pm 10)mg/50 l/semaine du 20 au 27 mai
P _{mai}	Polydora ciliata	=	(98 \pm 14)mg/50 l : natalité
			(68 \pm 22)mg/50 l/semaine du 27 mai au 3 juin
			(124 \pm 35)mg/50 l/semaine du 3 au 10 juin
P _{mai-juin}	Eurytemora affinis	=	(50 \pm 4)mg/50 l : natalité
			(30 \pm 14)mg/50 l/semaine du 27 mai au 3 juin
			(60 \pm 15)mg/50 l/semaine du 3 au 10 juin
			(8 \pm 5)mg/50 l/semaine du 10 au 17 juin
P _{juin-juillet}	Acartia bifilosa	=	2 mg/50 l : natalité
			(1,2 \pm 0,8)mg/50 l/semaine du 24 au 30 juin
			(6,2 \pm 2,5)mg/50 l/semaine du 30 juin au 7 juillet
			(2,7 \pm 0,6)mg/50 l/semaine du 7 au 14 juillet
P _{juillet}	Polydora ciliata	=	(9 \pm 1)mg/50 l : natalité
			(6 \pm 3)mg/50 l/semaine du 16 au 23 juillet
			(12 \pm 3)mg/50 l/semaine du 23 au 30 juillet

P _{juillet}	<i>Acartia bifilosa</i>	=	2,2 mg/50l : natalité
			(2,4 \pm 1,6)mg/50l/semaine du 14 au 21 juillet
			(4 \pm 2)mg/50l/semaine du 21 au 28 juillet
			(4,8 \pm 1,4)mg/50l/semaine du 28 juillet au 4 août
			(1,2 \pm 0,2)mg/50l/semaine du 4 au 11 août
P _{juillet}	<i>Crepidula fornicata</i>	=	30 mg/50l : natalité
			(70 \pm 20)mg/50l/semaine du 14 au 21 juillet
			(55 \pm 15)mg/50l/semaine du 21 au 28 juillet

La figure 62 illustre la production hebdomadaire du zooplancton.
 Nous apercevons qu'il y a très peu de différence entre le
 schéma général et le cas particulier de l'année 1971.

g) La production totale en 1972

Le même calcul pour 1972 (voir fig. 63 et 64 des croissances
 des populations) nous donne le schéma de la production suivant :

P _{avril}	<i>Polydora ciliata</i>	=	(7 \pm 1)mg/50l/ : natalité
			(5 \pm 2)mg/50l/semaine du 18 au 25 avril
			(9 \pm 2,5)mg/50l/semaine du 25 avril au 2 mai
P _{mai}	<i>Eurytemora affinis</i>	=	(30 \pm 4)mg/50l/ : natalité
			(30 \pm 20)mg/50l/semaine du 4 au 11 mai
			(160 \pm 70)mg/50l/semaine du 11 au 18 mai
			(110 \pm 25)mg/50l/semaine du 18 au 25 mai

P _{juin}	Eurytemora affinis	=	(80 \pm 4)mg/50l : natalité
			(30 \pm 20)mg/50l/semaine du 6 au 13 juin
			(30 \pm 10)mg/50l/semaine du 13 au 20 juin
			(8 \pm 5)mg/50l/semaine du 20 au 27 juin
P _{juin}	Crepidula fornicata	=	10 mg/50l : natalité
			(19,8 \pm 0,6)mg/50l/semaine du 6 au 13 juin
			(18,5 \pm 5,7)mg/50l/semaine du 13 au 20 juin
P _{juin-juillet}	Polydora ciliata		(8,6 \pm 1,2)mg/50l : natalité
			(6 \pm 2,4)mg/50l/semaine du 20 au 27 juin
			(11 \pm 3)mg/50l/semaine du 27 juin au 4 juillet
P _{juillet}	Acartia bifilosa	=	6,4 mg/50l : natalité
			(4 \pm 2,5)mg/50l/semaine du 11 au 18 juillet
			(11 \pm 4)mg/50l/semaine du 18 au 25 juillet
			(4,4 \pm 1)mg/50l/semaine du 25 juillet au 1 août
P _{août}	Acartia bifilosa	=	5,2 mg/50l : natalité
			(2,6 \pm 2)mg/50l/semaine du 1 au 8 août
			(3 \pm 2,5)mg/50l/semaine du 8 au 15 août
			(3 \pm 2,6)mg/50l/semaine du 15 au 22 août
			(0,4 \pm 0,2)mg/50l/semaine du 22 au 29 août
P _{août}	Polydora ciliata	=	(38 \pm 4)mg/50l : natalité
			(26 \pm 11)mg/50l/semaine du 1 au 8 août
			(49 \pm 13)mg/50l/semaine du 8 au 15 août

La figure 65 illustre la production hebdomadaire du zooplancton en 1972. Comme pour l'année 1971 nous observons peu de différences par rapport au schéma général. La seule différence remarquable est simplement la faible production printanière des larves de Polydora ciliata.

D. Les biomasses zooplanctoniques

Les biomasses ont pu être établies à partir des données de concentrations d'une part et des poids mesurés par nous mêmes d'autre part. En ce qui concerne les poids d'organismes que nous n'avons pas pesé nous mêmes, nous avons procédé à une évaluation par comparaison de poids connus dans la littérature (Shmeleva, 1965).

Voici ces différentes évaluations :

Larves de Cirripedia	Poids frais	6 μ g
Larves de Lamellibranchia	Poids frais	1 μ g
Larves de Polychètes errantes	Poids frais	16 μ g
Harpacticides	Poids frais	20 μ g

Nous avons négligé la biomasse des organismes présents à moins de 5 exemplaires / 50 l.

La biomasse de chaque espèce est portée en graphique de manière cumulative de manière à apercevoir la biomasse totale.

a) la biomasse en 1968 (fig. 66)

- au mois d'avril la biomasse présente un léger pic de 14 mg / 50 l dont 12 mg sont des larves de Polydora.
- le zooplancton a pris son développement dès la première semaine du mois de mai atteignant deux pics successifs de 243 et 196 mg. Durant cette période plus des 2/3 de la biomasse est représentée par les Copépodes tandis que le dernier tiers est occupé par la biomasse des larves de Polydora et Crepidula. La biomasse des autres organismes zooplanctoniques ne représente que 2 à 6 mg soit au maximum 2,5 % de la biomasse totale.

- Au mois de juin c'est le méroplancton (larves de *Polydora* et *Crepidula*) qui occupe environ la moitié de la biomasse, l'autre moitié étant représentée par les Copépodes. La biomasse à cette période est de 40 à 50 mg.
- Au mois de juillet les Copépodes occupent une biomasse de 30 à 40 mg et les *Polydora* de 10 à 15 mg. Un pic très remarquable de larves de *Lamellibranchia*, en l'occurrence *Ostrea edulis* se présente un jour. Très probablement ces organismes ont-ils subi une mortalité considérable car la semaine suivante leur biomasse n'était plus décelable, ils n'ont donc pas contribué à la production. Si l'on excepte ce pic, les biomasses zooplanctoniques se situent aux alentours de 30 à 50 mg.
- En août les biomasses ne dépassent pas 30 mg.
- En septembre nous assistons à un nouvel essor du zooplancton particulièrement *Polydora* et Copépodes. La biomasse dépassant nettement 100 mg.
- Dans tous les prélèvements la biomasse des autres espèces (*Cirripedia*, *Polychaeta*, etc....) ne représente que 2,3 ou 4 mg, c'est à dire 5 à 10 % de la biomasse zooplanctonique.

b) La biomasse en 1969 (fig. 67)

Le zooplancton a commencé à prendre son développement dès la mi avril atteignant à la fin du mois plus de 100 mg / 50 l. Malheureusement le Bassin de Chasse a été continuellement vidé au mois de mai et l'évolution a donc été interrompue.

- Durant le mois de juin, nous partons de biomasses très élevées avec plus de 300 mg / 50 l dont les 90 % sont occupés par les Copépodes pour arriver à des biomasses faibles d'environ 20 mg / 50 l. Au cours de cette période les Copépodes contribuent de moins en moins à la biomasse, celle-ci étant surtout composée de Polydora et Crepidula.
- Au cours des mois de juillet et août Copépodes, Polydora et Crepidula forment l'essentiel de la biomasse qui se situe aux environs de 30 à 50 mg / 50 l.
- Comme en 1968, tous les autres organismes autres que Copépodes, larves de Polydora et larves de Crepidula ne représentent que 2, 3 ou 4 mg de la biomasse, c'est à dire suivant les cas de 2 à 10 % de la biomasse totale.

c) La biomasse en 1970 (fig. 68)

Nous avons assisté à une année particulièrement riche en ce qui concerne la variété des espèces rencontrées et les biomasses particulièrement élevées.

- Le pic printanier de mai composé surtout de la biomasse des Copépodes a été moins élevé qu'en 1968 et 1969 n'atteignant pas 200 mg / 50 l.
- La première moitié du mois de juin se caractérise par la participation importante du méroplancton à la biomasse : larves de Polychètes errantes (environ 40 mg), larves de Lamellibranchia, en l'occurrence *Mya arenaria* (plus de 100 mg) et larves de Polydora (50 mg), ce qui provoque un pic de 260 mg.

- Après la vidange du 17 juin le plancton se composait d'une biomasse énorme de larves de *Polydora ciliata* (plus de 300 mg) ce qui a amené la biomasse ce jour là à un pic de plus de 420 mg. Ces biomasses ont diminué néanmoins très rapidement, pour atteindre 80 à 50 mg au mois de juillet.
- A la fin du mois d'août nous observons un pic très remarquable de 250 mg dû au développement de Copépodes et larves de *Polydora*.
- Remarquons qu'en 1970 la contribution des larves de *Cirripedia* à la biomasse zooplanctonique a été assez appréciable : de début juin à début juillet la biomasse a été de 5 à 16 mg / 50 l.

d) La biomasse en 1971 (fig. 69)

Les biomasses zooplanctoniques ont offert la même image qu'en 1968 et 1969.

Le pic printanier du mois de mai a atteint une biomasse de 390 mg provoqué par la présence simultanée des Copépodes, des larves de *Polydora ciliata* et de *Crepidula fornicata*.

Les mois de juin, juillet et août se caractérisent par des biomasses variant entre 20 et 40 mg à part un pic très important dû à l'émission de larves de *Crepidula fornicata*. La contribution du méroplancton autre que *Polydora* et *Crepidula* à la biomasse totale a été particulièrement faible cette année là : 1 ou 2 mg de biomasse.

e) La biomasse en 1972 (fig. 70)

Le pic printanier atteignant 300 mg de biomasse est composé essentiellement de Copépodes.

Au mois de juin les Copépodes forment encore l'essentiel de la biomasse.

Au mois de juillet et août la biomasse des Copépodes est extrêmement faible de 10 à 20 mg, tandis que les larves de *Polydora* en quantités considérables font atteindre presque 100 mg à la biomasse.

f) Schéma général de la biomasse

Nous pouvons dégager quelques faits importants :

- La biomasse zooplanctonique est composée pour 90 à 95 % de 4 espèces : *Eurytemora affinis*, *Polydora ciliata*, *Acartia bifilosa* et *Crepidula fornicata*, les deux premières espèces contribuant au printemps à la biomasse maximale de 250-300 mg; *Acartia*, *Crepidula* et *Polydora* composant la biomasse d'été qui se situe aux alentours de 50 mg / 50 l. Tous les autres organismes occupent en général 2 à 10 % de la biomasse zooplanctonique totale : ils peuvent cependant certaines années et durant de très courtes périodes former une biomasse beaucoup plus considérable.

D'une manière générale nous pourrions estimer que la biomasse totale du zooplancton est représentée avec une bonne approximation par la biomasse des 4 espèces *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *Crepidula fornicata* et *Polydora ciliata*. Nous avons effectué un schéma de l'évolution de la biomasse zooplanctonique au moyen des 4 seules espèces citées comme importantes, (fig. 71), avec les mêmes concentrations et les mêmes dates que celles utilisées pour le schéma de la production. Nous nous apercevons que le schéma s'accorde bien avec l'évolution réelle des biomasses.

Nous en déduisons par la même occasion que le schéma de production des 4 espèces représente en fait avec une bonne approximation la production totale.

D'autre part les biomasses zooplanctoniques au Bassin de Chasse sont considérables : à titre de comparaison Petipa (1966) a calculé des biomasses de populations d'*Acartia clausi* de la mer Noire de $9,72 \text{ mg} / \text{m}^3$ au maximum de leur développement; les populations d'*Eurytemora affinis* au Bassin de Chasse atteignent des biomasses fraîches de 2.000 à $6.000 \text{ mg} / \text{m}^3$ au maximum de leur développement, tandis que les populations d'*Acartia bifilosa* atteignent une biomasse de 400 à $1.000 \text{ mg} / \text{m}^3$.

IV. LA RELATION PHYTOPLANCTON - ZOOPLANCTON

Les quatres espèces zooplanctoniques les plus importantes sont toutes herbivores. Il est donc important de définir les relations qui existent entre le phytoplancton et le zooplancton.

Nous avons donc tout d'abord comparé les biomasses, puis les productions et enfin estimé le grazing.

A. Comparaison des biomasses

A cette fin nous avons utilisé les mêmes unités : le mg de C/m^3 . Nous avons converti les résultats de chlorophylle selon la formule de Strickland(1969) 1 mg de chlorophylle a est équivalent à $(30 \pm 15 \text{ mg})$ de carbone.

Pour passer de la biomasse fraîche du zooplancton en biomasse en carbone nous devons passer par deux facteurs de conversion.

En effet le zooplancton contient en moyenne 80 % d'eau (Omari, 1969). D'autre part d'après Curl (1962) et Sushkina et Sorokin (1969), le zooplancton en mélange à une contenance en carbone variant entre 33 % et 45 % du poids sec. Nous avons choisi la moyenne approximative de 40 %, ce qui nous donne finalement comme équivalence pour le zooplancton, valeur utilisée également par Mullin (1969):

$$1 \text{ mg de C} = \frac{1 \text{ mg de poids frais} \times 0,4}{5}$$

Nous avons représenté à la figure 72 les biomasses respectives du phyto- et du zooplancton.

D'une manière générale nous apercevons que les pics de biomasses, s'ils sont légèrement plus élevés pour le phytoplancton sont du même ordre de grandeur : de l'ordre de 400 à 600 mg/m³ pour le zooplancton et de 600 à 800 mg/m³ pour le phytoplancton. En 1970 ces ordres de grandeurs sont à peu près les mêmes pour le zooplancton mais non pas pour le phytoplancton.

Il est remarquable de constater également que le pic de biomasse du zooplancton précède celui du phytoplancton. Généralement on observe le contraire : à titre d'exemple nous mentionnerons Raymont (1963) et Martin (1965); ce dernier travaillant dans la baie de Narragansett, système plus ou moins semblable au système fermé que nous étudions, observe un pic printanier de phytoplancton précédant de peu celui du zooplancton.

B. Comparaison des productions

La production primaire a été mesurée en 1971 et 1972 par la méthode d'incorporation de C¹⁴ selon Steemann Nielsen. En 1971 il s'agit de la production in vitro mesurée en incubateur sous lumière constante maximale (15.000 lux) et en 1972 des mesures simultanées in vitro et in situ ont été effectuées.

Tout ce travail est effectué par J.P. Mommaerts et ce sont ses résultats dont nous nous servons.

Nous avons exprimé les résultats de la production primaire en mg de C/m² et par semaine en multipliant le résultat obtenu pour un jour par 7. Ceci est évidemment une approximation mais le calcul de la production en fonction de la lumière de chaque jour est en cours. D'autre part il s'agit de résultats de production dont on n'a pas soustrait une certaine valeur de respiration.

La production du zooplancton a été exprimée dans les mêmes unités que la production primaire : en mg de C/m²/semaine en multipliant les résultats par 1,5 qui est la profondeur moyenne.

La figure 73 nous montre la comparaison des productions phyto- et zooplanctoniques.

Ici nous nous apercevons que les productions ne sont pas comparables comme le sont les biomasses : au printemps nous avons un pic de production secondaire de 500 à 600 mg de C/m²/semaine en même temps qu'un minimum de production primaire de 600 à 1.000 mg C/m²/semaine. En été la situation est inverse : la production primaire atteint des maxima situés aux environs de 14.000 mg C/m²/semaine, tandis que la production secondaire varie aux alentours de 50 à 100 mg de C/m²/semaine.

Nous avons affaire au Bassin de Chasse d'Ostende à des productions tant primaire que secondaire assez élevées. Nous avons repris à titre de comparaison quelques chiffres de la littérature.

Heinle (1966) mesure des productions d'*Acartia tonsa* de 77 mg C/m²/jour dans la Chesapeake Bay; celle ci représente 5 % de la production primaire. La production d'*Acartia clausi* et *Acartia tonsa* a été mesurée égale à 166 mg de C/m²/jour dans Long Island Sound par Conover (1956). Clarke (1946) mentionne des productions zooplanctoniques maximales au Georges Bank de 44 mg de C/m²/jour.

Harvey (1950) calcule des productions primaires de 250 mg de C/m²/jour dans la Manche; le zooplancton a des productions de 75 mg de C/m²/jour, ce qui représente 30 % de la production primaire.

D'avril à septembre Steele (1958) a calculé pour le Fladen Ground une production primaire égale à 310 mg C/m²/jour et une production secondaire de 180 mg de C/m²/jour, ce qui représente 58 % de la production primaire.

La production secondaire mentionnée par ces différents auteurs varie donc entre 310 et 1.260 mg de C/m² et par semaine. Ce sont des productions secondaires que nous mesurons également au mois de mai et juin. Il est cependant intéressant de constater que les profondeurs marines où les calculs ont été effectués sont de 20 à 50 m alors que la profondeur où nous travaillons est de 1,5 m et l'on y observe des productions secondaires du même ordre de grandeur. Si l'on exprime la production secondaire en pourcentage de la production primaire nous obtenons 30 à 90 % au mois de mai et moins de 1 % au mois de juillet et août.

Nous nous apercevons donc que le coefficient de Lindeman (égal à 10 %) n'est pas valable dans le cas particulier d'études saisonnières mais plus probablement sur de longues échelles de temps.

Ainsi Petipa, Pavlova et Mironov (1970) ont évalué le coefficient de Lindeman égal à 70 % dans la comparaison de la production primaire et de la production d'une population d'*Acartia clausi*. D'autre part, Cushing (1970) a bien montré que l'efficience écologique augmentait avec la production primaire. Nous avons au Bassin de Chasse effectivement de très hautes productions primaires.

D'une manière qualitative nous observons des biomasses et des productions primaires minimales lorsque la biomasse et la production secondaire est maximale : il semble ainsi y avoir une relation de cause à effet; la cause serait peut-être le grazing.

C. Estimations du grazing

a) Estimations

De manière analogue à Cushing et Vucetic (1963) nous avons essayé de voir s'il y a une corrélation entre la mortalité du phytoplancton et la biomasse du zooplancton.

La mortalité hebdomadaire du phytoplancton est calculée de la manière suivante

$$M = B_{n-1} + P_{n-1 \rightarrow n} - B_n$$

B_{n-1} Biomasse au temps n-1

$P_{n-1 \rightarrow n}$ Production du temps n-1 au temps n

B_n Biomasse au temps n

La biomasse du zooplancton susceptible d'ingérer le phytoplancton pendant une semaine est la biomasse au temps n-1 augmentée de la production entre n-1 et n.

Nous avons dans les tableaux suivants en fait considéré les mois d'avril, mai et juin

1971

Date	Mortalité ₂ du phyto en mgC/m ² /semaine	Biomasse du zoo- plancton en mgC/m ²
15 - 22 IV	40	117,6
22 - 29 IV	645	427,2
29 - 6 V	0	787,2
6 au 13 V	6.010	372
13 au 20 V	800	1.296
20 au 27 V	1.310	950
27 au 3 VI	1.250	940
3 au 10 VI	1.480	602,6
10 au 17 VI	14.725	172,8

1972

Date	Mortalité ₂ du phyto en mg C/m ² /semaine	Biomasse du zooplancton en mg C/m ²
IV	650	46,8
	1.385	57
	723	96,6
V	130	192
	452	312
	600	894
	2.893	999
VI	5.907	291
	4.860	435
	3.555	394
	8.160	213,6

Un graphique n'est pas nécessaire pour montrer qu'il n'y a aucune corrélation entre ces deux paramètres. Ceci ne veut pas encore dire que le grazing n'aurait aucune influence sur le phytoplancton; les autres causes de mortalité ne jouent sans doute pas dans le même sens que le grazing si bien que celui ci est masqué.

Nous avons donc essayé d'estimer le grazing d'après des résultats de la littérature. Ces résultats varient en fait fort d'un auteur à l'autre car ils ont été acquis à partir d'expériences directes de grazing ou à partir d'expériences de respiration, toutes effectuées in vitro. Marshall & Orr (1955) estiment que la ration alimentaire journalière des Copépodes est équivalente à 5 % du poids de l'animal.

Pütter (1929) travaillant avec un grand éventail d'invertébrés estime qu'en moyenne cette ration équivaut à 30 % du poids de l'animal.

Harvey (1937), travaillant sur l'assimilation des différents éléments par les copépodes, calcule que la ration en carbone est d'environ 11 à 14 % du poids carboné de l'animal, cette ration exprimée en azote est de 13,4 % et en phosphore de 17,6 % (Butler, 1970).

Des rations alimentaires beaucoup plus élevées sont trouvées par Petipa, Pavlova & Mironov : 140 % du poids des nauplii de copépodes, 100 % du poids des copépodites et 45 % du poids des copépodes adultes.

Des rations alimentaires élevées ont également été trouvées par Paffenhöffer (1971) : 292-481 % pour le stade V du nauplius de *Calanus helgolandicus* à 28-85 % pour les adultes.

Les résultats de Mullin et Brooks (1970) vont également dans ce sens : 120 % pour le N V de *Calanus finmarchicus*, 45 % pour C II et 30 % pour C V.

D'après Frost (1972) les femelles de *Calanus pacificus* ingèrent 40 % de leur poids/jour.

Cushing et Vucetic (1963) ont calculé le grazing d'un patch de *Calanus finmarchicus* en mer du Nord. Constatant une corrélation entre la mortalité du phytoplancton et la biomasse de cet herbivore, ils ont pu estimer l'ingestion journalière de nourriture équivalente pour le copépodite V à 390 % du poids.

En fait le grazing dépend de la concentration du phytoplancton comme l'ont montré de nombreux auteurs (Mullin, 1963; Gauld, 1951; Marshall & Orr, 1955; Paffenhöffer, 1971), dépend du stade de développement de l'animal (Paffenhöffer, 1971; Marshall & Orr, 1970; Corner, 1972; Petipa, 1970) de la température (Mullin & Brooks, 1970) et de la diète (l'espèce de phytoplancton à leur disposition) (Paffenhöffer, Mullin & Brooks).

En ce qui concerne l'influence de la concentration du phytoplancton sur le grazing les courbes montrent bien une rapide augmentation entre 0 et 200 cell/ml dans les expériences de Frost (1972), entre 0 et 2.000 cell/ml dans les expériences de Mullin et Brooks (1970), pour atteindre un palier dans de très larges limites de concentrations.

Les valeurs alimentaires trouvées plus haut ont été déterminées probablement dans des cas de concentrations non limitantes à l'état de palier.

Nous admettrons à priori que les concentrations ne sont pas limitantes pour le zooplancton du Bassin de Chasse et nous utiliserons les valeurs alimentaires calculées par Petipa qui nous semblent être en accord avec le plus d'autres expériences (Mullin & Brooks, Paffenhöffer, Frost); les estimations de Cushing et Vucetic sont calculées pour des cas de nutrition superflue ("superfluous feeding").

Pour plus de précision nous avons effectué une courbe de la ration alimentaire / poids d'animal en fonction du temps de génération moyen d'un copépode du Bassin de Chasse (14 jours pour *Eurytemora* et la 1ère génération d'*Acartia* et 21 jours pour la seconde génération d'*Acartia*) (voir fig. 74).

La courbe de grazing que nous avons calculé pour chaque population a été obtenue en effectuant pour chaque jour de développement

R_i	di	B_i	R_i	Ration alimentaire/jour/mg d'animal
			di	Densité du stade de développement au
				temps i
			B_i	Biomasse du stade de développement au
				temps i.

b) Courbe du grazing des populations de Copépodes

Nous avons aux figures 75-76, 77 et 78 exprimé la courbe du grazing des populations d'*Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa* en 1971 et 1972.

Les populations d'*Eurytemora* à la première génération en 1971 et *Acartia* à la première génération en 1972 montrent un grazing journalier constant au cours de toute leur croissance : ainsi bien que les populations soient en croissance, et qu'il y ait production de biomasse, celles-ci ne retirent pas plus de ressources du milieu.

A la seconde génération le phénomène est encore plus marqué : la ration alimentaire journalière de la population en croissance diminue au cours du temps.

La chose est explicable évidemment par le fait que par le jeu de la mortalité au cours de la croissance et de la décroissance de la ration alimentaire journalière la population dans son ensemble retire chaque jour du milieu une quantité constante ou décroissante de phytoplancton.

c) Courbe du grazing des larves méroplanctoniques

Il existe peu de travaux à propos de la nutrition des larves de Gastéropodes et de Polychètes; seuls des auteurs tels que Mapstone (1970), Pilkington & Fretter (1970) ont estimé la meilleure qualité de phytoplancton à donner à des larves de Gastéropodes en culture, mais n'ont pas évalué la quantité.

Nous avons donc utilisé les chiffres évalués par nous mêmes pour les larves de *Polydora ciliata* (voir plus loin).

Il s'agit des rations alimentaires journalières suivantes (exprimées en pourcentage du poids de l'animal).

larve 4 segments 108 %; 7 segments 75 %; 10 segments 58 %; 14 segments 27 % et 16 segments 21 %.

Nous avons à la figure 79 illustré cette évolution.

Utilisant ces rations alimentaires et la biomasse de la population de larves de *Polydora* en 1971 et 1972 nous avons pu construire une courbe de grazing au cours des 3 générations (fig. 80 et 81).

Il est intéressant de constater que la population utilise tout au cours de sa croissance la même quantité de nourriture.

Les rations alimentaires des larves de *Crepidula fornicata* sont inconnues dans la littérature. Nous avons donc utilisé des valeurs alimentaires cités par Petipa (1970) pour les larves de Mollusques (en moyenne 30 % de leur poids/jour). Si 30 % est la ration alimentaire d'une larve moyenne les jeunes larves ont une ration de 45 % de leur poids et les larves âgées de 15 % de leur poids; ces deux dernières valeurs sont des approximations à défaut de mieux : effectivement la loi de décroissance des rations alimentaires en fonction de l'âge n'est définie nulle part dans la littérature : nous nous basons pour cela sur les lois définies pour les Copépodes et les larves de *Polydora*.

Nous avons exprimé à la figure 82 le grazing des larves de *Crepidula* en 1971 et 1972.

Nous constatons que ayant donné des valeurs approximatives au grazing nous trouvons à nouveau approximativement une droite représentant le grazing.

D'une manière générale nous observons donc que des populations zooplanctoniques dont les individus montrent une croissance exponentielle ou sigmoïde, pour lesquelles la mortalité est une exponentielle décroissante et la ration alimentaire est une courbe décroissante montrent un grazing constant tout au cours de leur développement. Ce fait peut certainement trouver une explication mathématique, mais là n'est pas notre propos.

d) Le grazing et la production primaire

Nous avons exprimé le grazing en unités de carbone par m^2 et par semaine de manière à le comparer à la production primaire (voir fig. 83). Nous pouvons observer que le grazing hebdomadaire du zooplancton est négligeable durant les mois de mars et avril. Dès la fin du mois d'avril en 1971 et au début du mois de mai en 1972 le grazing est du même ordre de grandeur que la production primaire : de 500 à 1.000 et même 2.000 mg de $C/m^2/semaine$; dès la fin du mois de mai ou le début du mois de juin la production primaire augmente de manière extrêmement rapide tandis que le grazing diminue et qu'il représente des valeurs négligeables vis-à-vis de la production primaire.

La conséquence de ce phénomène sur la biomasse du phytoplancton est que celle-ci reste plus ou moins constante pendant cette période de 3 à 5 semaines, mais qu'elle ne diminue pratiquement pas.

e) Le grazing et la mortalité du phytoplancton

Comparons à présent ces deux paramètres dans le tableau suivant :

1971

Date	Mortalité ₂ du phyto en mg C/m ² /semaine	Grazing en mg C/m ² /semaine
22 au 29 IV	645 x	489
29 au 6 V	0 x	489
6 au 13 V	6.010	1.300
13 au 20 V	800 x	1.200
20 au 27 V	1.310 x	900
27 au 3 VI	1.250 x	2.300
3 au 10 VI	1.480 x	1.700
10 au 17 VI	14.725	200

1972

Date	Mortalité ₂ du phyto en mg C/m ² /semaine	Grazing en mg C/m ² /semaine
avril	1.385	100
avril	723	100
mai	130 x	800
mai	452 x	1.350
mai	600 x	1.000
mai	2.893	300
juin	5.907	200
juin	4.860	1.150
juin	3.555	200

x : concordance approximative des deux paramètres

Nous observons que les valeurs de grazing sont du même ordre de grandeur que la mortalité du phytoplancton de la fin avril au début juin en 1971 et au mois de mai en 1972; d'autre part les valeurs de grazing sont souvent supérieures aux valeurs de mortalité; n'oublions pas que nous nous basons pour ces calculs sur des valeurs de production primaire hebdomadaire obtenues en multipliant par 7 la valeur trouvée pour 1 jour.

Nous avons en effet mentionné plus haut que le travail du calcul de la production en fonction de la lumière de chaque jour est en cours.

Ces chiffres donnent donc une valeur approximative, qu'il ne faut donc pas prendre exactement "à la lettre".

Néanmoins, la chose intéressante c'est que nous retrouvons durant la période de forte biomasse et de forte production secondaire un grazing qui est de l'ordre de grandeur de la mortalité du phytoplancton d'une part et de la production primaire d'autre part.

Avant et après cette période de 3 à 6 semaines il n'y a aucune relation entre le grazing et le phytoplancton.

En conclusion de cette étude des relations phytoplancton zooplancton nous tirerons quelques remarques :

Les biomasses phyto- et zooplanctoniques exprimées en unités de carbone sont comparables mais les maxima de l'un apparaissent en même temps que les minima de l'autre.

Il est remarquable de constater que le pic de biomasse et de production primaire suit le pic de biomasse et de production secondaire, mais ne le précède pas selon un schéma classique; à ce sujet, si les biomasses zoo- et phyto-planctoniques sont du même ordre de grandeur, les productions ne le sont pas du tout, sauf à une période où le maximum de production secondaire est de l'ordre de grandeur du minimum de la production primaire.

A cette même période, dont la durée est de 3 à 6 semaines et qui se situe au mois de mai et juin, nous avons pu montrer que le grazing dû au zooplancton est de valeur égale à la production primaire et que toute la mortalité du Phytoplancton est due au grazing. Celui-ci n'a pour effet que de maintenir la biomasse du phytoplancton à un même niveau mais non de l'épuiser.

Nous mettrons enfin l'accent sur l'indépendance pratiquement totale des deux paramètres : le zooplancton prend son développement maximum avant le phytoplancton et lorsque le phytoplancton est à son développement maximum le zooplancton ne suit pas.

f) Grazing et "gross growth efficiency"

Ce terme a été défini en 1938 par Ivlev : il représente le rapport de la nourriture à la croissance de l'organisme et est appelé communément le K_1 . Exprimé en %, il s'agit de la part de la nourriture qui sert à la croissance de l'animal.

Généralement ce calcul est effectué pour l'individu, mais il est évident qu'il vaut également pour la population.

Ces calculs effectués pour des organismes isolés nous donnent un K_1 de 37 à 48 % pour *Calanus finmarchicus* (Corner, 1961), de 16 à 28 % pour *Asellus aquaticus* (Levanidov, 1949), de 4 à 13 % pour *Daphnia pulex* (Richman, 1958). De manière plus détaillée pour les différents stades de développement des Copépodes *Rhincalanus nasutus* et *Calanus helgolandicus* nourris sur différents diètes de phytoplancton et à différentes températures : d'après Mullin & Brooks (1970).

du stade N I à C I de <i>Rhincalanus</i>	: K_1 se situe entre
	21 et 39 %
du stade C I à C IV de <i>Rhincalanus</i>	: K_1 se situe entre
	31 et 55 %
du stade C IV à adulte "	: K_1 se situe entre
	25 et 48 %
du stade N I à CI de <i>Calanus</i>	: K_1 se situe entre
	18 et 21 %
du stade C.I à C IV de <i>Calanus</i>	: K_1 se situe entre
	26 et 72 %
du stade C IV à adulte "	: K_1 se situe entre
	30 à 37 %

Calculé sur toute la vie de l'animal, K_1 pour Rhincalanus se situe entre 30 et 45 % et le K_1 de Calanus est de 35 %
Voici les K_1 que nous avons calculés pour les organismes du Bassin de Chasse.

Espèce	Nauplius à Copépodite	Copépodite à adulte	Nauplius à adulte
Eurytemora affinis	11,6 %	35,8 %	19 %
Acartia bifilosa 1ère génération	12,4 %	35 %	25,8%
Acartia bifilosa 2ème génération	13,0 %	18,5 %	16,9%
	1ère semaine	2ème semaine	vie pélagique complète
Polydora ciliata	12,9 %	33,4 %	21,4%
Crepidula fornicata	>35 %	>50 %	

3 des 4 organismes étudiés montrent des K_1 comparables, seuls les K_1 de Crepidula fornicata nous semblent trop élevés si l'on les compare aux résultats de la littérature et des autres espèces. Nous avons vu en effet que nous avons du donner des valeurs alimentaires très approximatives pour les larves de Crepidula, vraisemblablement trop faibles.

Les K_1 des 3 premières espèces sont légèrement plus faibles que les K_1 mentionnés dans la littérature pour les Copépodes notamment.

V. ETUDE DE LA NUTRITION ET DE LA RESPIRATION
DES LARVES DE POLYDORA CILIATA

En termes d'énergie la relation entre nourriture ingérée, croissance et métabolisme total est la suivante :

$$R = G + T + N$$

(formulation de Sushchenya, 1970 et de Winberg, 1971)

R = énergie de la nourriture ingérée

G = énergie de la croissance

T = énergie de la respiration

N = énergie de la partie non assimilée.

Cette relation en termes de carbone reste la même.

Nous avons essayé de déterminer expérimentalement les termes R et T (G étant connu) pour les larves de Polydora ciliata.

A. Méthode

Les expériences ont été conduites in vitro, utilisant d'une part du zooplancton récolté le jour de l'expérience et d'autre part une culture de *Platymonas tetrathele* en phase exponentielle de croissance.

Les larves étaient isolées sous la loupe binoculaire par classes de taille et laissées une heure ou deux dans de l'eau filtrée avant le début de l'expérience.

La respiration a été mesurée sur des larves en activité de grazing. Toutes les expériences étaient effectuées en double à la lumière avec le nombre de témoins nécessaires pour mesurer soit le taux de reproduction des algues, soit la respiration et la photosynthèse des algues.

B. Détermination du terme R : Grazing

Nous avons mis en évidence (Daro & Polk, 1973) le régime phytophage des jeunes larves de 3 à 9 segments sétigères et le régime omnivore (phytophage, carnivore et détritivore) des larves âgées. Le grazing a été étudié en fonction de 3 paramètres : le temps, la concentration initiale en phytoplancton et la concentration des larves.

Toutes les expériences ont été faites dans des récipients de 1 l, afin d'éviter l'effet de récipient mentionné par Cushing (1958) et Marshall & Orr (1955), qui montraient que, toutes conditions égales ailleurs, le taux de filtration des Copépodes était différent suivant qu'ils étaient placés dans des bouteilles expérimentales de volumes allant de 5 à 500 ml; si ce volume dépasse 500 ml il n'y a plus aucune influence sur le grazing.

Les résultats sont exprimés en nombre de cellules ingérées. Des expériences préliminaires nous ont permis de constater que le nombre de cellules ingérées par larve était le même chez les jeunes comme chez les larves âgées. Voici ces résultats.

Tableau

15.600 cellules ingérées / larve	3 à 10 segments / 12 heures
15.450 cellules ingérées / larve	3 à 10 segments / 12 heures
14.210 cellules ingérées / larve	11 à 16 segments / 12 heures
19.250 cellules ingérées / larve	11 à 16 segments / 12 heures.

Nous avons donc estimé que le régime alimentaire des larves de toutes tailles était le même dans les mêmes conditions, du moins en ce qui concerne la nutrition sur *Platymonas tetrathele*.

Erreur sur la méthode

Les cellules des *Platymonas* ont été comptées en partie au microscope et en partie au Coulter counter.

α) l'erreur sur le comptage au microscope

5 comptages à partir d'un même échantillon :

3.700; 3.325; 3.375; 3.517; 3.325;

moyenne 3.450 $\sigma = 144$ c.à.d. 5 % de la moyenne.

β) l'erreur sur le comptage au Coulter counter

5 comptages à partir d'un même échantillon :

4.194; 4.116; 4.366; 4.325; 4.094;

moyenne 4.219 $\sigma = 109,3$ c.à.d. 2,59 % de la moyenne.

Les manipulations sont cause d'erreur également; travaillant en double ou en triple les concentrations initiales doivent être les mêmes dans chaque bouteille expérimentale.

γ) l'erreur de manipulation

Résultats de 5 bouteilles expérimentales :

3.725; 3.450; 3.592; 3.125; 3.350;

moyenne 3.448 $\sigma = 205$ c.à.d. environ 6 % de la moyenne.

L'erreur sur les comptages étant assez faible, nous donnerons tous les résultats non corrigés de leur erreur, étant entendu que chaque point des graphiques représentant les résultats d'expériences est une moyenne de 2 expériences chaque fois.

a) Le grazing en fonction du temps

Le grazing d'une larve s'inscrit sur une droite en fonction du temps de 0 à 24 heures (voir fig. 84); ceci nous permet donc facilement d'extrapoler des résultats de grazing sur 12 heures à 24 heures.

Une remarque s'impose à ce sujet : il apparaîtrait ainsi que les organismes filtrent à un taux constant sans aucune période de repos. Ce phénomène a également été montré par Mac Allister (1970) : les Copépodes ingèrent une ration constante à un certain état d'équilibre après avoir été affamés pendant 24 heures (il faut en effet un certain temps avant d'atteindre l'état d'équilibre lorsqu'ils sont mis en présence du phytoplancton).

D'autre part, effectuant des expériences de grazing nocturne uniquement (12 heures de jour affamés et 12 heures de nuit en présence de phytoplancton) il a pu montrer que la quantité ingérée de cette manière était plus importante que les quantités ingérées à un taux constant mais sans repos. Ceci montre bien que les conditions expérimentales imposent un certain comportement aux animaux et que celui peut être différent. Le problème est évidemment de savoir lequel des deux comportements est celui que l'on trouve dans la nature.

De nombreux auteurs, notamment Gauld (1951), Enright (1969), Fuller (1937) ont montré que le grazing du zooplancton était nettement plus important la nuit que le jour; cependant aucun auteur n'a montré que le zooplancton s'arrêtait de se nourrir le jour; bien au contraire les expériences de Mac Allister de grazing continu sont faites avec un rythme lumière / obscurité.

b) Le grazing en fonction de la concentration de phytoplancton

Nous avons exprimé à la figure 85 les résultats du grazing d'une larve en fonction de la concentration des algues, le temps d'expérience étant de 24 heures et la concentration des larves de 100/litre.

Nous constatons un grazing augmentant avec la concentration des algues et atteignant une valeur constante pour les concentrations initiales en phytoplancton supérieure à 3.500 cell/ml.

Le même genre de courbe est également trouvé par Frost(1972) pour le grazing de *Calanus pacificus*, par Suschchenya (1970) pour le grazing de *Diaphasoma brachyurum* et par Khmeleva cité par Suschchenya pour le grazing d'*Artemia salina*.

En fait, c'est la constatation qu'ont faite de nombreux auteurs : ceux-ci, notamment Mullin (1965), Marshall & Orr (1955), Cushing (1968), ont montré que le taux de filtration des Copépodes diminuait avec la concentration des algues. Nous avons converti le taux de filtration en nombre de cellules ingérées exprimées en volume μ^3 .

Pour *Calanus finmarchicus*, un Copépode ingère dans de très larges limites de concentrations de phytoplancton $7.10^8 \mu^3/\text{Copép.}/\text{jour}$.

Calanus finmarchicus atteint un grazing constant de $8-9.10^8 \mu^3/\text{Copép.}/\text{jour}$.

Pour *Calanus hyperboreus* nous calculons $2.10^8 \mu^3/\text{Cop.}/\text{jour}$.
 Pour *Calanus helgolandicus* $8.10^8 \mu^3/\text{Cop.}/\text{jour}$ et *Pleuronema abdominalis* $12.10^8 \mu^3/\text{Cop.}/\text{jour}$.

Pour Corner (1972) le grazing exprimé en nourriture ingérée n'est pas une loi de Michaëlis-Menten, mais atteint une valeur maximale pour une concentration définie d'algues et est croissant et décroissant de part et d'autre de cette concentration.

Selon lui le zooplancton réglerait sa nutrition, non pas en fonction de sa physiologie mais en fonction de la quantité de phytoplancton disponible.

Pour notre part il semblerait que nous trouvions des résultats semblables aux premiers auteurs cités :

les larves de *Polydora ciliata* ingèrent une quantité constante de 30.000 à 40.000 cellules de *Platymonas* dans les limites de concentrations initiales supérieures à 3.500 cellules / ml.

c) Le grazing en fonction de la concentration des animaux

Le grazing d'une larve, à différentes concentrations d'animaux (voir fig. 86), est plus élevé lorsque la concentration est faible, que, lorsque cette concentration augmente. Lorsque celle-ci est de 100 à 400 larves / litre le grazing est constant et a pour valeur 30.000 à 40.000 cellules/larve/24 heures.

Par une troisième voie nous retrouvons une ration alimentaire de 30.000 à 40.000 cell/larve/jour, que nous définirons comme étant la "ration alimentaire optimale" des larves de *Polydora ciliata*.

d) Les concentrations du milieu

Au Bassin de Chasse, les émissions de larves de *Polydora ciliata* varient entre 100 et 300 larves / litre, tandis que la biomasse du phytoplancton d'avril à juin varie de $5.10^5 \mu^3/\text{ml}$ à $2.10^6 \mu^3/\text{ml}$.

Les concentrations expérimentales choisies où nous trouvons un grazing constant sont de 100 à 400 larves pour les animaux et 1.610^6 à $4.010^6 \mu^3/\text{ml}$ pour les algues : toutes conditions fort semblables aux conditions naturelles.

e) Expression des résultats en carbone

Si la ration alimentaire optimale est considérée de 35.000 cell. *Platymonas*/24 h/larve, en convertissant en volume, nous obtenons :

$$35.000 \times 475 = 16610^5 \mu^3/\text{larve/jour},$$

considérant que la densité est égale à 1 \Rightarrow 0,0166 mg frais ou en carbone 0,83 μgC (estimant que la valeur en Carbone = 50 % du poids sec, celui-ci valant un dixième du poids frais).

Nous avons ensuite comparé ces valeurs avec le poids carboné de chaque stade larvaire dans le tableau et exprimé le grazing en fonction du poids.

Taille de la larve en segments	Poids sec en μg	Poids en C en μg	Grazing exprimé en pourcentage du propre poids carboné de la larve
3 - 4 - 5	1,20	0,48	173 %
6 - 7 - 8	1,72	0,69	120 %
9 -10 -11	2,26	0,90	92 %
12-13 -14	4,86	1,94	43 %
15-16- 17	6,12	2,45	34 %

C. Détermination du terme T : la respiration

Quelques expériences ont été effectuées avec des larves de tailles différentes. Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g O}_2$ respiré.

Taille des larves en segments	Respiration en $\mu\text{g O}_2/24 \text{ h/larve}$	Respiration en $\mu\text{g O}_2/ \text{ h /larve}$
3-17	1,73	0,072
3-17	1,34	0,056
3-17	1,20	0,050
3-17	0,78	0,032
3-17	0,78	0,032
3-17	1,51	0,063
3-17	1,52	0,063
3-10	1,69	0,070
3-10	1,64	0,068
10-17	1,55	0,064
10-17	1,69	0,070
moyenne	1,40	0,058

Nous constatons que la respiration des jeunes larves de 3 à 10 segments n'est pas différente de celle des larves âgées de 10 à 17 segments, ainsi que de celle des larves de toutes tailles mélangées.

Nous avons exprimé la respiration par rapport à l'unité de poids sec de chaque catégorie de larves de manière à avoir une certaine comparaison avec la littérature.

Cela nous donne :

Taille de la larve	Respiration exprimée en $\mu\text{g O}_2/\text{mg poids sec/heure}$
3- 4- 5	48,3
6- 7- 8	33,7
9-10-11	25,6
11-12-13	11,9
15-16-17	9,5

Nous avons repris quelques données de la littérature citée par différents auteurs travaillant sur d'autres animaux. Nous avons chaque fois rapporté la respiration que l'auteur avait mesurée au poids sec que l'auteur mentionnait.

tableau

Auteur	Organisme	Respiration en $\mu\text{gO}_2/\text{mg poids sec / heure}$
Ivanova 1970	Daphnia pulex adulte	4,5-5
Mathias 1970	Hyalella azteca adulte	1,6
Krüger 1970	Crepidula fornicata fixée	
	5°C	0,043
	10°C	0,115
	15°C	0,215
	20°C	0,32
Snow & Williams 1971	Palaemonetes	4,0
Marshall & Orr 1971	Calanus finmarchicus ♀	3,0
	♂	2,9
	Calanus f. C V	1,9
Clarke & Bonnet 1939	Calanus f. C V	3,2-3,3
Raymont & Gauld 1951	Calanus Copépodite femelle 17°C	4,4
	Calanus Copépodite mâle 17°C	4,3
	Calanus Copépodite stade V	2,15
	Calanus Copépodite stade IV	1,9

./...

Auteur	Organisme	Respiration en $\mu\text{gO}_2/\text{mg poids sec/heure}$
Marshall & Orr 1971 d'après la formule $\text{LogR} = 2,19 \log L - 0,98$	Calanus finmarchicus ♀	4,4
	♂	4,4
	" stade V	3,0
	" stade IV	3,0
	" stade III	10,0
	" stade II	18,6
	" stade I	11,5

Ce tableau nous montre que la respiration des organismes dépend de la température et du stade de développement, c.à.d. que les adultes respirent moins relativement à l'unité de poids que les stades larvaires. Et même au cours des stades larvaires il y a une tendance nette à cette diminution.

Nous n'avons pas tenu compte dans nos expériences de la température, car les larves de *Polydora ciliata* se développent au Bassin de Chasse surtout entre avril et juin, juillet, période au cours de laquelle la température oscille entre 15°C et 20°C; nous avons donc estimé que à 18°C nous nous trouvions dans des conditions moyennes.

Ces résultats de respiration que nous obtenons pour les stades larvaires les plus âgés (environ de 10 à 17 segments), se rapprochent le plus des résultats obtenus par Marshall et Orr pour les stades Copépodites de *Calanus finmarchicus* et par Petipa pour les stades copépodites et naupliens d'*Acartia clausi* : dans leur cas et dans le nôtre il s'agit de stades larvaires; dans tous les autres cas cités il s'agit soit d'organismes adultes, soit d'organismes fixés beaucoup plus gros que du zooplancton (*Crepidula fixée*).

D'autre part nous pouvons nous apercevoir que les résultats obtenus par les différents auteurs sont extrêmement variables; les conditions expérimentales ne sont en effet pas toujours très bien définies; en effet le métabolisme basal d'un animal au repos peut être multiplié par 15 ou 20 lorsqu'il est en activité (Florey, 1967); c'est la raison pour laquelle nous avons choisi de mesurer la respiration d'animaux en activité de nutrition et de digestion.

D. Les relations entre la croissance, la nutrition et la respiration

Grâce aux résultats de la croissance que nous avons calculé, nous pouvons avec les données expérimentales remplir les différents termes de la relation de départ pour les différents âges pélagiques de la larve de *Polydora ciliata*. Ces termes seront donnés en unité de Carbone.

Passage de 3 à 7 segments

R = 0,83 µg de C/larve/jour

T = 0,52 µg de C/larve/jour

G = 0,21 µg de C/larve/3 jours (le passage de 3 à 7 segments se faisant en 3 jours)

$$0,83 \times 3 = 0,21 + (0,52 \times 3) + N$$

$$2,49 = 0,21 + 1,56 + N$$

soit ingestion = 2,49 µg de C/larve

assimilation = 1,77 µg de C/jour

soit A = 71 % de I.

Passage de 7 à 10 segments

R = 0,83 µg de C/larve/jour

T = 0,52 µg de C/larve/jour

G = 0,21 µg de C/larve/3 jours (le passage de 7 à 10 segments se faisant en 3 jours)

$$2,49 = 0,21 + 1,56 + N$$

A = 71 % de I.

Passage de 10 à 13 segments

R = 0,83 µg de C/larve/jour

T = 0,52 µg de C/larve/jour

G = 1,04 µg de C/larve/4 jours (le passage de 10 à 13 segments se faisant en 4 jours)

$$0,83 \times 4 = 1,04 + (0,52 \times 4) + N$$

$$3,32 = 1,04 + 2,08 + N$$

soit ingestion = 3,32 µg de C/larve

assimilation = 3,12 µg de C/jour

soit A = 94 % de I.

Passage de 13 à 16 segments

$R = 0,83 \text{ } \mu\text{g de C/larve/jour}$

$T = 0,52 \text{ } \mu\text{g de C/larve/jour}$

$G = 0,51 \text{ } \mu\text{g de C/larve/ 4 jours (le passage de 13 à 16 segments se faisant en 4 jours)}$

$$0,83 \times 4 = 0,51 + (0,52 \times 4) + N$$

$$3,32 = 0,51 + 2,08 + N$$

soit ingestion = $3,32 \text{ } \mu\text{g de C/larve}$

assimilation = $2,59 \text{ } \mu\text{g de C/jour}$

soit $A = 78 \text{ } \%$ de I.

A tous les stades de sa vie planctonique la larve ingère et respire la même quantité de carbone R et T, c.à.d.

T représente à tous les stades 63 % de R.

Cependant l'assimilation de la nourriture ingérée varie d'un stade à l'autre : A c.à.d. $(T + G)$ vaut 70 à 94 % de R.

Ces résultats sont en accord avec Soldobova et coll. (1969) qui trouvent pour ce même rapport chez *Idotea baltica* un pourcentage de 80 à 85 %. C'est généralement le pourcentage que les auteurs rapportent pour les Copépodes également Corner, 1961; Mullin, 1969; Marshall & Orr, 1972.

D'autre part, la part de la nourriture assimilée qui va dans la production est respectivement de 12 %, 12 %, 33 %, 20 % pour les 4 stades définis. Ce qui signifie donc qu'une grande partie de la nourriture de l'animal est utilisée à la respiration.

C'est ce terme que la plupart des auteurs utilisent pour définir la ration alimentaire journalière ("daily food requirement"). Il y manque donc en fait le terme de croissance et le terme d'excrétion. Si nous exprimons les différents paramètres étudiés en fonction de la biomasse de l'animal nous trouvons :

	3 segments	7 segments	10 segments
Poids de l'animal en μg de C	0,48	0,69	0,90
T exprimée en % de la biomasse	108,3 %	75,3 %	57,7 %
R (ou nourriture ingérée) exprimée en % de la biomasse	173 %	120,3 %	92,2 %
A = G + T (ou nourriture assimilée) exprimée en % de la biomasse	122,9 %	85,5 %	86,7 %
N (ou excrétion) exprimée en % de la biomasse	0,24 $\mu\text{gC/j.}$ 50 %	0,24 $\mu\text{g C/j.}$ 34,8 %	0,05 $\mu\text{g C/j.}$ 5,6 %

	13 segments	16 segments
Poids de l'animal en μg de C	1,94	2,45
T exprimée en % de la biomasse	26,8 %	21,2 %
R (ou nourriture ingérée) exprimée en % de la biomasse	42,8 %	33,8 %
A = G + T (ou nourriture assimilée) exprimée en % de la biomasse	33,5 %	
N (ou excrétion) exprimée en % de la biomasse	0,18 $\mu\text{g C/j.}$ 9,3 %	

La nourriture exprimée de 3 manières (T, R ou $A = G + T$) donne des résultats qui vont dans le même sens lorsqu'ils sont exprimés en fonction de la biomasse. Aucun n'est extrêmement différent des résultats de la littérature que nous avons cités plus haut.

VI. LE ROLE DU ZOOPLANKTON DANS LE CYCLE D'UN ELEMENT BIOGENE : L'AZOTE

Nous avons réuni tous les éléments permettant l'étude du transfert de la matière au Bassin de Chasse. Ce travail a été effectué par Jo Podamo et a fait l'objet d'une publication. Nous avons choisi l'azote parce que cet élément nous semblait être limitant pour le phytoplancton à une certaine période de l'année. Nous avons vu effectivement que les éléments azotés, surtout le nitrate, sont présents au début de l'année en quantités extrêmement importantes, ils diminuent au cours de 2 mois et ensuite restent à des concentrations extrêmement faibles vis-à-vis des biomasses et des productions du phytoplancton : d'où nous supposons un recyclage important de cet élément.

D'autre part les échanges d'azote entre l'eau et les sédiments sont mesurés à l'heure actuelle par G. Billen; les conversions des biomasses de C en azote sont bien connues grâce à de nombreux résultats de la littérature et enfin l'excrétion du zooplancton est abondamment étudiée du point de vue de l'azote.

Les conversions utilisées sont les suivantes :

Pour le phytoplancton le rapport $\frac{C}{N} = 8$ et pour le zooplancton nous avons utilisé la relation : poids en azote = 10 % du poids sec en été et au printemps (Harris & Riley, 1956).

Le rôle du zooplancton par son activité excrétrice a été calculé en nous basant sur les nombreux travaux de Butler (1970), Corner & Marshall (1970), Cowey et Corner (1964 & 1968), Corner & Newell (1967).

D'une manière générale on peut estimer qu'au cours du printemps et de l'été le zooplancton excrète journellement 8 à 10 % de son propre poids azoté.

La figure 87 résume toutes les données propres au zooplancton les bilans ayant été effectués sur 6 mois.

Celui-ci replacé dans le bilan général du transfert de l'azote apparaît comme ayant un rôle extrêmement mineur vis-à-vis du recyclage dû aux bactéries (fig. 88).

Nous renvoyons aux publications spécifiques pour l'explication du mécanisme des différents autres compartiments (Podamo Jo, 1974 a,b,c).

On peut cependant distinguer 3 périodes : une première qui va de la fermeture des écluses en mars à la fin du mois d'avril.

Les éléments azotés sont en très hautes concentrations et durant 2 mois ils sont consommés de manière très rapide.

Une seconde période va de la fin du mois d'avril au début du mois de juin caractérisée par le développement du zooplancton.

Une troisième période va du début juin à la fin du mois d'août où le phytoplancton connaît un développement intense tandis que le zooplancton a terminé son développement massif; les concentrations en nutriments azotés sont très faibles également à cette période.

a) La première période

1.500 mg N/m³ sont soustraits à la phase aqueuse au cours de 2 mois; on suppose donc une consommation de 25 mg N/m²/jour. La production primaire est faible : 5 mg N/m²/jour et sans doute du même ordre de grandeur pour le Phytobenthos. Il y a donc un manque : celui-ci est absorbé par les sédiments à la vitesse de 3-5 mg N/m²/jour (voir fig. 89).

b) La deuxième période

Celle-ci est caractérisée, nous l'avons vu plus haut dans le chapitre "Relations phytoplancton - zooplancton", par un grazing de l'ordre de grandeur de la production (de l'ordre de 10 à 15 mg N/m²/jour).

D'autre part, l'excrétion du zooplancton à cette période est de l'ordre de 9 mg N/m²/jour.

Le nombre de bactéries à cette époque est en nombre faible ce qui signifie que c'est le zooplancton qui d'une part limite le développement du phytoplancton par le grazing et d'autre part assure par ses excréments le flux d'azote permettant de maintenir sa production (voir fig. 90).

c) La troisième période

Elle est caractérisée par une très haute production phytoplanctonique ($160 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$); les concentrations d'azote dissous sont limitantes; le zooplancton ne joue qu'un rôle négligeable par son grazing et par ses excréments ($3 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$).

Cependant à cette époque les bactéries planctoniques sont en quantités très importantes. Leurs pics d'apparition sont liés avec un décalage dans le temps à des pics d'apparition de phytoplancton (Podamo Jo, 1972); en effet le phytoplancton subit de très grandes mortalités à cette époque (voir aussi le chapitre de la chlorophylle.).

La décomposition des cellules mortes par les bactéries planctoniques fait que celles-ci jouent le rôle principal dans le recyclage de l'azote (voir fig. 91).

En conclusion nous avons pu mettre en évidence 3 mécanismes différents du cycle de l'azote au Bassin de Chasse; au cours d'une première période, les nutriments azotés subissent une consommation de la part des végétaux planctoniques et benthiques, tandis qu'une partie diffuse dans les sédiments; le recyclage est extrêmement faible à cette période. Au cours d'une seconde période le zooplancton contrôle tout le mécanisme : par son grazing il limite le développement du phytoplancton, et par ses excréments il permet le maintien d'une certaine production primaire.

Au cours de la troisième période, le zooplancton ne joue qu'un rôle très limité et ce sont les bactéries planctoniques dont la croissance est favorisée par les grandes mortalités du phytoplancton qui jouent le rôle essentiel dans le recyclage de l'azote.

VII. CONCLUSION GENERALE

Le zooplancton qui se développe dans le milieu marin fermé qu'est le Bassin de Chasse satisfait à des conditions bien définies : il est eurytherme et euryhalin du fait de la conformation du bassin (énorme surface en regard d'une faible profondeur); il est herbivore et exclusivement nanophage car le microplancton végétal ne se développe pas au Bassin de Chasse.

L'holoplancton est composé de 2 espèces de Copépodes qui se succèdent dans le temps et qui ont développé un système de subsistance particulier : les oeufs ou peut-être des stades larvaires passent l'hiver dans la vase du fond du Bassin et se développent au moment où les conditions leur sont favorables, conditions différentes pour les deux espèces.

Il est en effet remarquable que le développement du zooplancton holoplanctonique tant qualitatif que quantitatif ne dépend pas de ce qui est enfermé au moment de la fermeture des écluses, mais de son passé.

En effet, les organismes présents au moment de la fermeture du Bassin ne connaissent jamais un développement important, probablement à cause de la compétition trop grande avec les deux autres espèces de Copépodes adaptés depuis longtemps à ces conditions de vie en cycle fermé.

D'autre part, la chance que d'autres organismes holoplanctoniques se développent au Bassin de Chasse est assez réduite : on remplit le Bassin de Chasse au mois de mars, époque à laquelle le zooplancton marin ou côtier est extrêmement peu diversifié; ce n'est qu'à l'occasion de vidanges et remplissages que d'autres espèces pourraient trouver une chance de développement.

En fait, de nombreuses espèces ne supportent pas les conditions du Bassin de Chasse et disparaissent quelques jours après un remplissage printanier ou estival : les Chaetognathes, les Ctenophores, de nombreuses méduses. Le méroplancton est nettement plus diversifié : il dépend en effet uniquement des adultes fixés sur les substrats. Ceux-ci subsistent en hiver sous une faible couche d'eau lorsque le Bassin est vidé régulièrement et il faut de longues périodes de gel pour décimer les populations.

Parmi les espèces méroplanctoniques, deux dominent de loin : les larves de *Polydora ciliata* et les larves de *Crepidula fornicata*; les larves de Cirripèdes sont présentes chaque année mais en nombres peu importants comparés aux autres. Les autres larves apparaissent de manière fort temporaire et irrégulière et subissent une très grande mortalité, probablement due aux conditions très changeantes au cours d'une journée (notamment la température).

Nous avons pu mettre en évidence un développement printanier du zooplancton se situant au mois de mai, les quantités sont extraordinaires et se développent semblent-il indépendamment du développement du phytoplancton; au contraire c'est le zooplancton qui contrôle le phytoplancton; en effet lorsque à la fin du mois de mai ou au début du mois de juin le zooplancton disparaît, le phytoplancton prend brusquement son développement.

Et en été nous assistons au même phénomène d'indépendance du zooplancton à l'égard du phytoplancton : bien que les quantités de phytoplancton disponibles soient surabondantes, les biomasses zooplanctoniques herbivores sont beaucoup plus faibles qu'au printemps.

A cet égard plusieurs réflexions s'imposent :

Le pic printanier du zooplancton disparaît brusquement à la fin du mois de mai, sans qu'il y ait limitation par le phytoplancton. On pourrait penser que cette mortalité est due à des prédateurs; nous avons vu cependant que les prédateurs planctoniques (tels que larves de Crabes et Mysidacés) sont en nombres si faibles qu'ils peuvent difficilement être tenus pour responsables de la mortalité du zooplancton.

D'autre part, la faune des Poissons planctonophages est extrêmement réduite au Bassin de Chasse. En fait les seuls poissons que l'on y pêche en quantités importantes sont des anguilles et de très jeunes plies : la disparition des quantités importantes de zooplancton est également difficilement explicable par la prédation des poissons.

Il semble donc que la mortalité du zooplancton ne dépend que de lui même. En fait les grandes mortalités zooplanctoniques à la fin du mois de mai ou au début du mois de juin sont marquées essentiellement par la disparition de l'espèce *Eurytemora affinis*; nous pensons que le facteur salinité doit jouer un rôle prépondérant dans cette disparition; *Eurytemora affinis* est en effet une espèce typique saumâtre et nous nous trouvons en juin généralement dans des salinités marines.

D'autre part, on pourrait se demander pourquoi les populations estivales ne se développent pas de manière plus spectaculaire alors que rien ne semble les limiter.

Il existe cependant là une possibilité pour un organisme herbivore de se développer : si les cirripèdes ou les Littorines continuent à se reproduire au rythme actuel il n'est pas impossible qu'ils jouent dans quelque temps un rôle non négligeable au sein du zooplancton. D'autre part, ce rôle peut fort bien être tenu artificiellement soit en intensifiant l'élevage des huîtres, soit en introduisant un autre organisme filtrant herbivore.

Le zooplancton du Bassin de Chasse se caractérise de plus par des densités extrêmement élevées et des cycles vitaux très courts.

Comme dans tout milieu à conditions changeantes (les estuaires par exemple, les brise lames de la côte belge) le nombre d'espèces diminue et le nombre d'individus augmente, le Bassin de Chasse est dans ce cas.

Nous avons également exposé le mode de vie très particulier imposé au zooplancton du Bassin de Chasse et la raison pour laquelle sans doute si peu d'espèces s'y sont adaptées : le corollaire à ce phénomène est évidemment un plus grand nombre d'individus.

Les cycles vitaux extrêmement courts conduisent à des croissances exponentielles des individus chez les Copépodes. Nous avons calculé la croissance des populations et avons constaté qu'elles suivent soit une loi parabolique soit une loi linéaire.

Nous avons pu mettre en évidence des productions secondaires extrêmement élevées qui sont à mettre en relation non pas avec les productions primaires dont elles ne dépendent pas, mais avec les nombres très élevés d'individus subissant un cycle vital extrêmement court, ce qui permet l'apparition de plusieurs générations successives (2 ou 3) alors que les mêmes espèces en mer ou à la côte durant le même temps n'ont qu'une seule génération.

Nous avons donc affaire à une chaîne alimentaire extrêmement courte où la production secondaire ne dépend pas de la production primaire mais où nous avons la situation inverse pendant une très courte période celle du pic de développement printanier du zooplancton ou celui-ci contrôle la production primaire : le grazing est égal à la production primaire et les excréments azotés ajoutés aux concentrations du milieu et à l'apport des sédiments interviennent pour une grande part dans l'entretien de cette production primaire.

Nous observons donc à une certaine époque (mai) une efficience écologique de la production primaire à la production secondaire qui est de l'ordre de 80 %.

Or cette production secondaire n'est pas absorbée par une production tertiaire ou alors avec une efficience écologique extrêmement basse.

En revanche en été l'efficience de la production secondaire par rapport à la production primaire est à peine de 1 %.

Les calculs du grazing par le zooplancton vont exactement dans le même sens; tout d'abord, il est remarquable de constater que des populations qui suivent une croissance parabolique ou exponentielle ne retirent pas plus de ressources du milieu dans la phase de croissance rapide que dans la phase de croissance lente : les courbes de grazing des populations sont des droites ou des courbes s'applatissant vers le sommet.

Tout se passe en fait comme si les populations zooplanctoniques du Bassin de Chasse évoluaient suivant des lois définies génétiquement (natalité, mortalité, croissance, ration alimentaire) sans que le milieu vivant ait une influence sur elles; les facteurs physicochimiques tels que la température, la lumière et la salinité semblent jouer un rôle nettement plus important comme déterminants de l'apparition ou la disparition des espèces et peut être le raccourcissement du cycle vital.

VIII. REFERENCES

- BURD & POLK, P., 1965. On the productivity of the Bassin de Chasse in Ostend. *Nature*, 205, 101-103.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D.S., MARSHALL, S.M., 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde sea area. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 50, 525-560.
- CONOVER, R.J., 1960. The feeding behaviour and respiration of some marine planktonic Crustacea. *Biol. Bull. Woods Hole*, 119, 399-415.
- CONOVER, R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 338-345.
- CONOVER, R.J. & CORNER, E.D.S., 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 48, 49-75.
- CORNER, E.D.S., 1961. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the feeding of the marine copepod *Calanus helgolandicus* (Claus). *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 41, 5-16.
- CORNER, E.D.S., 1972. Laboratory studies related to zooplankton production in the sea. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 29, 185-201.
- CORNER, E.D.S., & COWEY, C.B., 1964. Some nitrogenous constituents of the plankton. In H. Barnes (ed.) *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 2, 147-167.
- CORNER, E.D.S., & COWEY, C.B., 1968. Biochemical studies on the production of marine zooplankton. *Biol. Rev.*, 43, 393-426.
- CORNER, E.D.S., COWEY, C.B. & MARSHALL, S.M., 1965. On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 45, 429-442.

- CORNER, E.D.S., & NEWELL, B.S., 1967. On the nutrition and metabolism of zooplankton. IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus*. J. mar. biol. Ass., U.K., 47, 113-120.
- COWEY, C.B. & CORNER, E.D.S., 1963. On the nutrition and metabolism of zooplankton. II. The relationship between the marine Copepod *Calanus helgolandicus* and particulate material in Plymouth sea water in terms of amino acid composition. J. mar. biol. Ass., U.K., 43, 495-511.
- CURL, H., Jr., 1962. Analyses of carbon in marine plankton. J. Mar. Res., 20, 181-188.
- CURL, H., Jr., 1962. Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels in continental shelfwaters South of New-York. Rapp. P.v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 153, 183-189.
- CUSHING, D.H., 1958. The effect of grazing in reducing the primary production : a review. Rapp. P.v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 144, 149-154.
- CUSHING, D.H., 1959. On the nature of production in the sea. Fishery Invest. Lond. Ser. II 22, N° 6, 40 pp.
- CUSHING, D.H., 1963. Studies on a *Calanus* patch. II. The estimation of algal productive rates. J. mar. biol. Ass., U.K., 43, 339-347.
- CUSHING, D.H., 1964. The work of grazing in the sea. In Grazing in Terrestrial and Marine Environments. Symp. Brit. Ecol. Soc. D.J. Crisp (ed.), 207-225, Blackwell.
- CUSHING, D.H., 1968. Grazing by herbivorous Copepods in the sea. J. cons. perm. int. Explor. Mer, 32 n° 1, 70-82.
- CUSHING, D.H., 1970. Introduction to the pelagic food chains in Marine food chains. J.H. Steele (ed.) 69-73, Oliver & Boyd.
- CUSHING, D.H. & TUNGATE, D.S., 1963. Studies on a *Calanus* patch. I. The identification of a *Calanus* patch. J. mar. biol. Ass., U.K., 43, 327-337.

- CUSHING, D.H., & VUCETIC, T., 1963. Studies on a *Calanus* patch. III. The quantity of food eaten by *Calanus finmarchicus*. J. mar. biol. Ass., U.K., 43, 349-371.
- DARO, M.H., 1973. Les migrations nycthémérales différentielles suivant l'âge du méroplancton. Hydrob. bull., 7, 73-80.
- DARO, M.H., 1974. (in press) Etude des migrations nycthémérales du zooplancton dans un milieu marin peu profond. Hydrobiologia.
- DARO, M.H. & SOROA BOFILL, J., 1972. Etude du biotope de l'ostréiculture à Ostende en 1970. Aquaculture, 1, 97-113.
- DARO, M.H. & POLK, P., 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the belgian coast. Neth. J. of Sea res., 6 (1-2), 130-140.
- ENRIGHT, J.T., 1969. Zooplankton grazing rates estimated under field conditions. Ecology, 50(6), 1070-1075.
- FLOREY, E., 1968. An Introduction to general and comparative animal physiology (W.B. Saunders Company).
- FROST, B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. & Oceanogr., 17(6), 805-814.
- FULLER, J.L., 1973. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull. mar. biol. lab. Woods Hole, 72, 233-246.
- GAULD, D.T., 1951. The grazing rate of planktonic copepods. J. mar. biol. Ass., U.K., 29, 695-706.
- GAULD, D.T., 1951. Diurnal variations in the grazing of planktonic copepods. J. mar. biol. Ass., U.K., 31, 461-474.
- HEINLE, D.R., 1966. Production of a calanoid Copepod, *Acartia tonsa*, in the Patuxent River estuary. Chesapeake Sci., 7, 59-74.

- HARRIS, E., 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound. Bull. Bingham oceanogr. Coll., 17(1), 31-65.
- HARRIS, E. & RILEY, G.A., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-54. 8 Chemical composition of the plankton. Bull. Bingham. oceanogr. coll., 15, 315-323.
- HARVEY, H.W., 1937. Note on selective feeding by Calanus. J. mar. biol. Ass., U.K., 22, 97-100.
- IVANOVA, M.B., 1971. Influence of food concentration upon the rate of filtration in Cladocera. Zh. obshch. Biol., 31(6), 721-731.
- IVLEV, V.S., 1938. Sur la transformation de l'énergie pendant la croissance des invertébrés. Byull. mosk. obshch. Ispjt. Priir Otd Biol. 47, 267-278.
- KRÜGER, F., 1970. Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von Crepidula fornicata (Mollusca, Prosobranchia). Marine Biology, 5, 145-153.
- LEVANIDOV, 1949. The significance of allochthonous material as food resource in a water-basin and its consumption by Asellus aquaticus. Treedy vses. gidrobiol. obshch. 1.
- LELOUP, E. & MILLER, O., 1940. La flore et la faune du Bassin de Chasse d'Ostende (1937-1938). Mem. Mus. Roy. Sci. Nat. Belg., XCIV, 1-122.
- LELOUP, E. & POLK, P., 1962. Zooplancton et Invertébrés in Recherches sur l'ostréiculture dans le Bassin de Chasse d'Ostende en 1960. Min. Agric. Belg., Com. TWOZ, 1-89.
- LELOUP, E. & POLK, P., 1962. Zooplancton et Invertébrés in Recherches sur l'ostréiculture dans le Bassin de Chasse d'Ostende en 1961. Min. Agric. Belg., Com. T.W.O.Z., 1-57.
- LELOUP, E. & POLK, P., 1963. Observations sur la croissance des Mollusques dans le Bassin de Chasse d'Ostende. Bull. Inst. Sc. Nat. Belg., 39(5), 1-13.

- LELOUP, E. & POLK, P., 1967. La flore et la faune du Bassin de Chasse d'Ostende. III. Etude zoologique. Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., 157, 1-114.
- MATHIAS, J.A., 1971. Energy flow and secondary production of the Amphipods *Hyaletta azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion Lake, British Columbia. J. Fish. Res. Board of Can., 28, 711-726.
- MAC ALLISTER, C.D., 1970. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In Marine food chains, 419-457 (Steele J.H., ed.) Edinburgh Oliver & Boyd.
- MAC ALLISTER, C.D., 1971. Some aspects of nocturnal and continuous grazing by planktonic herbivores in relation to production studies. Tech. Rep. Fish. Res. Board Can., 248 (I-IX), 281 pp.
- MAPSTONE, G.M., 1970. Feeding activities of veligers *Nassarius reticulatus* and *Crepidula fornicata* and the use of artificial foods in maintaining cultures of these larvae. Helgol. wiss. Meeresunt., 20, 565-575.
- MARSHALL, S.M., NICHOLLS, A.G. & ORR, A.P., 1934. On the biology of *Calanus finmarchicus* 5 Seasonal distribution, size, weight and chemical composition in Loch Striven in 1933 and their relation to the phytoplankton. J. mar. biol. Ass., U.K., 19, 793-828.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., 1955. Experimental feeding of the Copepod *Calanus finmarchicus* on phytoplankton cultures labelled with radioactive carbon (C^{14}). Suppl. Deep. Sea Res., 3, 110-114.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., 1955. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult stage V *Calanus*. J. mar. biol. Ass., U.K., 34, 495-529.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., 1956. On the biology of *Calanus finmarchicus*. IX Feeding and digestion in the young stages. J. mar. biol. Ass., U.K., 35, 587-603.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., 1961. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XII. The phosphorus cycle : excretion, egg production analysis with an addendum by Conover. J. mar. biol. Ass., U.K., 41, 463-488.

- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., 1972. The biology of a marine Copepod. 195 pp. Springer-Verlag.
- MARTIN, J.H., 1965. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. *Limnol. & Oceanogr.*, 10, 185-191.
- MARTIN, J.H., 1968. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. III. Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance. *Limnol. & Oceanogr.*, 13, 63-71.
- MARTIN, J.H., 1969. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. IV. The seasonal importance of grazing. *Limnol. & Oceanogr.*,
- MULLIN, M.M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. & Oceanogr.*, 8, 239-250.
- MULLIN, M.M., 1966. Selective feeding by Calanoid Copepods from the Indian Ocean. *In* : Some contemporary studies in marine science. pp. 545-554. London Allen & Unwin (Barnes, ed.).
- MULLIN, M.M., 1969. Production of zooplankton in the ocean : the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7, 293-314.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R., 1967. Laboratory cultures, growth rate and feeding behaviour of a planktonic marine Copepod. *Limnol. & Oceanogr.*, 12, 657-666.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R., 1970. Growth and metabolism of two pelagic marine Copepods, as influenced by temperature and type of food. *In* Marine food chains, 74-95 (Steele, J.H., ed.) Edinburgh Oliver & Boyd.
- OMORI, M. 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Marine Biology*, 3, 4-10.
- PAFFENHÖFFER, G.A., 1971. Grazing ingestion rates of nauplii, copepodites and adults of the marine planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*. *Marine Biology*, 11, 286-298.

- PETIPA, T.S., 1959. Feeding of the Copepod *Acartia clausi* Giesbr. Trudy Sevastopolsk Biol. Sta., 11, 72-100.
- PETIPA, T.S., 1966. Oxygen consumption and food requirements in the copepods *Acartia clausi* (Giesbrecht) and *A. latisebosa* (Kritcz). Zool. Zh., 45, 363-370.
- PETIPA, T.S., PAVLOVA, E.V. & MIRONOV, G.N., 1970. The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In Marine food chains (Steele, J.H., ed.) 142-167, Edinburgh Oliver & Boyd.
- PILKINGTON, M.C. & FRETTER, V., 1970. Some factors affecting the growth of Prosobranch-veligers. Helg. wiss. Meeresunt., 20, 576-593.
- POLK, P., 1963. Zooplancton-et Invertébrés in Recherches sur l'Ostréiculture dans le Bassin de Chasse d'Ostende en 1962. Min. Agric. Belg., Com. TWOZ, 1-58.
- POLK, P., 1965. Zooplancton-et Invertébrés. in Recherches sur l'Ostréiculture dans le Bassin de Chasse d'Ostende en 1963. Min. Agric. Belg., Com. TWOZ, 25-36.
- POLK, P., 1966. Zooplancton et Invertébrés. in Recherches sur l'Ostréiculture dans le Bassin de Chasse d'Ostende en 1964. Min. Agric. Belg., Com TWOZ, 28-52.
- PODAMO, JO, 1972. Relation entre des populations successives de phytoplancton et de bactéries hétérotrophes dans le Bassin de Chasse d'Ostende (Belgique) en 1971. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 102, 135-142.
- PODAMO, JO, 1974a (in press). Essai de bilan annuel du transfert de l'azote dans le Bassin de Chasse d'Ostende I. Utilisation de l'Azote par le phytoplancton et le phytobenthos. Hydrobiol. Bull.
- PODAMO, JO, 1974b (in press). Essai de bilan annuel du transfert de l'azote dans le Bassin de Chasse d'Ostende. II. Le rôle du zooplancton dans le cycle de l'azote. Hydrobiol. Bull.



DIENST EKOLOGIE EN SYSTEMATIEK

FAKULTEIT WETENSCHAPPEN

**A. BUYLLAAN 105
1050 BRUSSEL**

DE ROL VAN HET ZOOPLANKTON IN DE EKOLOGIE
VAN DE SPUIKOM TE OOSTENDE

Proefschrift ingediend door
M.-H. POLK-DARO

ter verkrijging van de graad van
Doctor in de Wetenschappen (groep Dierkunde)
(Wettelijke Graad)

F I G U R E N

Promotor

Prof. Dr. C. den Hartog

LEGENDE DES FIGURES

FIG. 1

La température de l'eau et de l'air : variations saisonnières.

FIG. 2

La température de l'eau et de l'air : variations de 2 en 2 heures au cours d'une semaine.

FIG. 3

La température de l'eau et de l'air : variations au cours d'une journée; résultats de cycles de 24 h.

FIG. 4

Le pH de l'eau : variations saisonnières.

FIG. 5

Le pH de l'eau : variations au cours d'une journée.

FIG. 6

La Salinité : variations saisonnières.

FIG. 7

L'oxygène dissous dans l'eau : variations saisonnières.

FIG. 8

L'oxygène dissous dans l'eau : variations au cours d'une journée.

FIG. 9

Les six points d'échantillonnage au Bassin de Chasse d'Ostende.

FIG. 10 & 11

Les Nutrients : variations saisonnières des composés azotés en 1971 et en 1972.

FIG. 12

Les Nutrients : variations saisonnières des nitrates à cinq points d'échantillonnage en 1971.

FIG. 13 & 14

Les Nutrients : variations saisonnières des phosphates en 1971 et 1972.

FIG. 15

Les Nutrients : variations saisonnières des phosphates à cinq points d'échantillonnage en 1971.

FIG. 16

La chlorophylle a : variations saisonnières à cinq points d'échantillonnage en 1971.

FIG. 17

La chlorophylle a : variations saisonnières en surface et à 1 m de profondeur au point central en 1971.

FIG. 18

La chlorophylle a : variations au cours d'une journée ; résultats de 3 cycles de 24 heures.

FIG. 19 à 21

La chlorophylle a : variations saisonnières de 1968 à 1971; résultats exprimés en chlorophylle a non corrigée de la phaeophytine.

FIG. 22

La chlorophylle a : variations saisonnières en 1972; résultats de la chlorophylle a et de la phaeophytine.

FIG. 23 & 24

Evolution saisonnière du phytoplancton en 1971 et 1972

A : *Skeletonema costatum*, P : *Eutreptiella marina*, C : *Plagioselmis punctata*, D : *Pyramimonas grossii*, E : *Apedinella spinifera*, F : *Dinophyceae*, G : *Cryptomonas* div. sp., H : *Thalassiosira pseudonana* + *Nephroselmis* (?) + *Chrysochromulina* sp., J : *Chlorophyceae*.

FIG. 25 & 26

Evolution saisonnière des Copépodes en 1968 et 1969. 2 stades sont distingués : nauplii et copépodites + adultes.

FIG. 27, 28 & 29

Evolution saisonnière des Copépodes en 1970, 1971 et 1972; 3 stades sont distingués : nauplii, copépodites et adultes.

FIG. 30 à 34

Evolution saisonnière du méroplancton en 1968, 1969, 1970, 1971 et 1972.

FIG. 35

Courbe de croissance d'*Eurytemora affinis* (poids en fonction du temps); chaque point est affecté de l'erreur sur le poids et sur le temps; les trois courbes représentent

- a) la croissance maximale et la plus rapide
- b) la croissance minimale et la plus lente
- c) la croissance moyenne.

FIG. 36

Courbes de croissance d'*Acartia bifilosa* à la 1ère et à la 2ème génération; chaque point est affecté de l'erreur sur le poids et sur le temps (voir légende fig. 35).

FIG. 37

Courbe de croissance de la larve de *Polydora ciliata*; pour les courbes a, b et c voir légende fig. 35.

FIG. 38

Extrapolation taille / poids des larves de *Crepidula fornicata*, permettant d'évaluer les poids des tailles de 550 μ , 600 μ et 650 μ , à partir des données de résultats des plus petites tailles; l'erreur sur le poids et sur le temps nous a conduit à tracer 3 courbes.

FIG. 39

Résultats d'une expérience effectuée dans un bac isolé du Bassin de Chasse. Répartition journalière des tailles des larves de *Crepidula fornicata*; le nombre total de larves est également mentionné.

FIG. 40

Courbe de croissance de la larve de *Crepidula fornicata*, chaque point est affecté de l'erreur sur le poids et le temps et nous conduit à tracer 3 courbes (voir légende fig. 35).

FIG. 41 & 42

Densité d'*Eurytemora affinis* au cours des deux générations : résultats obtenus à partir des nombres apparus dans le plancton au cours des années 1970, 1971 et 1972. Ces trois courbes sont obtenues étant donnée l'erreur sur le temps.

FIG. 43 & 44

Courbe de croissance des populations d'*Eurytemora affinis* à la première et la deuxième génération. Les courbes sont obtenues en prenant la densité de chaque jour multipliée par le taux de croissance journalier.

FIG. 45 & 46

Densité d'*Acartia bifilosa* à la 1ère et la 2ème génération; résultats de moyennes des nombres apparus en 1970, 1971 et 1972: les 3 courbes tracées sont le résultat de l'affectation de chaque point d'une erreur sur le temps.

FIG. 47 & 48

Croissance des populations d'*Acartia bifilosa* à la 1ère et la 2ème génération; courbes obtenues en multipliant le taux de croissance journalier (déduit des courbes de croissances a, b et c) et de la densité de chaque jour.

FIG. 49, 50 & 51

Densité des larves de *Polydora ciliata* apparues dans le plancton au cours des 3 générations; moyennes des années 1970, 1971 et 1972.

FIG. 52, 53 & 54

Croissance des populations de larves de *Polydora ciliata* aux trois générations. Le taux de croissance journalier (déduit des 3 courbes de croissance individuelles minimale, maximale et moyenne) est multiplié par la densité de chaque jour obtenue à partir des figures 49, 50 et 51.

FIG. 55 & 56

Densité des larves de *Crepidula fornicata*: moyennes des années 1970, 1971 et 1972 au cours des 2 générations.

FIG. 57 & 58

Croissance des populations de larves de *Crepidula fornicata* aux deux générations. Les taux de croissance journaliers (déduits des 3 courbes de croissance individuelles minimale maximale et moyenne) sont multipliés par les densités de chaque jour obtenus aux fig. 55 et 56.

FIG. 59

Schéma de la production hebdomadaire du zooplancton, obtenu à partir des courbes de croissance de populations, en sommant les productions des espèces apparaissant en même temps.

FIG. 60 A et B

Croissance des populations d'*Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa* en 1971. Courbes obtenues en multipliant le taux de croissance journalier et la densité observée en 1971.

FIG. 61A & 61B

Croissance des populations de larves de *Polydora ciliata* et *Crepidula fornicata* en 1971 : courbes obtenues en utilisant les densités observées en 1971.

FIG. 62

Schéma de la production hebdomadaire du zooplancton en 1971, obtenu à partir des courbes de croissance des populations en 1971 des figures 60 et 61; les productions des organismes apparaissant en même temps sont sommées.

FIG. 63 A & B

Croissance des populations d'*Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa* en 1972, courbes obtenues en tenant compte des densités observées en 1972.

FIG. 64A et B

Croissance des populations de larves de *Polydora ciliata* en 1972; courbes obtenues en tenant compte des densités observées en 1972.

FIG. 65

Production hebdomadaire du zooplancton en 1972 pour les 4 espèces étudiées. Résultats obtenus à partir des courbes de croissance des populations des fig. 63 et 64.

FIG. 66 à 70

Biomasses zooplanctoniques totales observées chaque semaine de 1968 à 1972; résultats tenant compte de la biomasse des 4 espèces étudiées et de toutes les autres espèces rencontrées à plus de 5 exemplaires / 50 l.

FIG. 71

Schéma de l'évolution saisonnière des biomasses zooplanctoniques en ne tenant compte que des 4 espèces étudiées et en utilisant les résultats de densités moyennes utilisées pour le schéma de la production hebdomadaire de la fig. 59.

FIG. 74

Ration alimentaire journalière moyenne d'un Copépode, exprimée par rapport à la biomasse de l'animal : en trait plein valeurs pour *Eurytemora affinis* et la 1ère génération d'*Acartia bifilosa* (car temps de vie moyen de nauplius à adulte = 14 jours) et en pointillé pour la 2ème génération d'*Acartia bifilosa* (car temps de vie moyen de nauplius à adulte = 21 jours).

FIG. 75

Grazing des populations d'*Eurytemora affinis* à la 1ère et la seconde génération en 1971; chaque point représente le grazing journalier de la population au cours de sa croissance.

FIG. 76

Grazing des populations d'*Acartia bifilosa* à la 1ère et la 2ème génération en 1971; chaque point représente le grazing journalier de la population au cours de sa croissance.

FIG. 77

Grazing des populations d'*Eurytemora affinis* à la 1ère et la 2ème génération en 1972.

FIG. 78

Grazing des populations d'*Acartia bifilosa* à la 1ère et la 2ème génération en 1972.

FIG. 79

Ration alimentaire journalière de la larve de *Polydora ciliata* exprimée par rapport au poids de l'animal au cours de son développement.

FIG. 80 & 81

Grazing des populations de larves de *Polydora ciliata* aux 3 générations en 1971 et 1972; chaque point représente le grazing journalier de la population en cours de croissance.

FIG. 82

Grazing des populations de larves de *Crepidula fornicata* en 1971 et 1972.

FIG. 83 A et B

Figures comparatives du grazing et de la production primaire en 1971 et 1972; les résultats sont exprimés dans les mêmes unités : mg C/m²/semaine.

FIG. 84

Le grazing d'une larve de *Polydora ciliata* exprimé en fonction du temps. Résultats en nombre de cellules ingérées / larve.

FIG. 85

Le grazing d'une larve de *Polydora ciliata* exprimé en fonction de la concentration initiale de phytoplancton. Résultats en nombre de cellules ingérées / larve / 24 heures.

FIG. 86

Le grazing d'une larve de *Polydora ciliata* exprimé en fonction de la concentration des larves. Résultats en nombre de cellules ingérées / larve / 24 heures.

FIG. 87

Le rôle du zooplancton dans le cycle de l'azote exprimé en bilan de six mois.

FIG. 88

Bilan général du cycle de l'azote au Bassin de Chasse. Résultats sur six mois.

FIG. 89

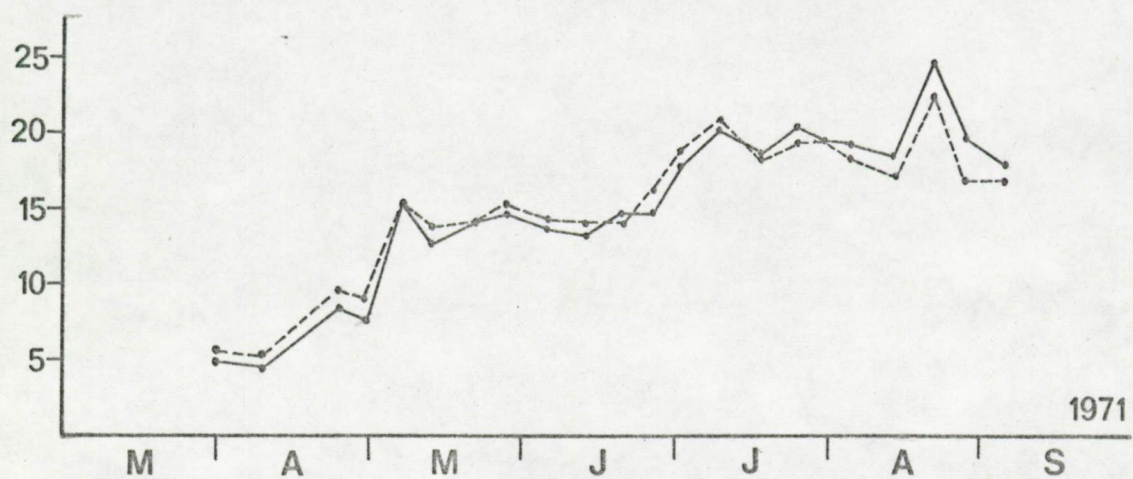
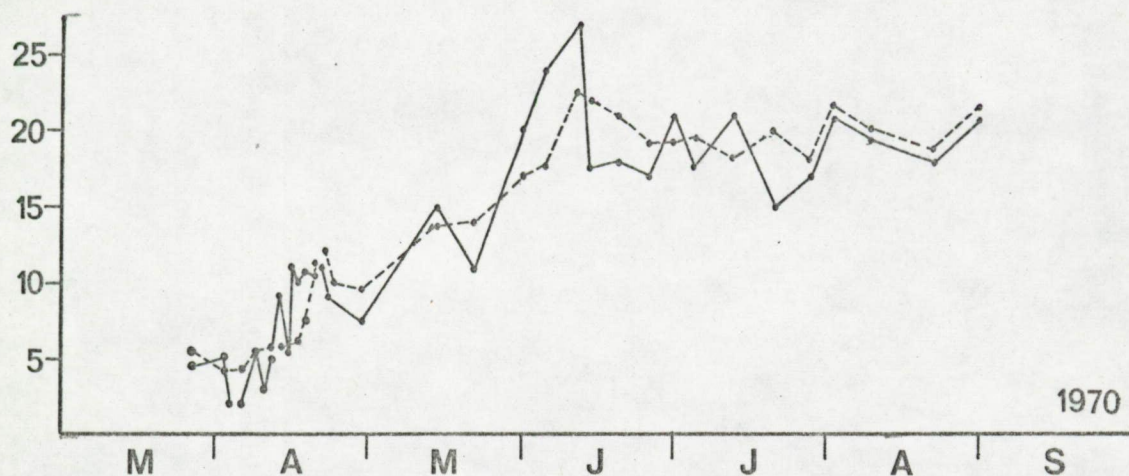
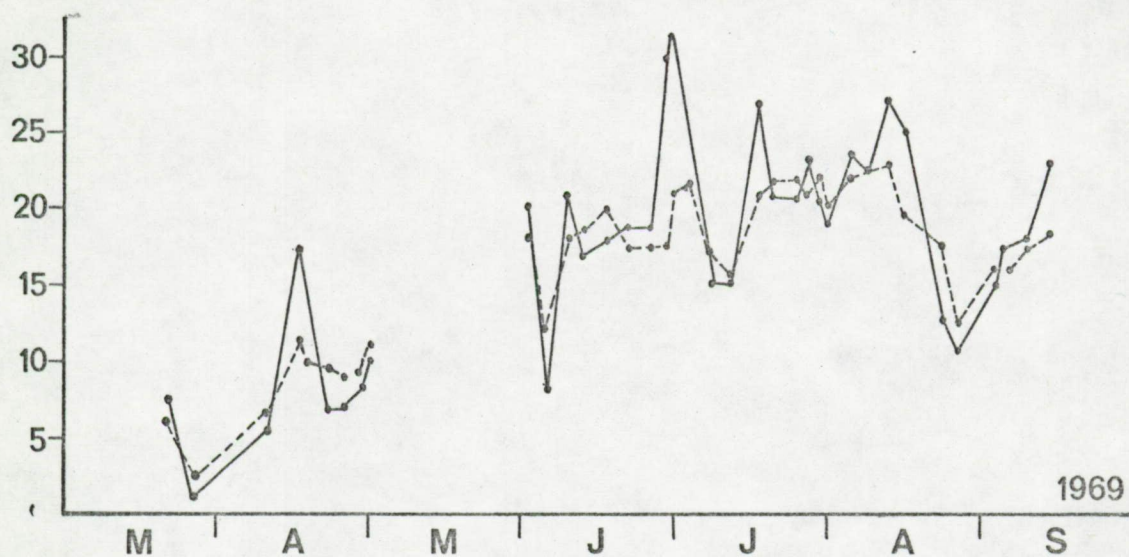
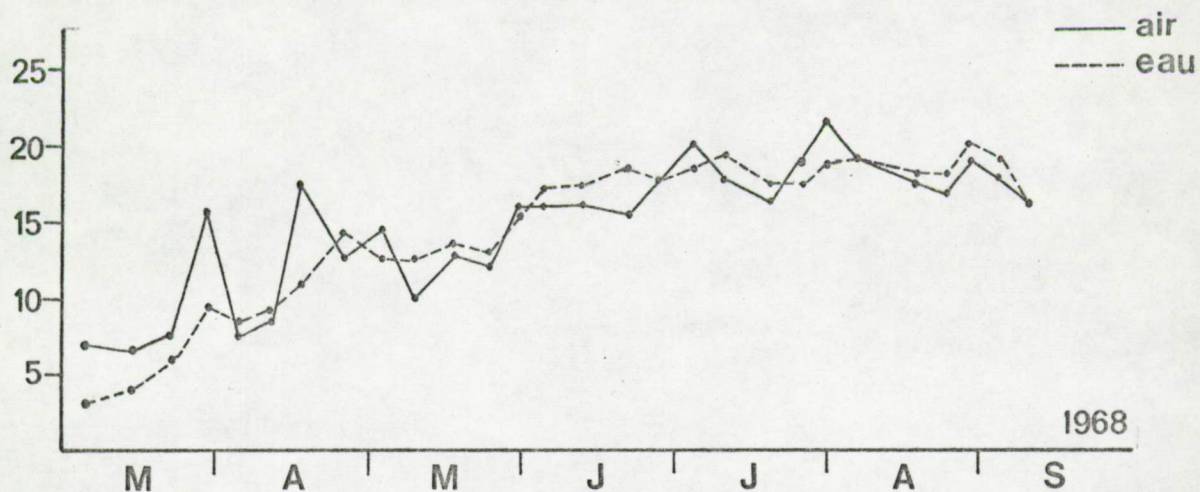
Bilan du cycle de l'azote au cours de la 1ère période; résultats exprimés en activité journalière.

FIG. 90

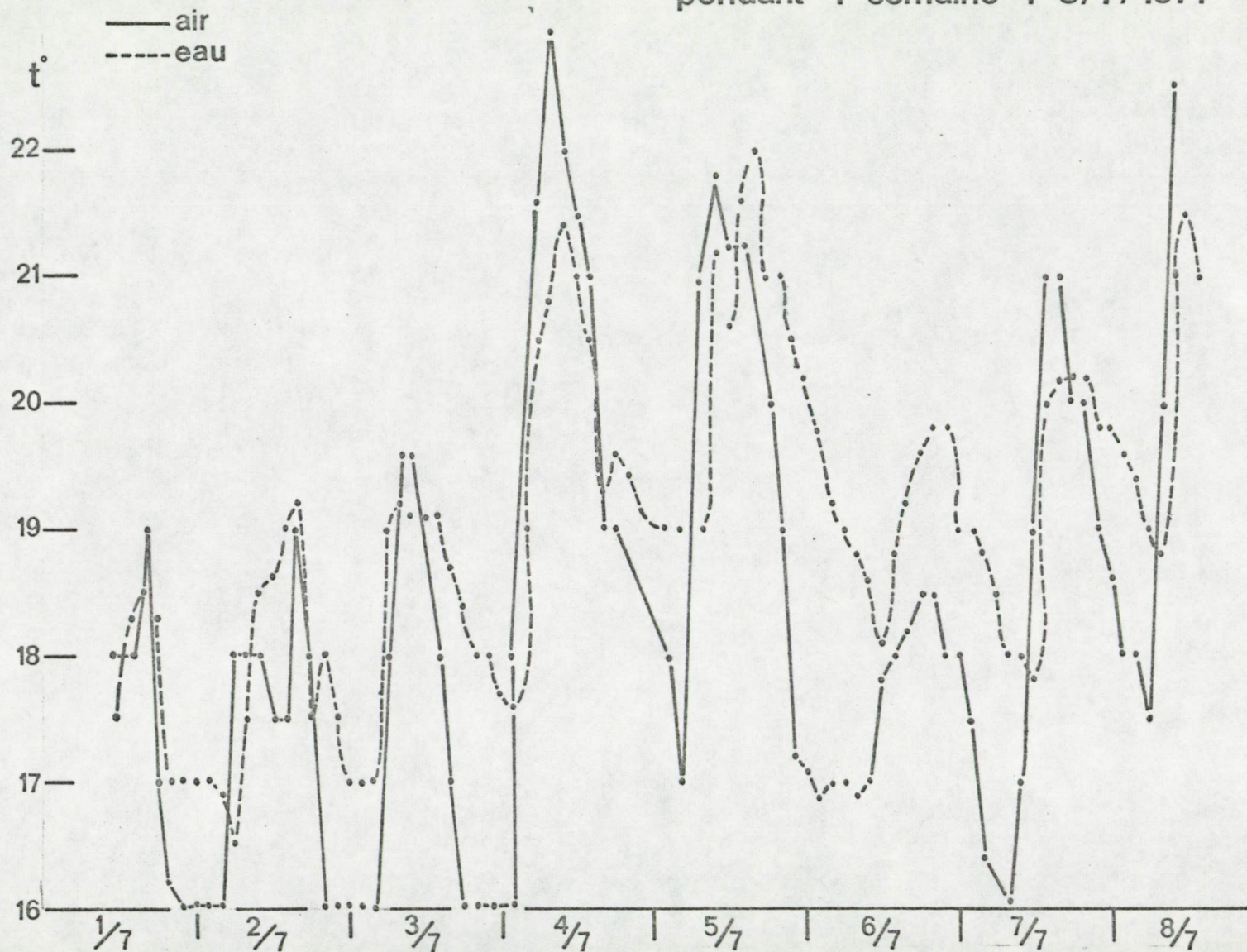
Bilan du cycle de l'azote au cours de la seconde période; résultats exprimés en activité journalière.

FIG. 91

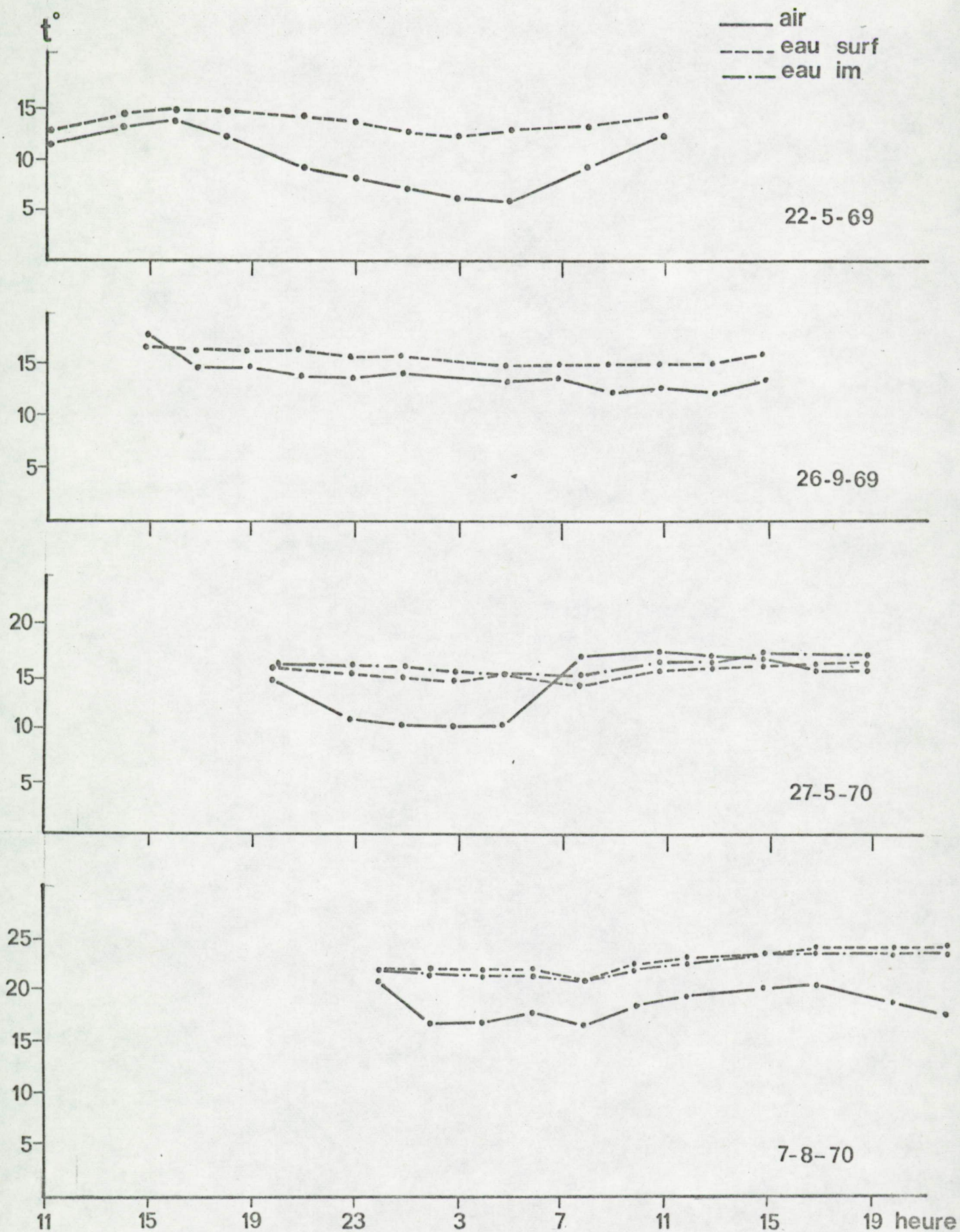
Bilan du cycle de l'azote au cours de la troisième période; résultats exprimés en activité journalière.



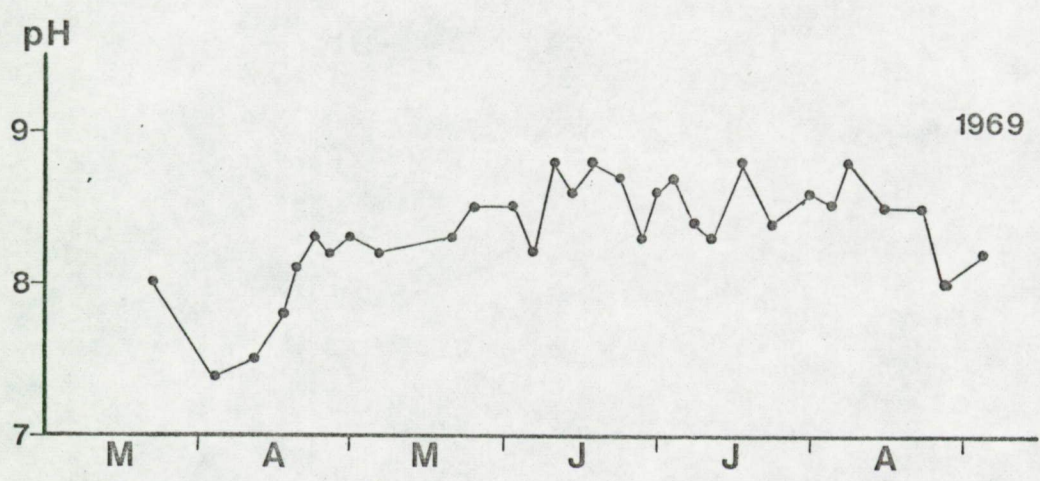
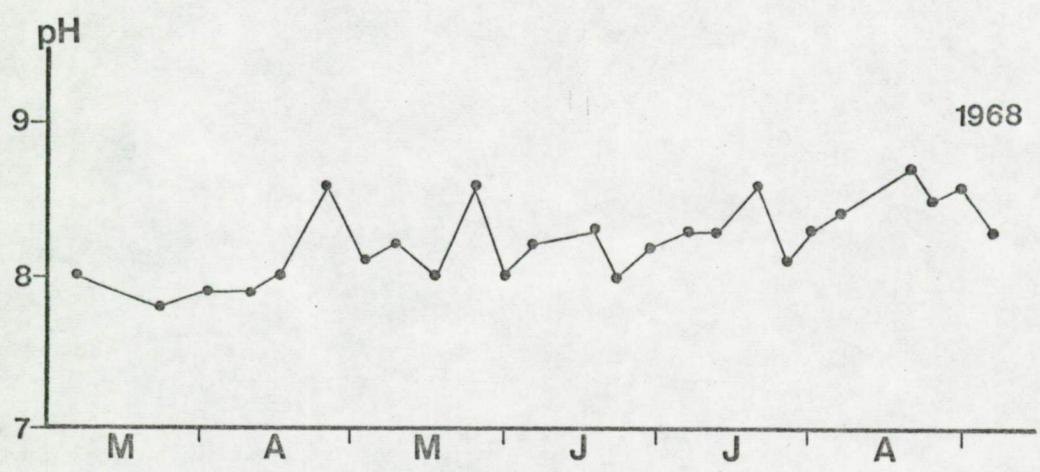
Temperature de l'eau et de l'air
pendant 1 semaine 1-8/7/1971



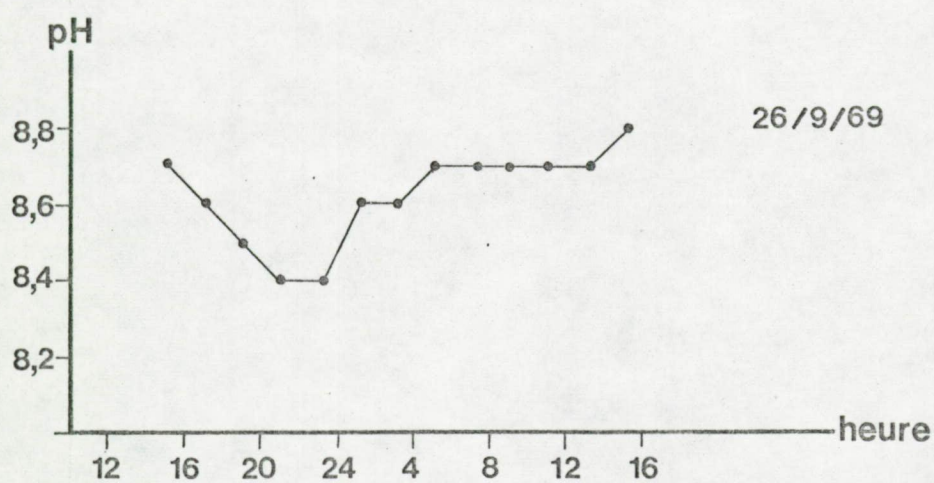
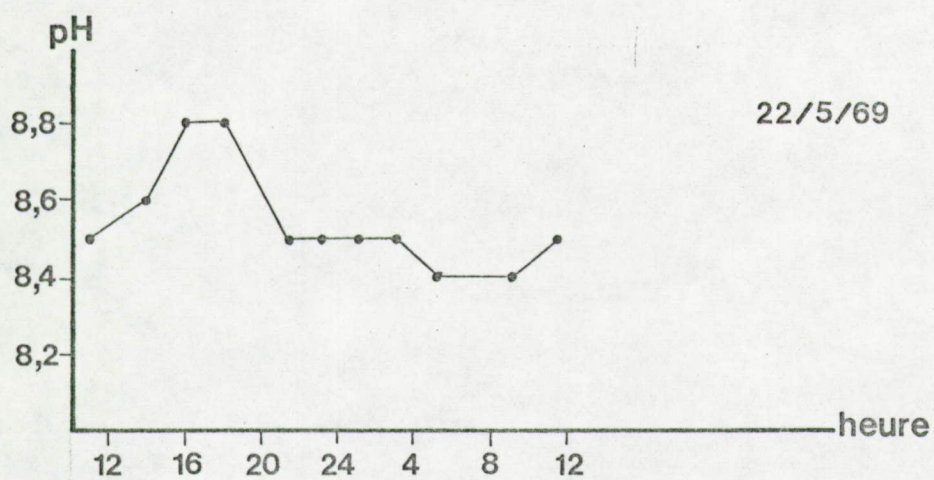
Temp. de l'eau de l'air cycles de 24 h



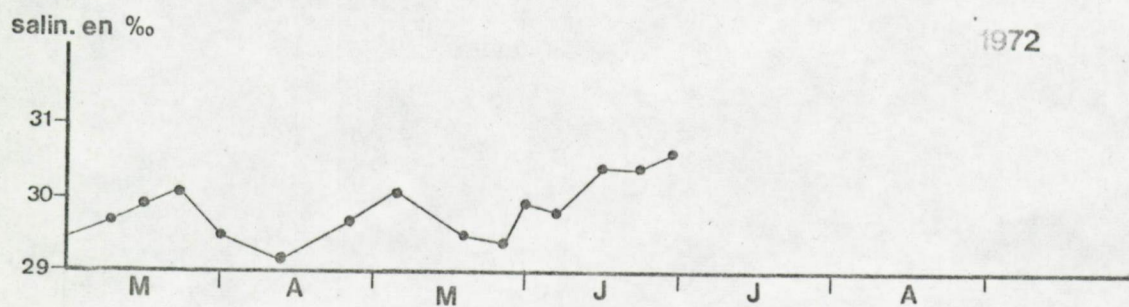
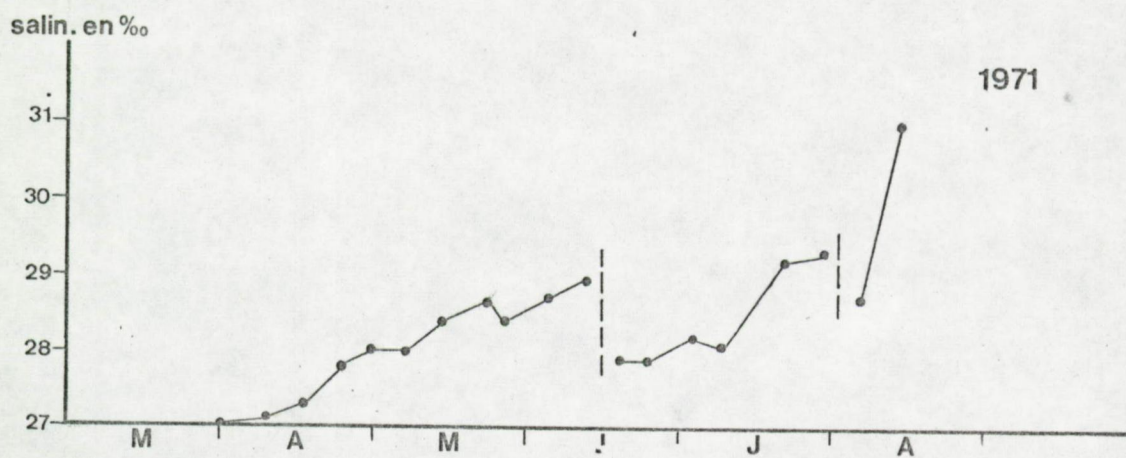
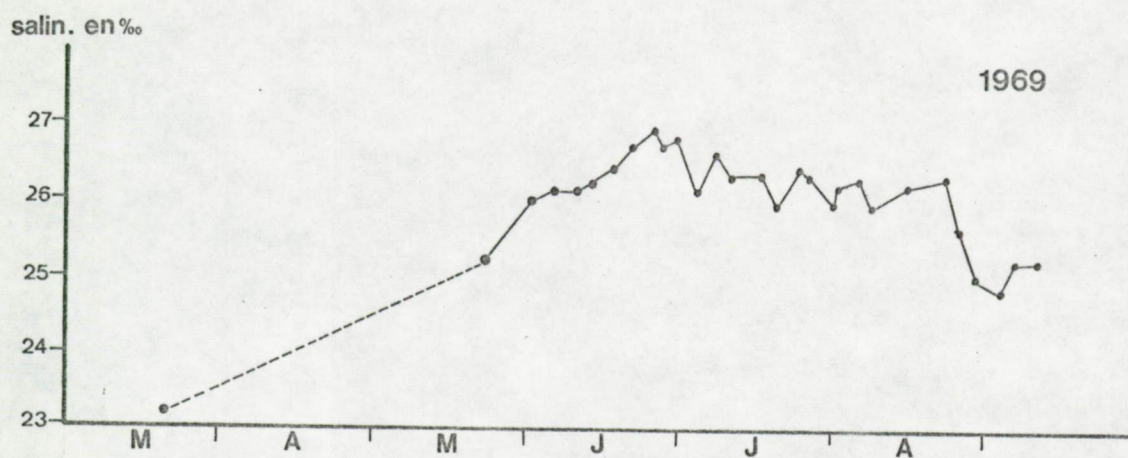
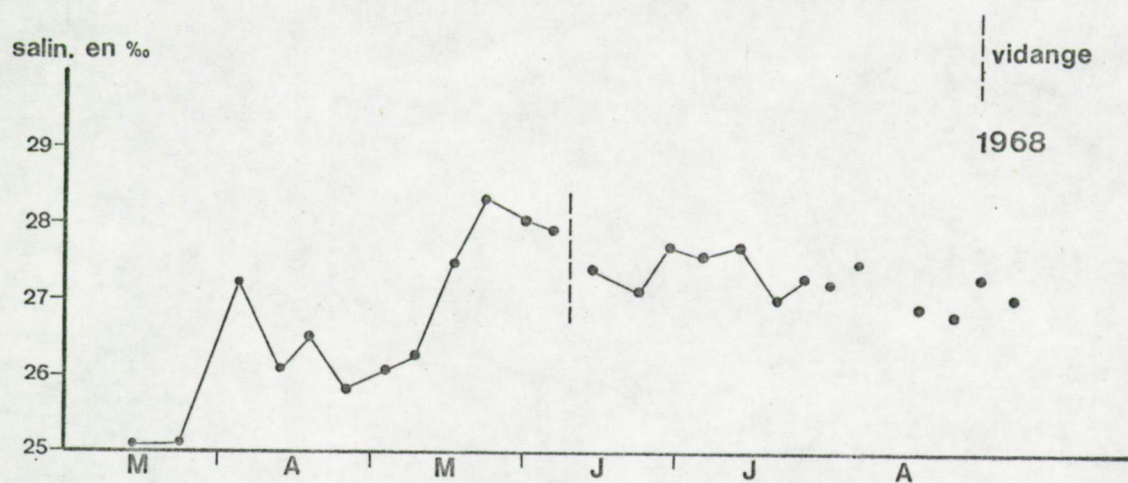
Le pH : variations saisonnières



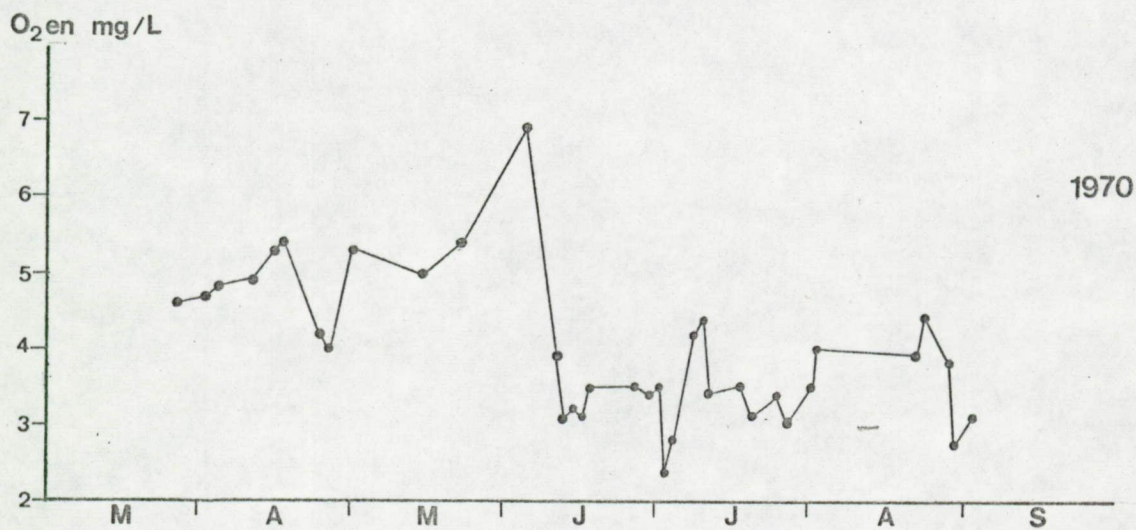
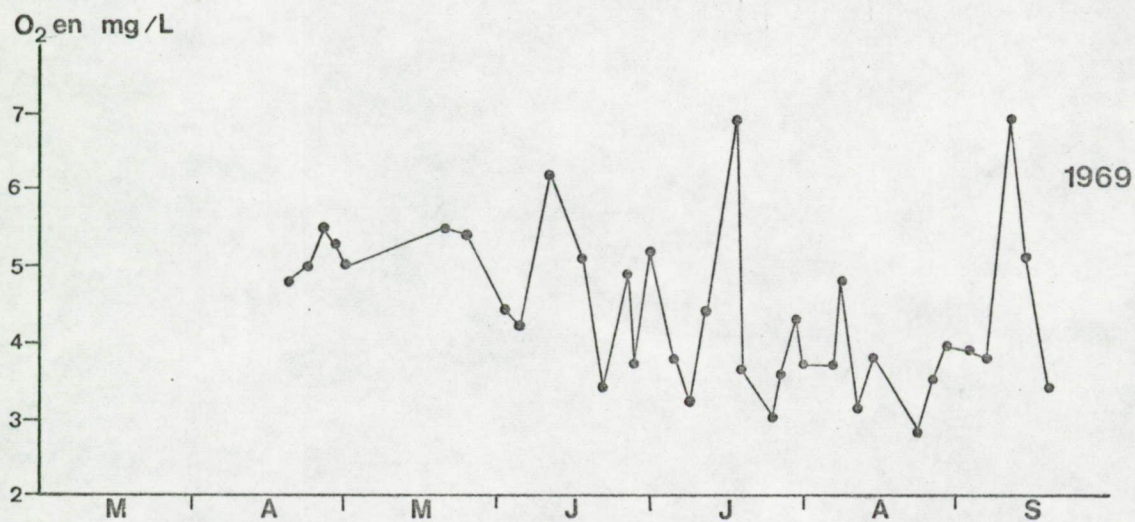
Le pH : variations journalières



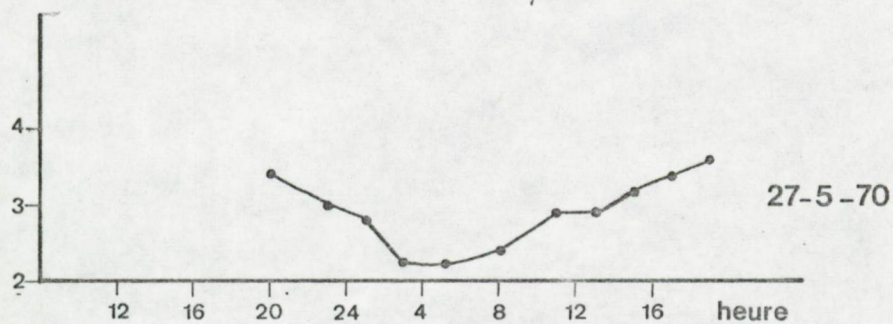
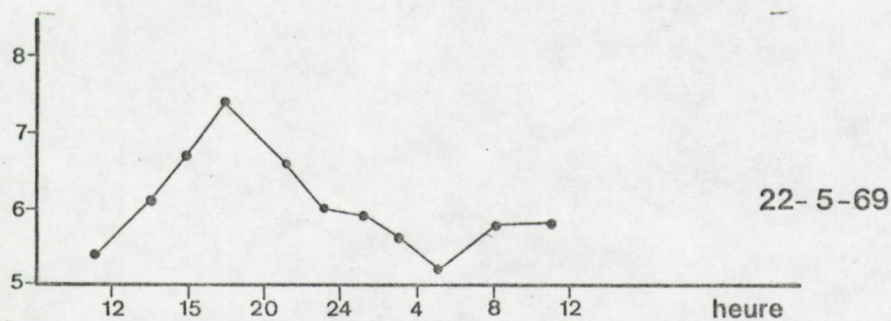
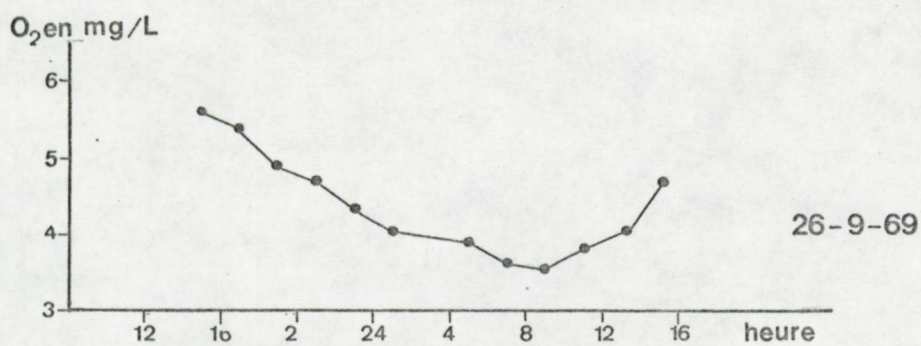
salinité variations saisonnières



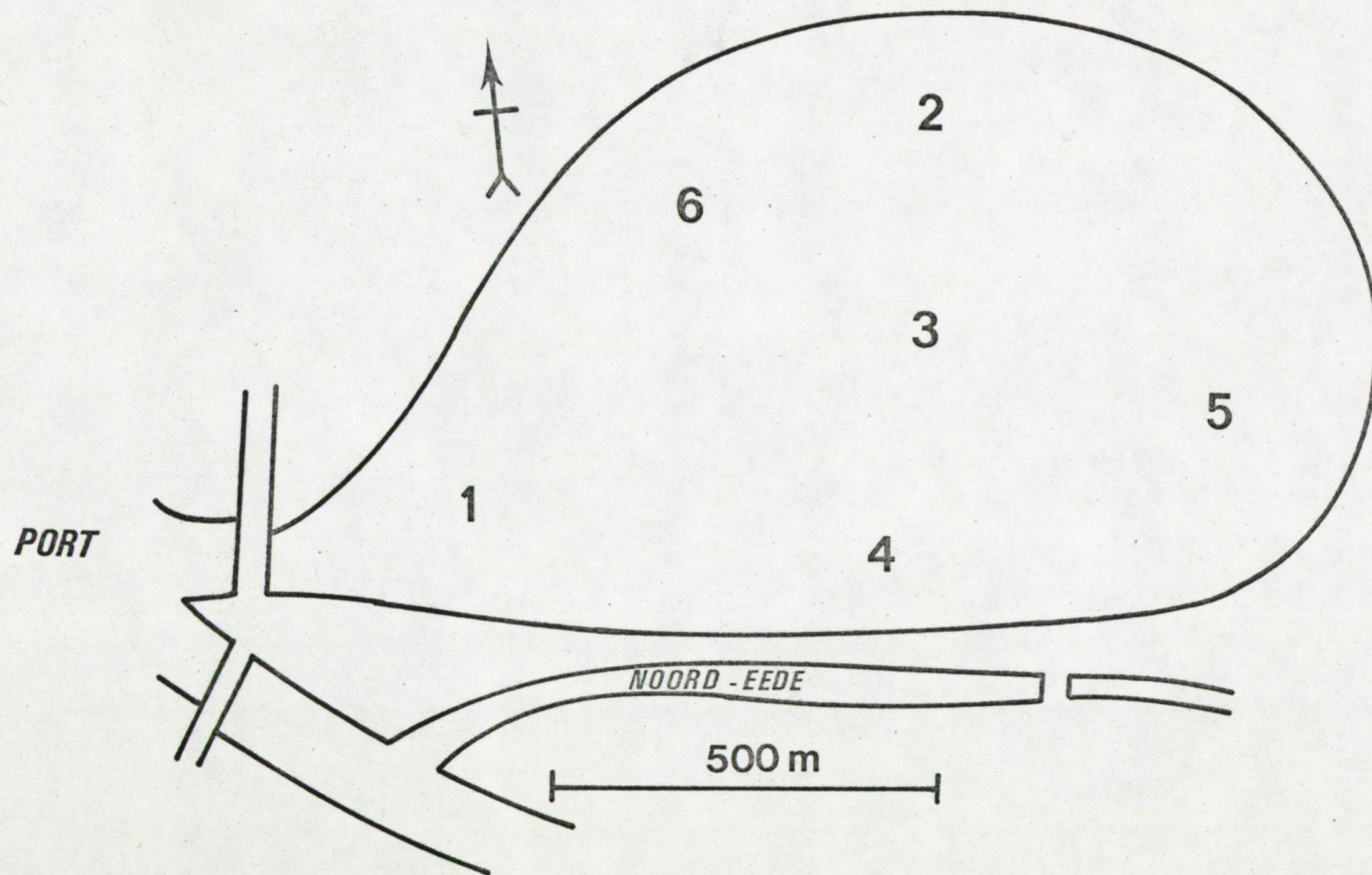
oxygène dissous: variations saisonnières



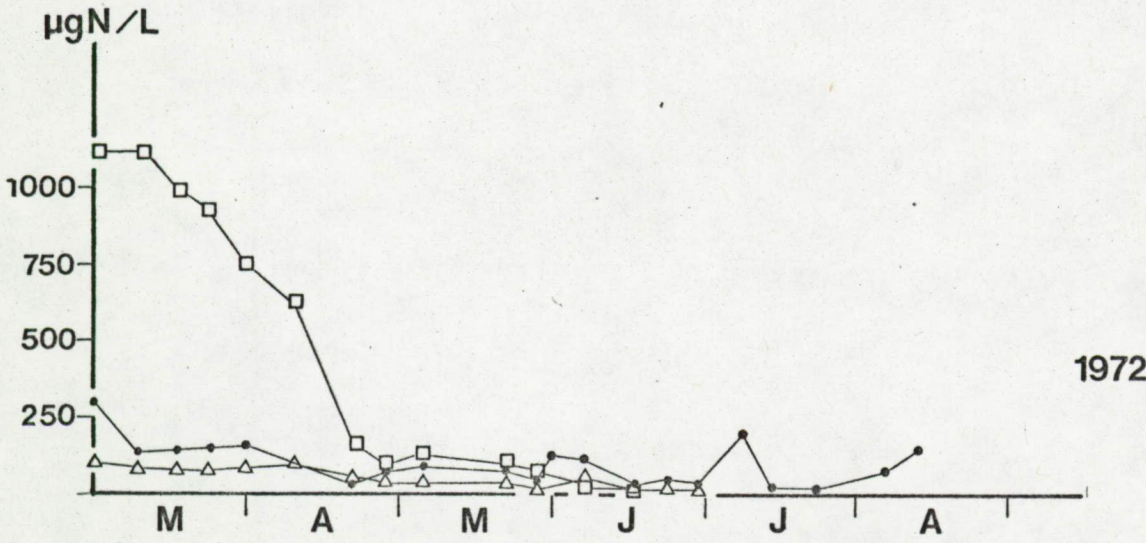
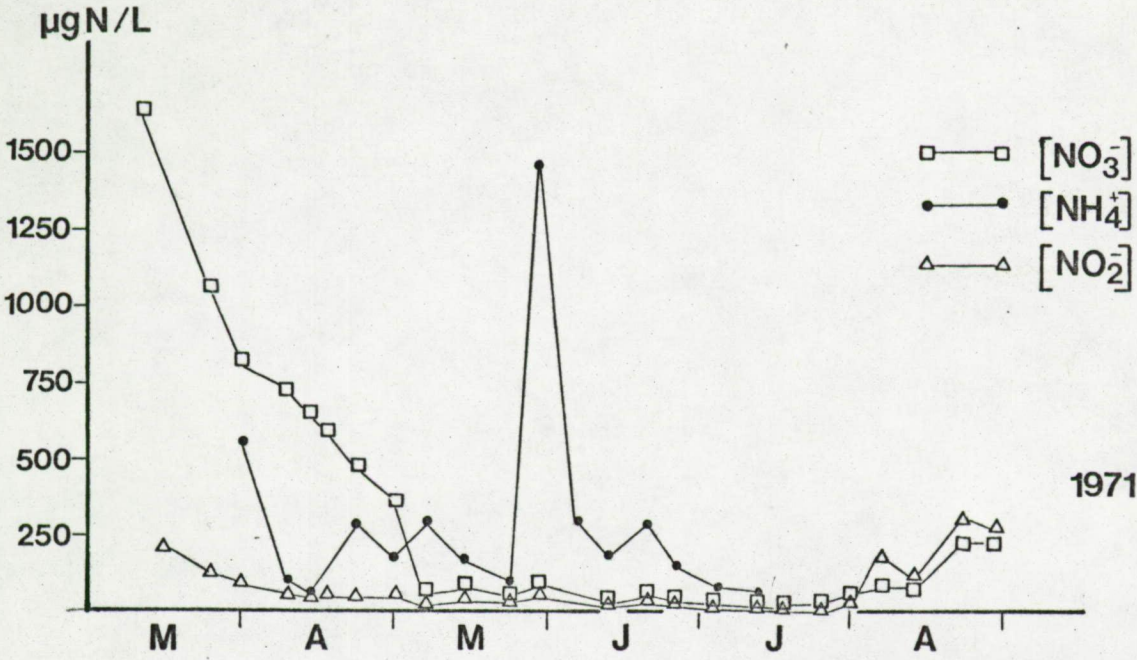
oxygène dissous : variations journalières



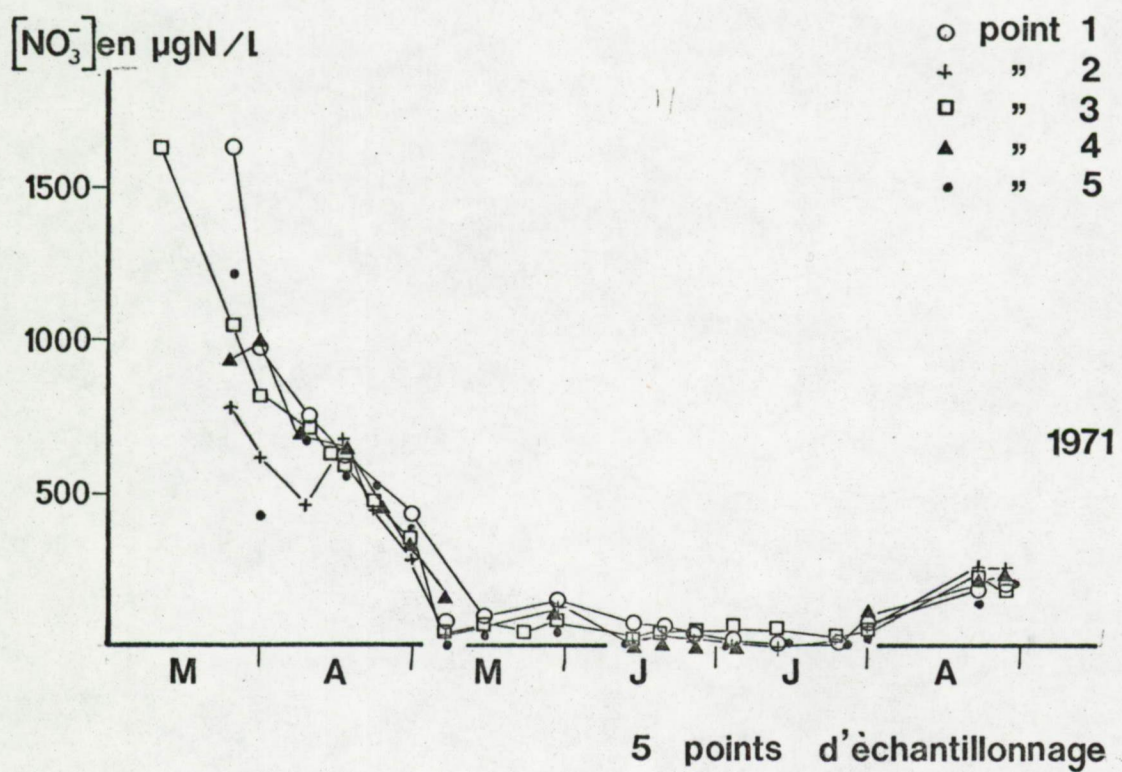
LES SIX POINTS D'ECHANTILLONAGE



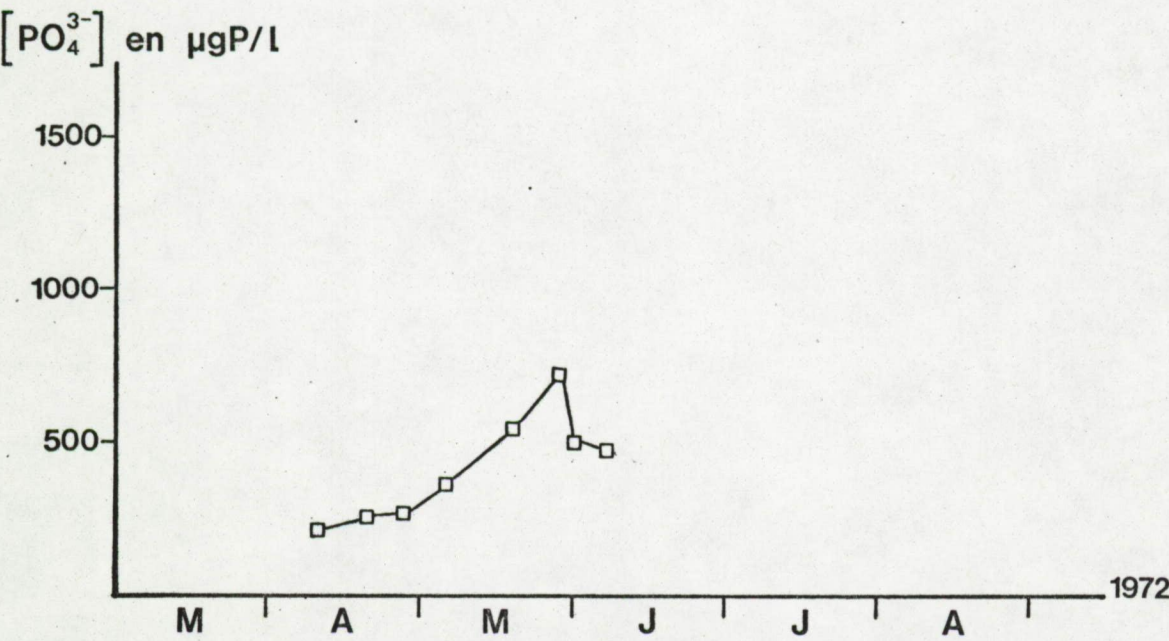
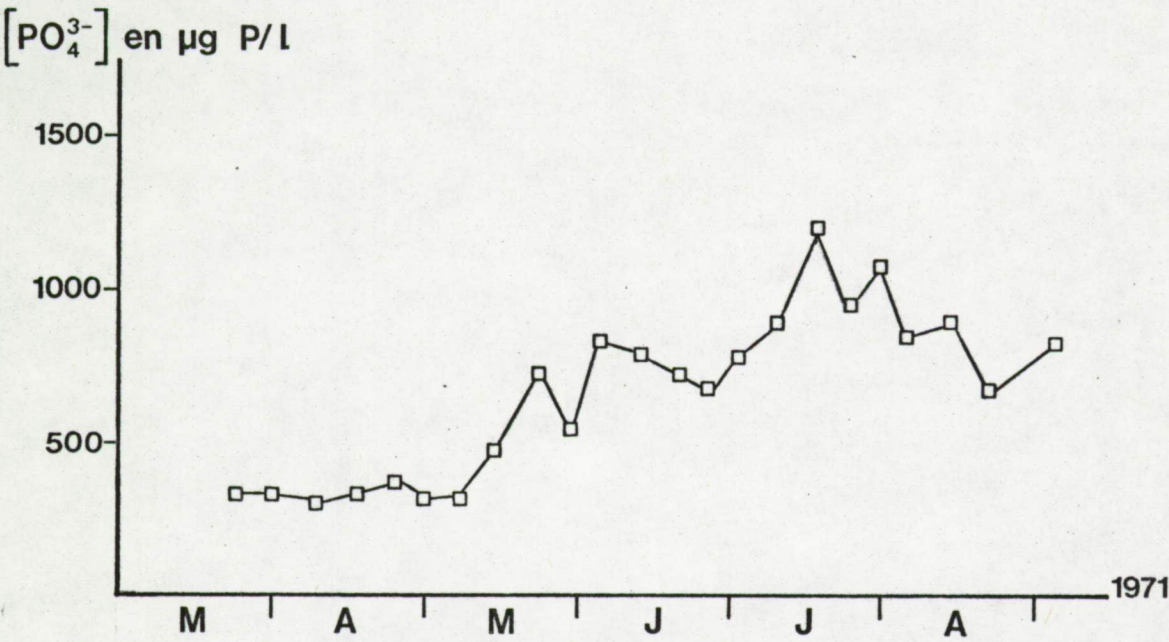
Les Nutrients: variations saisonnières



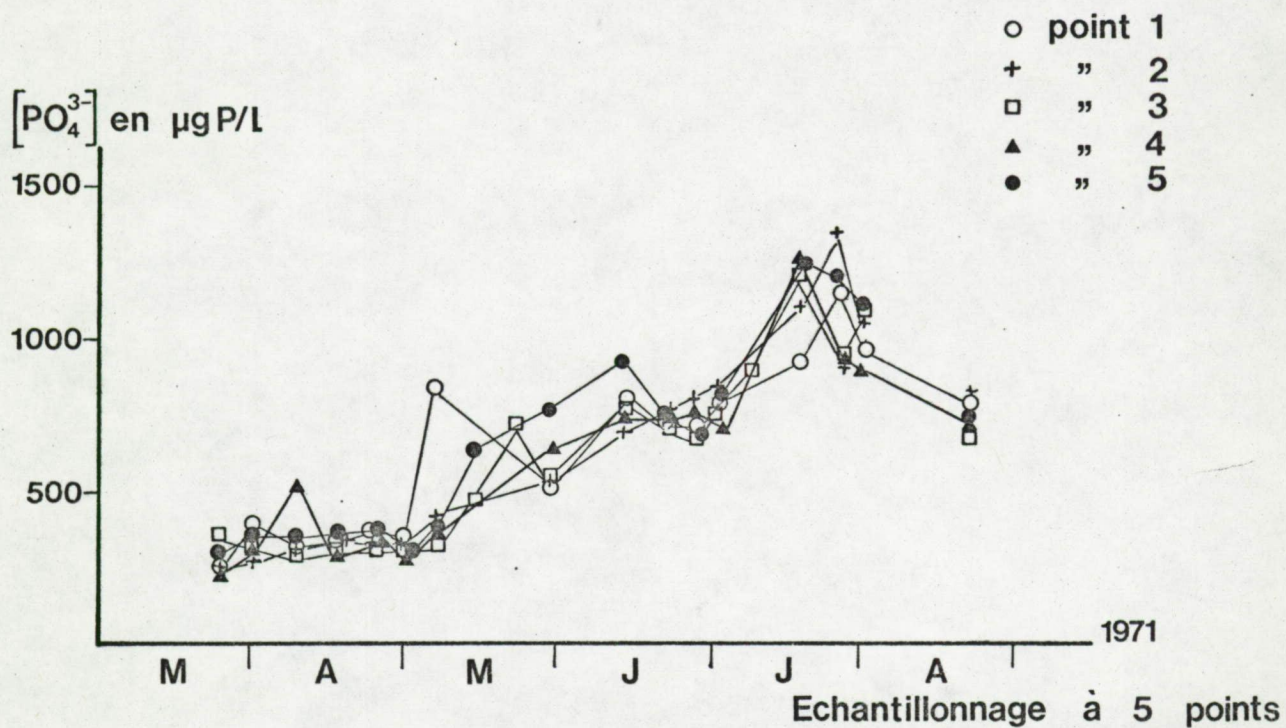
Les Nutrients : distribution spatiale



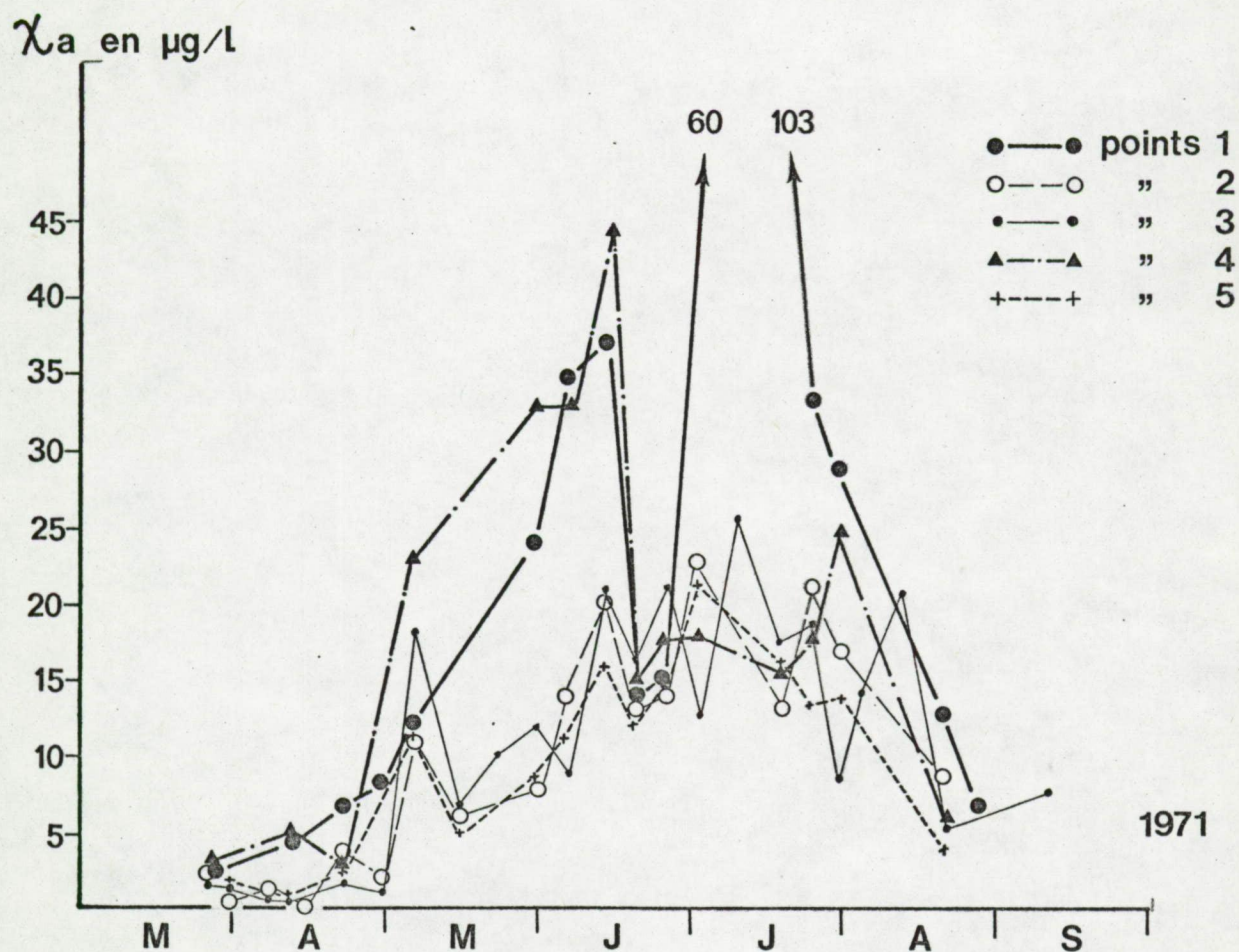
Les Nutrients: variations saisonnières



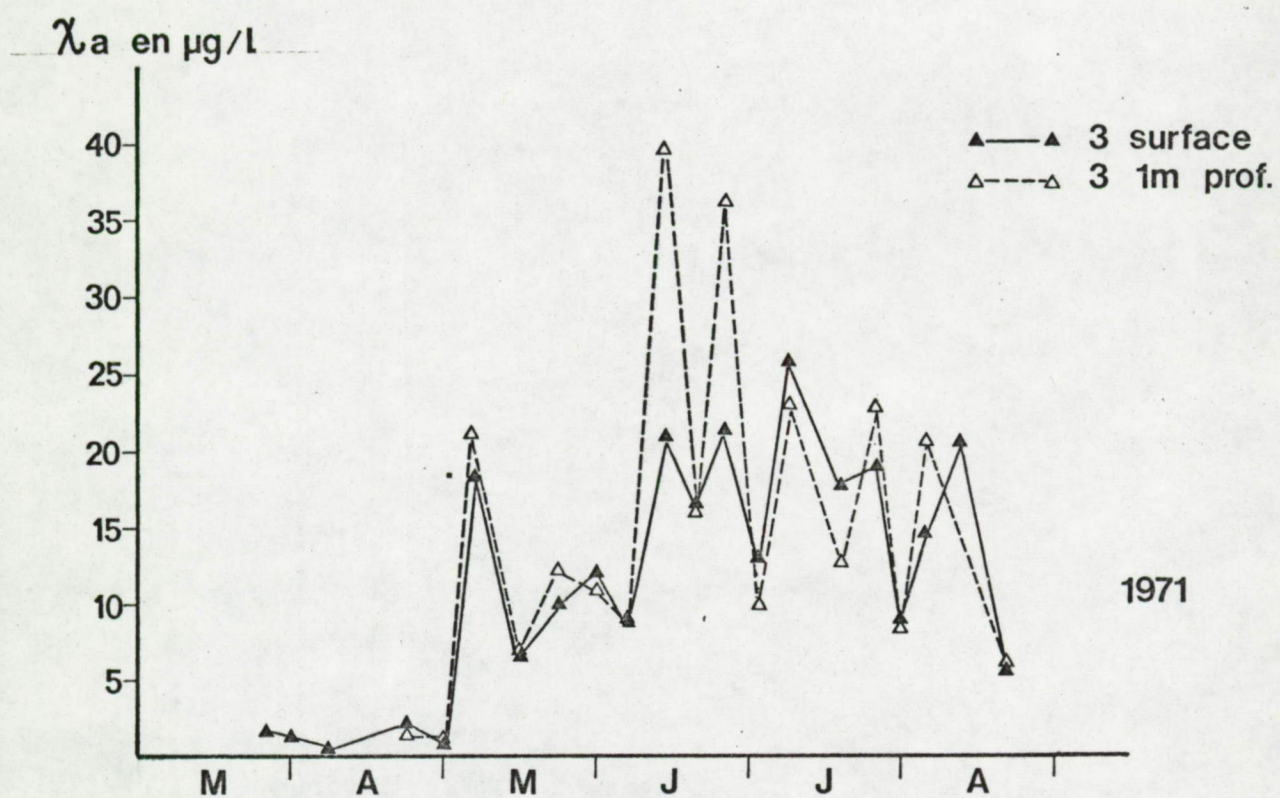
Les Nutrients : distribution spatiale



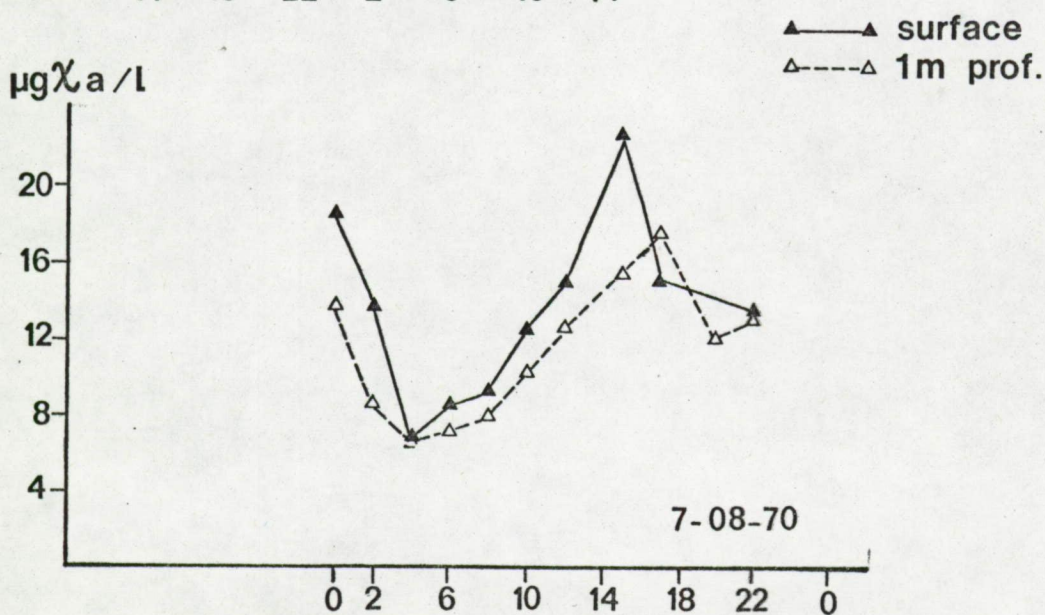
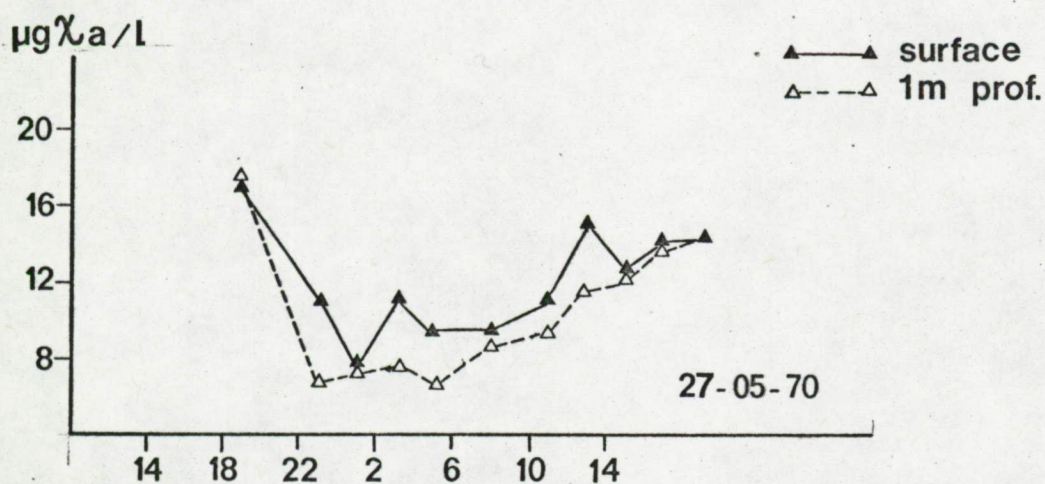
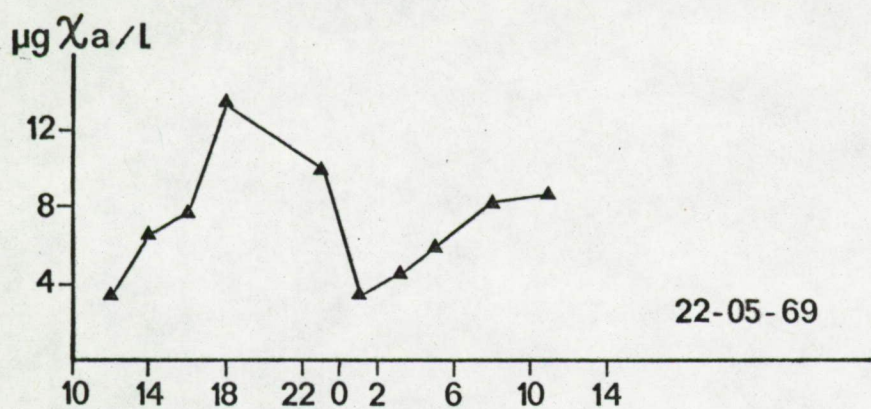
χ_a 5 points d'échantillonnageⁿ

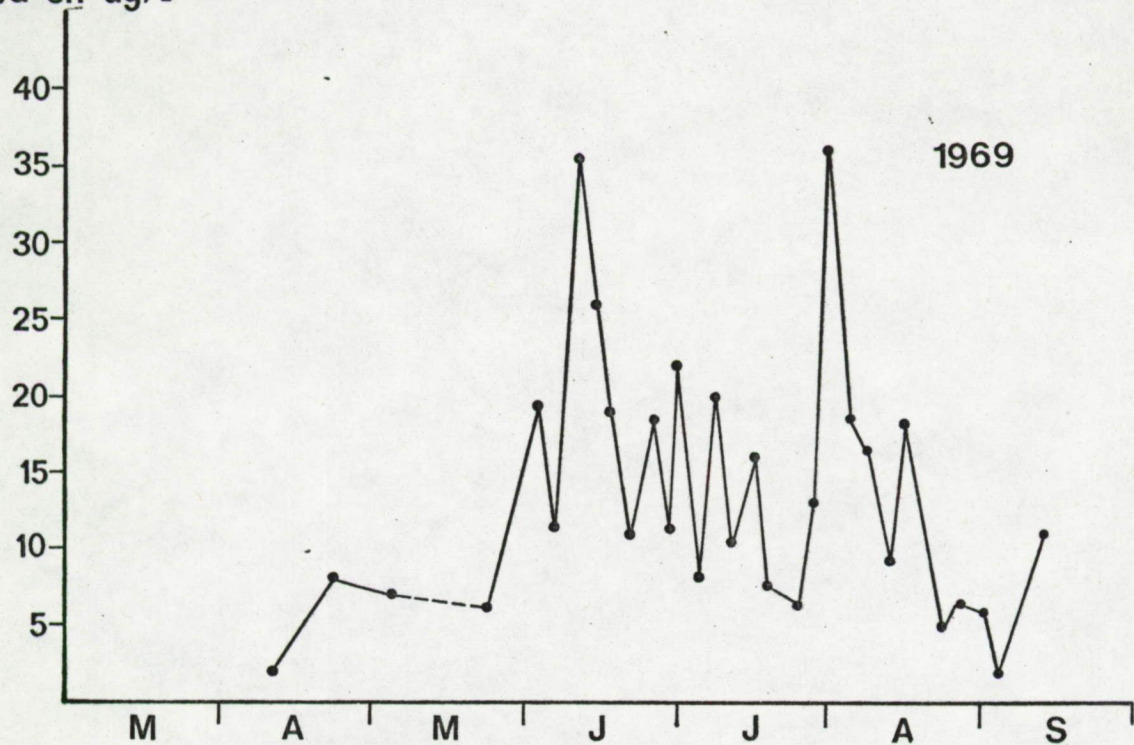
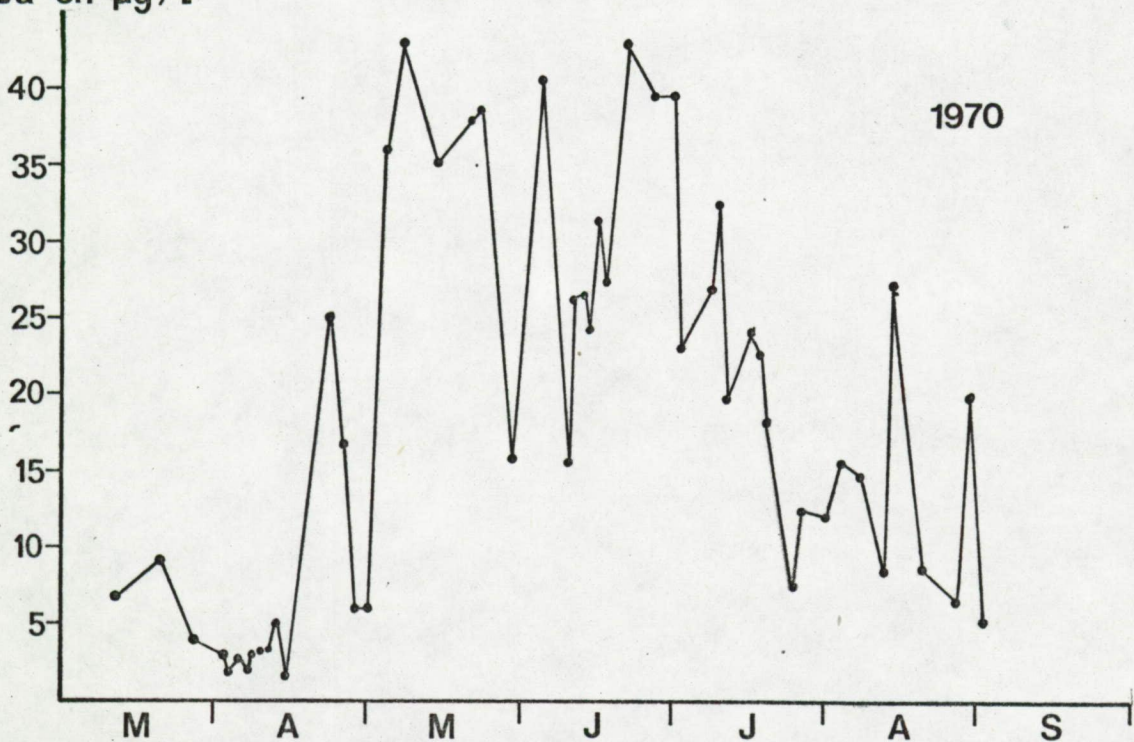


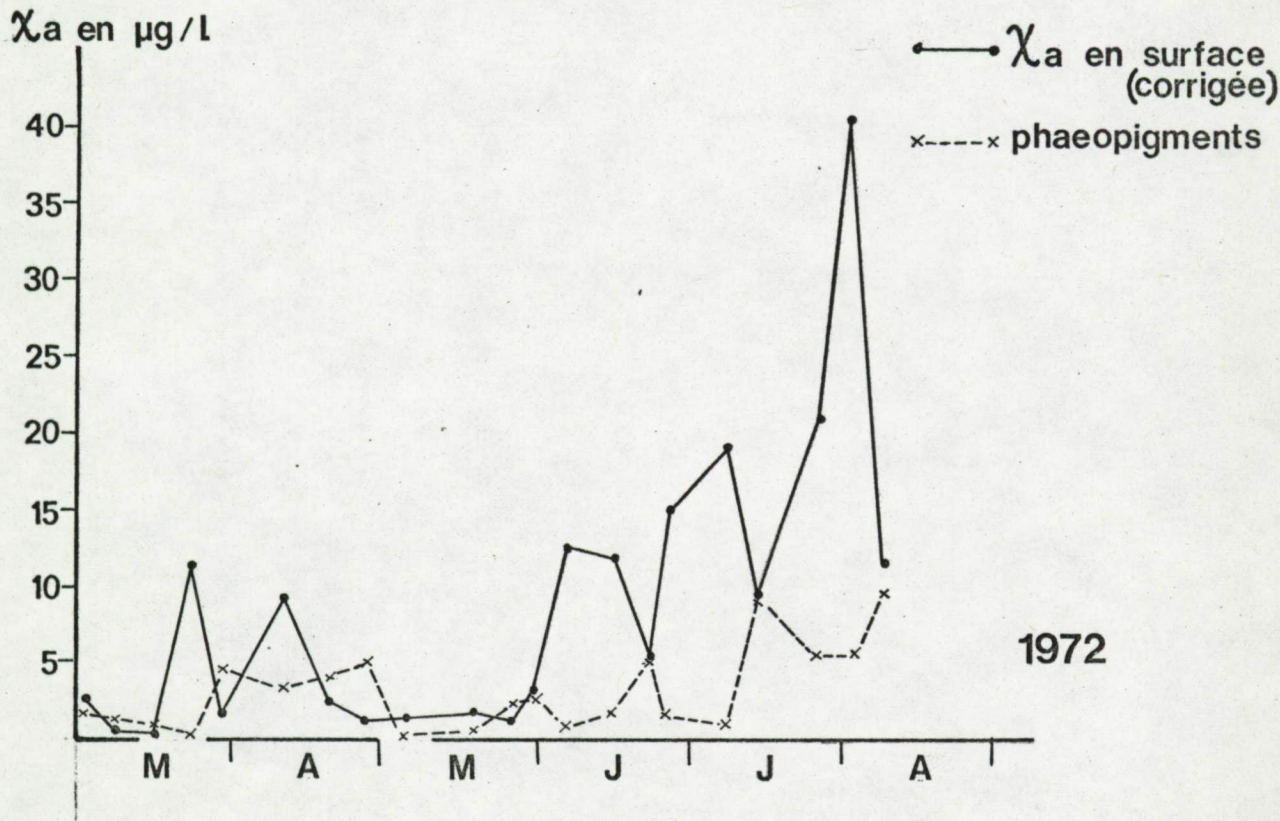
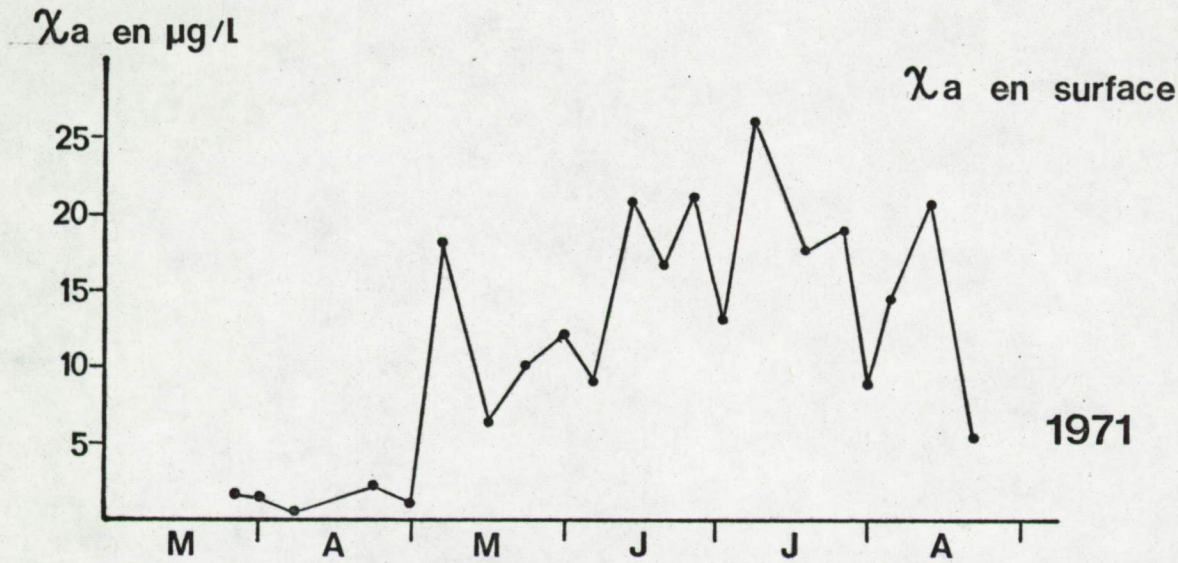
Chlorophylle a en surface et en profondeur



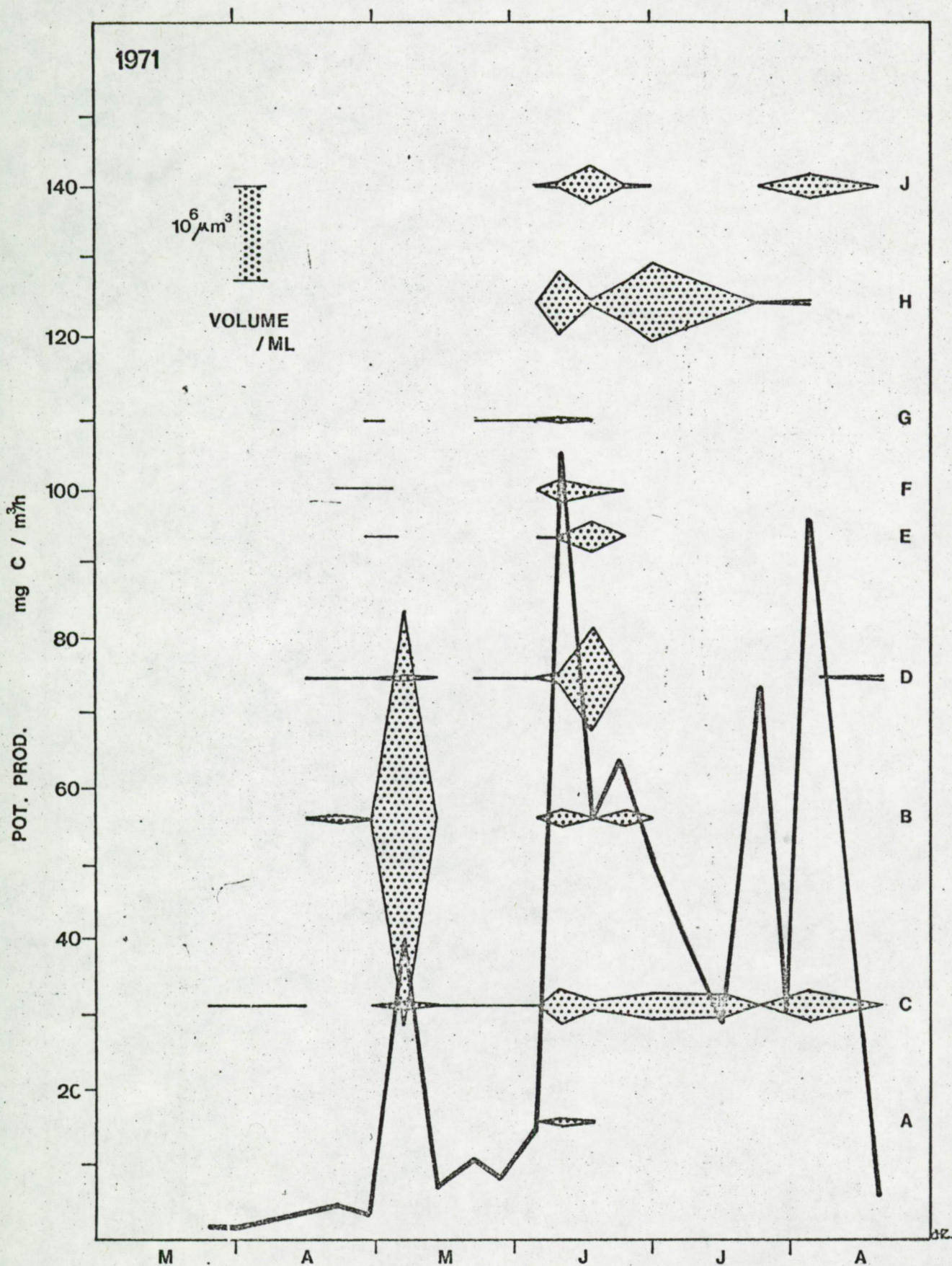
La chlorophylle au cours d'une journée



χ_a en surface χ_a en ug/l χ_a en $\mu\text{g/l}$ 

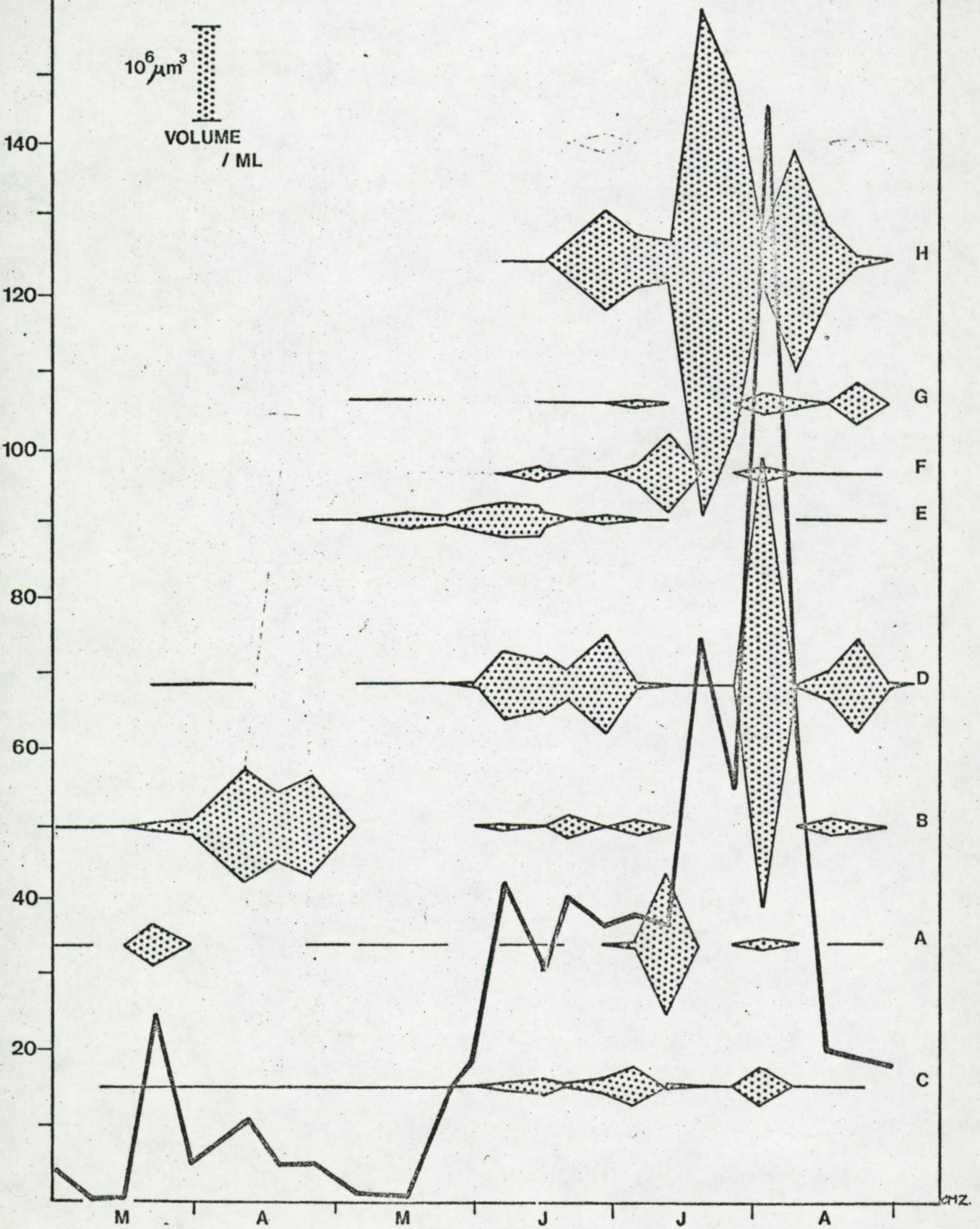


1971

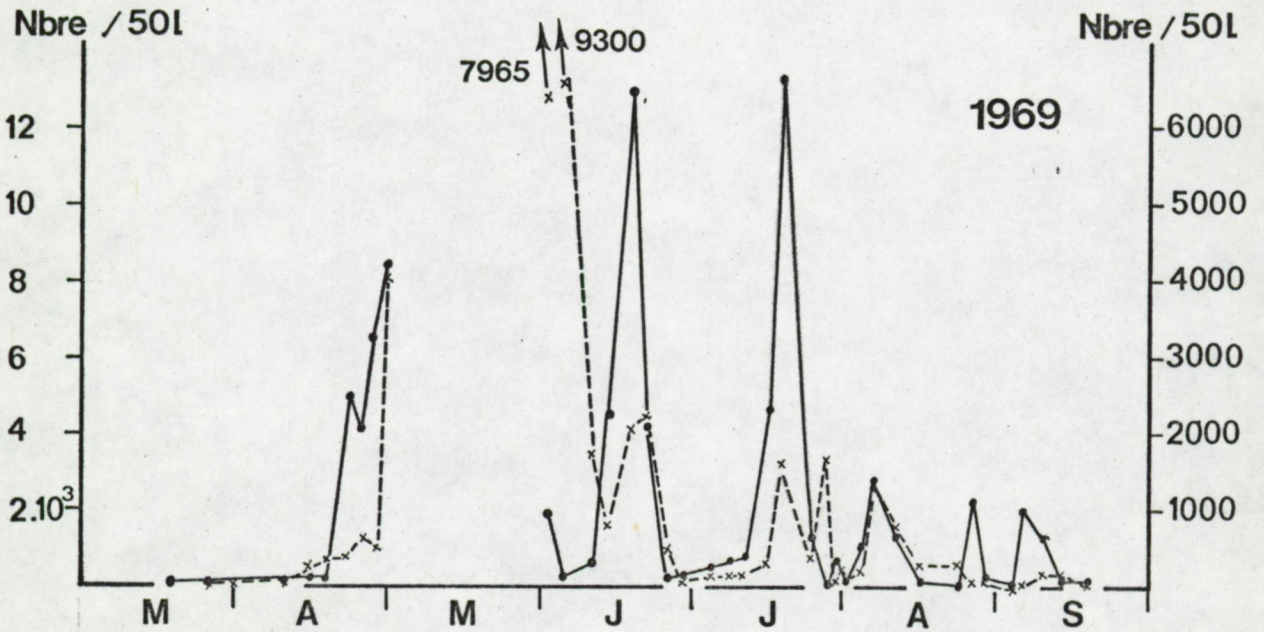
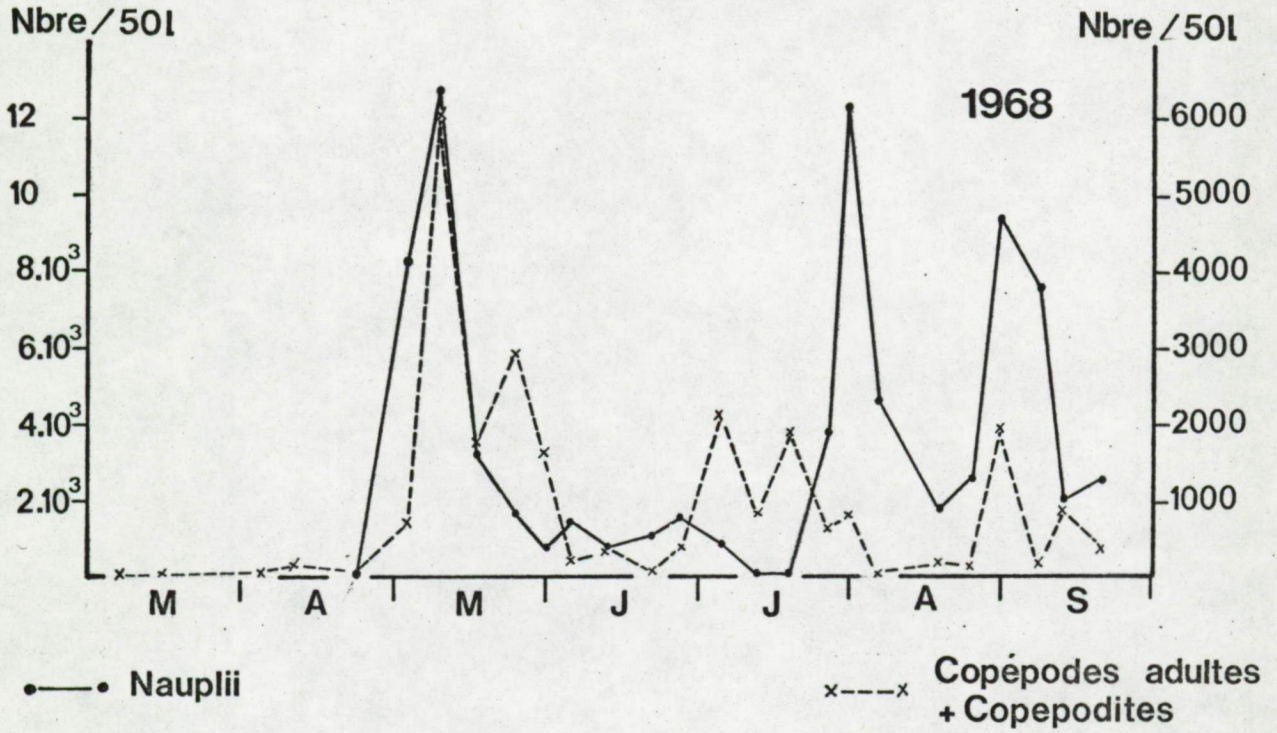


1972

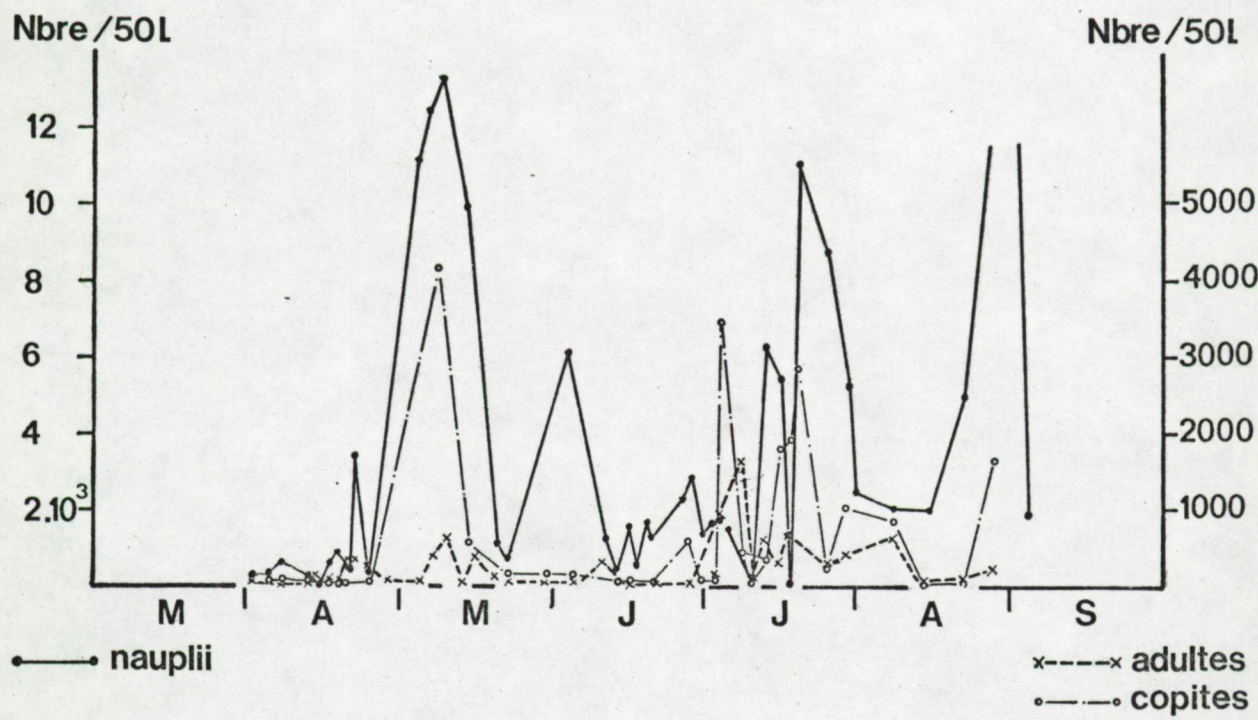
$10^6 \mu\text{m}^3$
VOLUME
/ ML

POT. PROD. mg C / m³/h

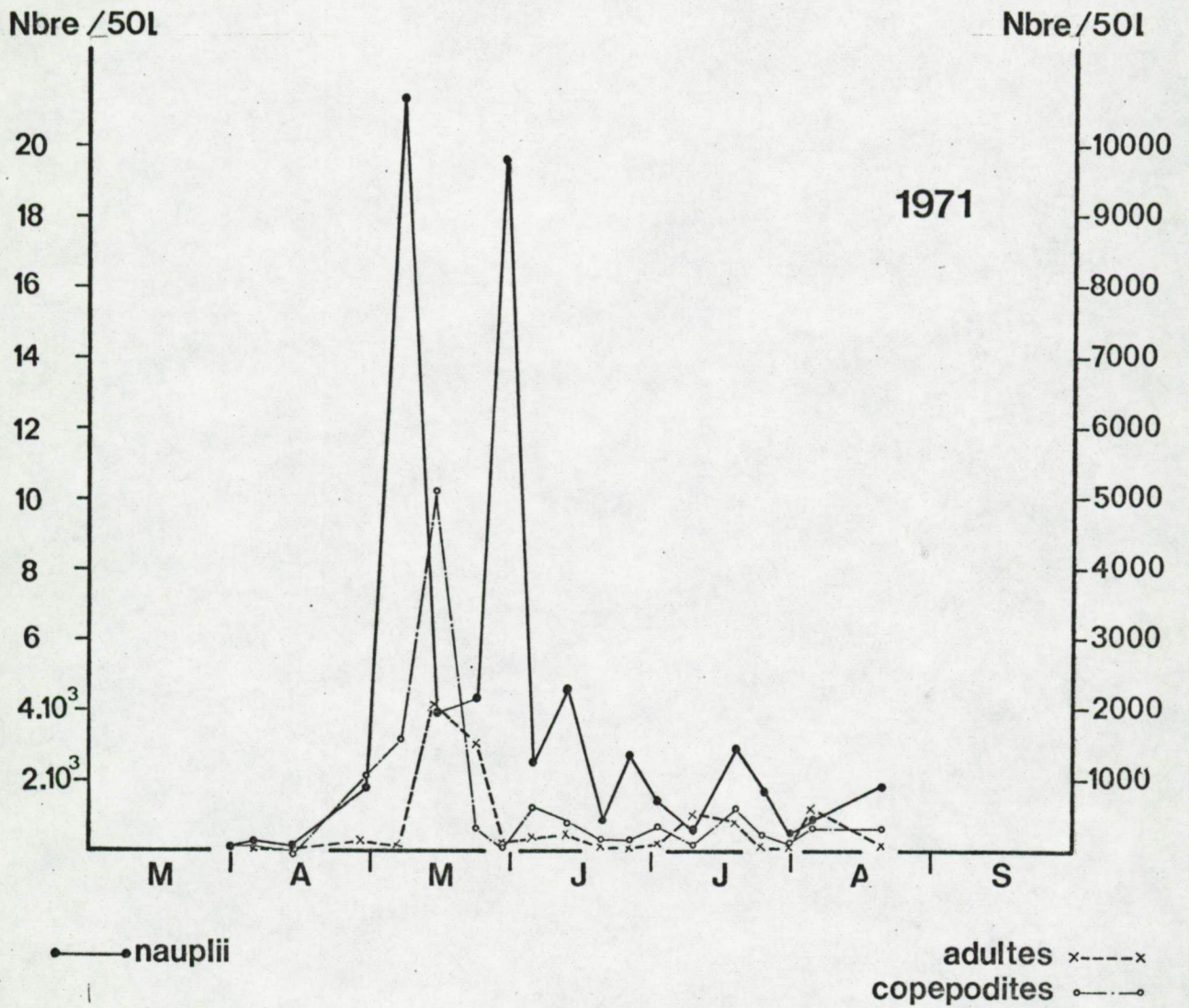
Evolution saisonnière du Zooplancton: les Copépodes



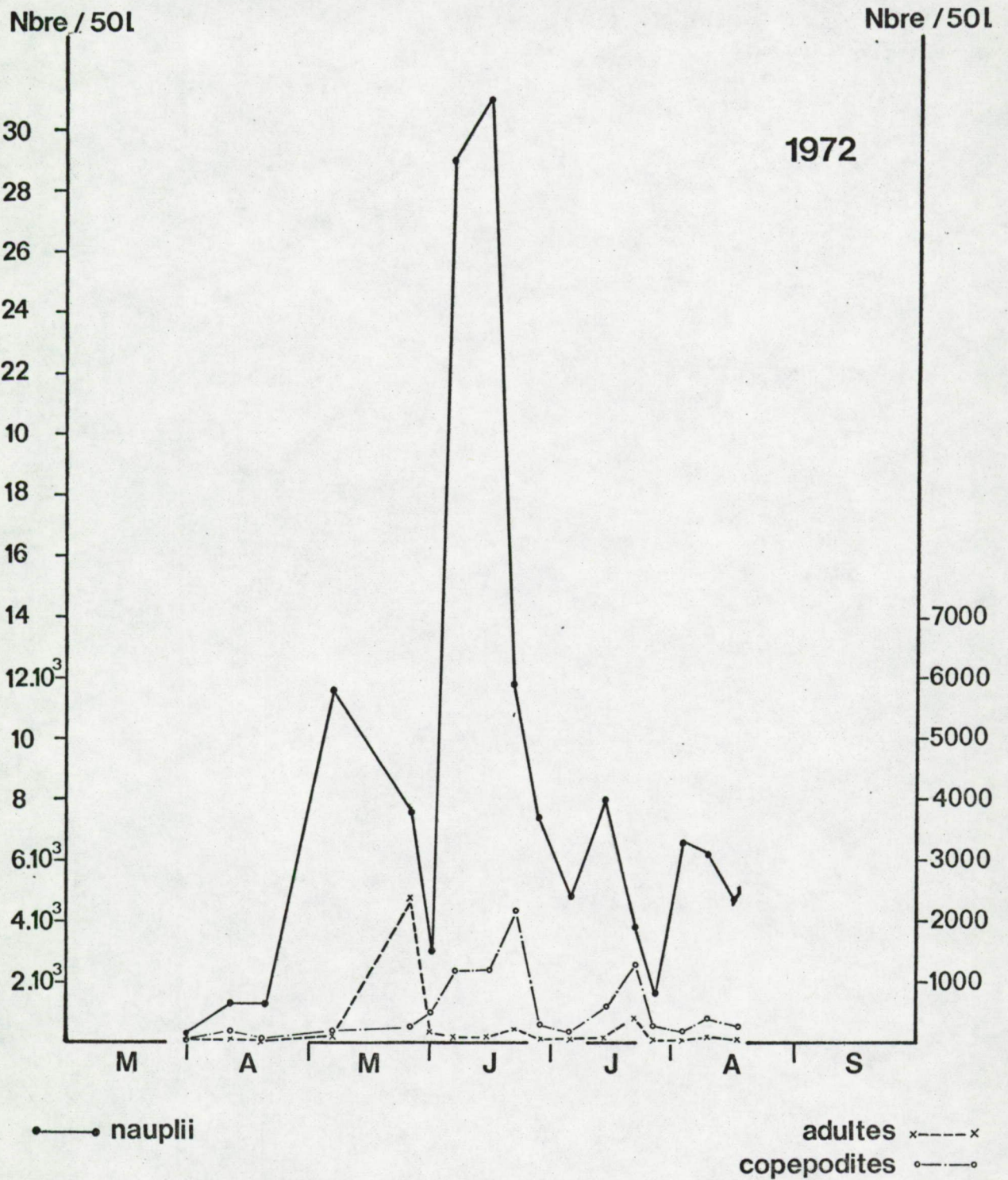
Evolution saisonnière du Zooplancton : les Copépodes



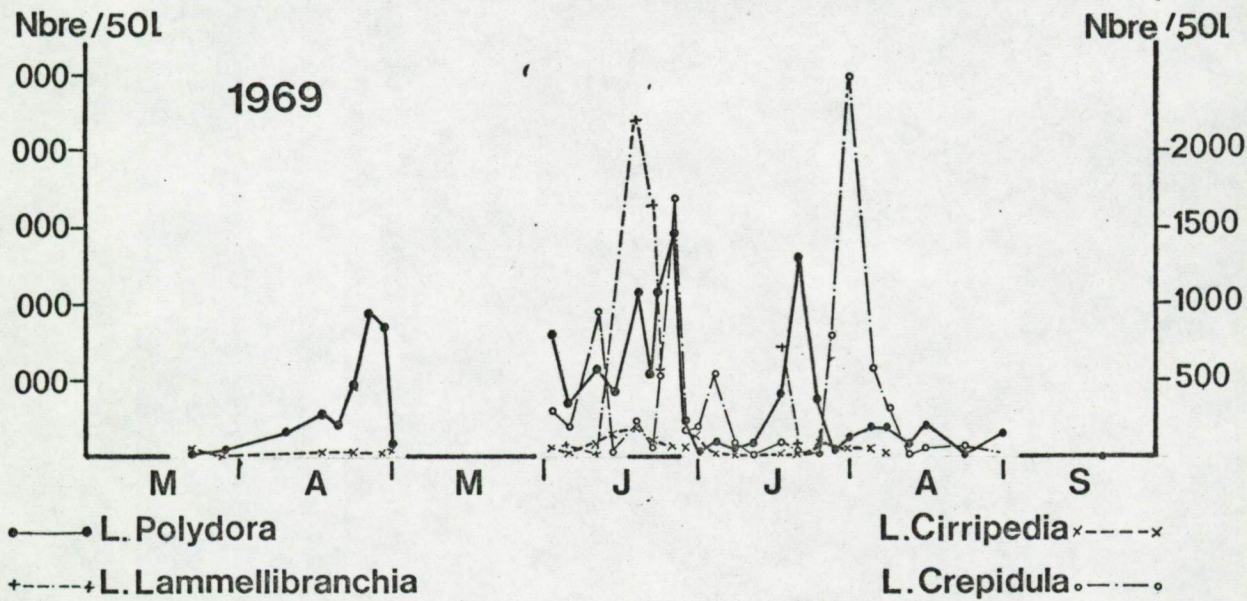
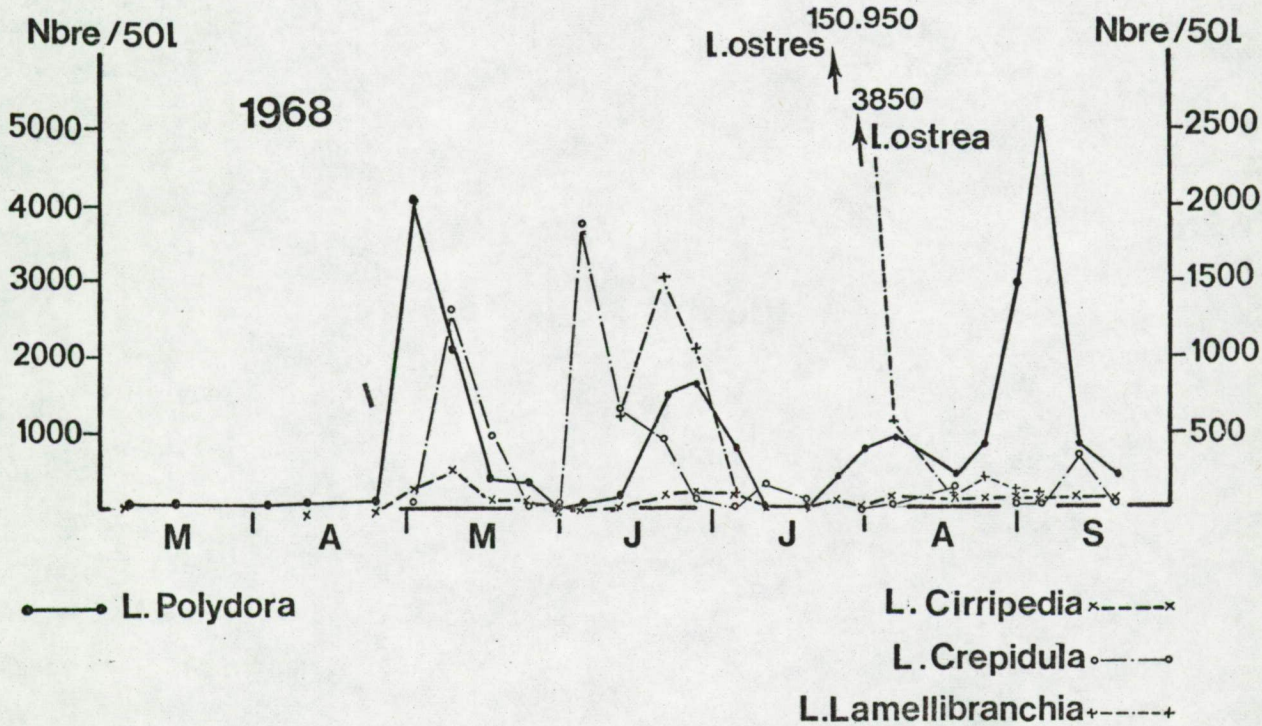
Evolution saisonnière du Zooplancton: les Copépodes



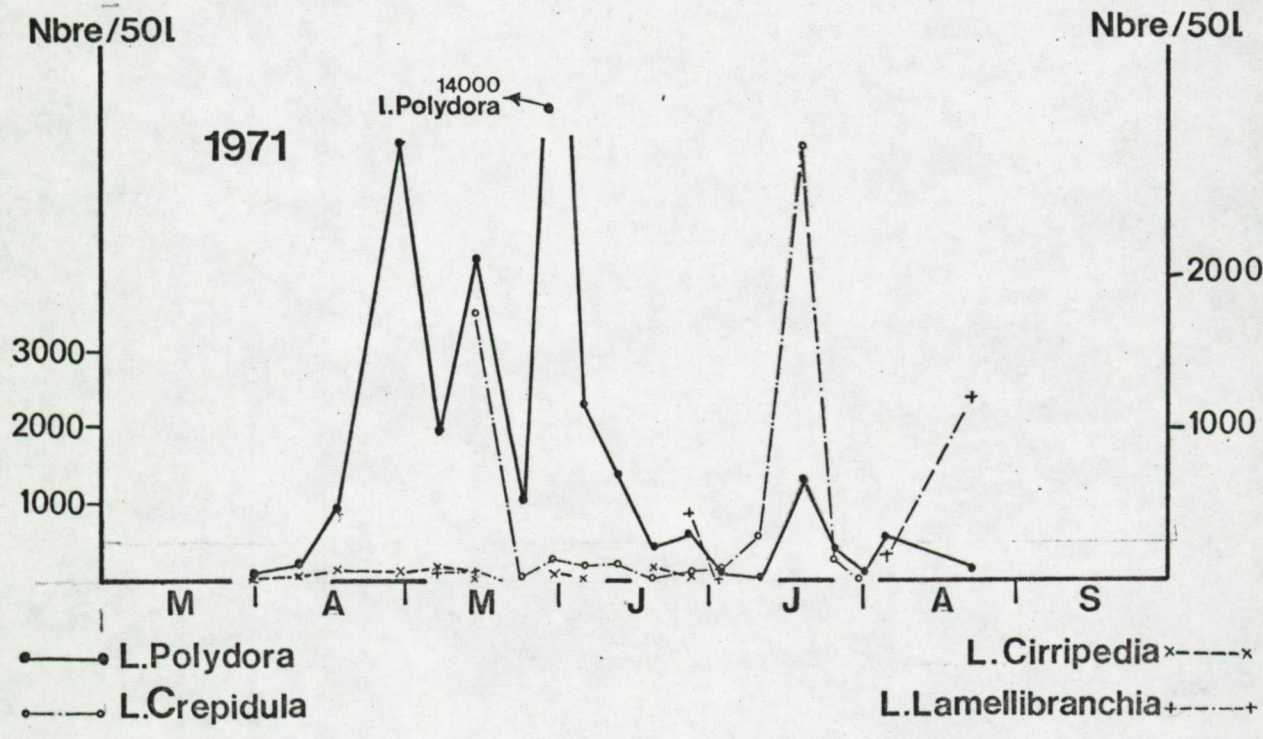
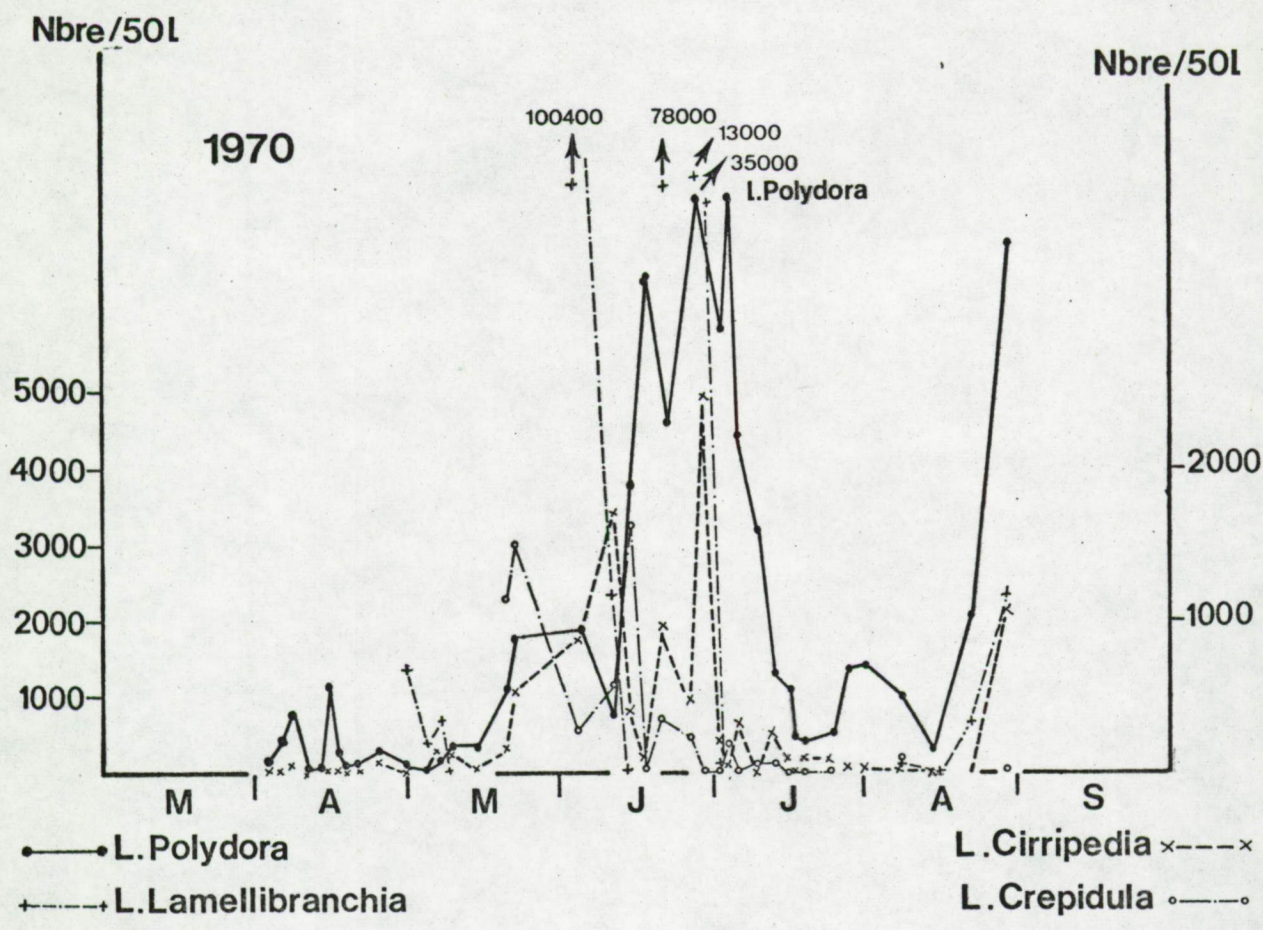
Evolution saisonnière du Zooplancton : les Copépodes



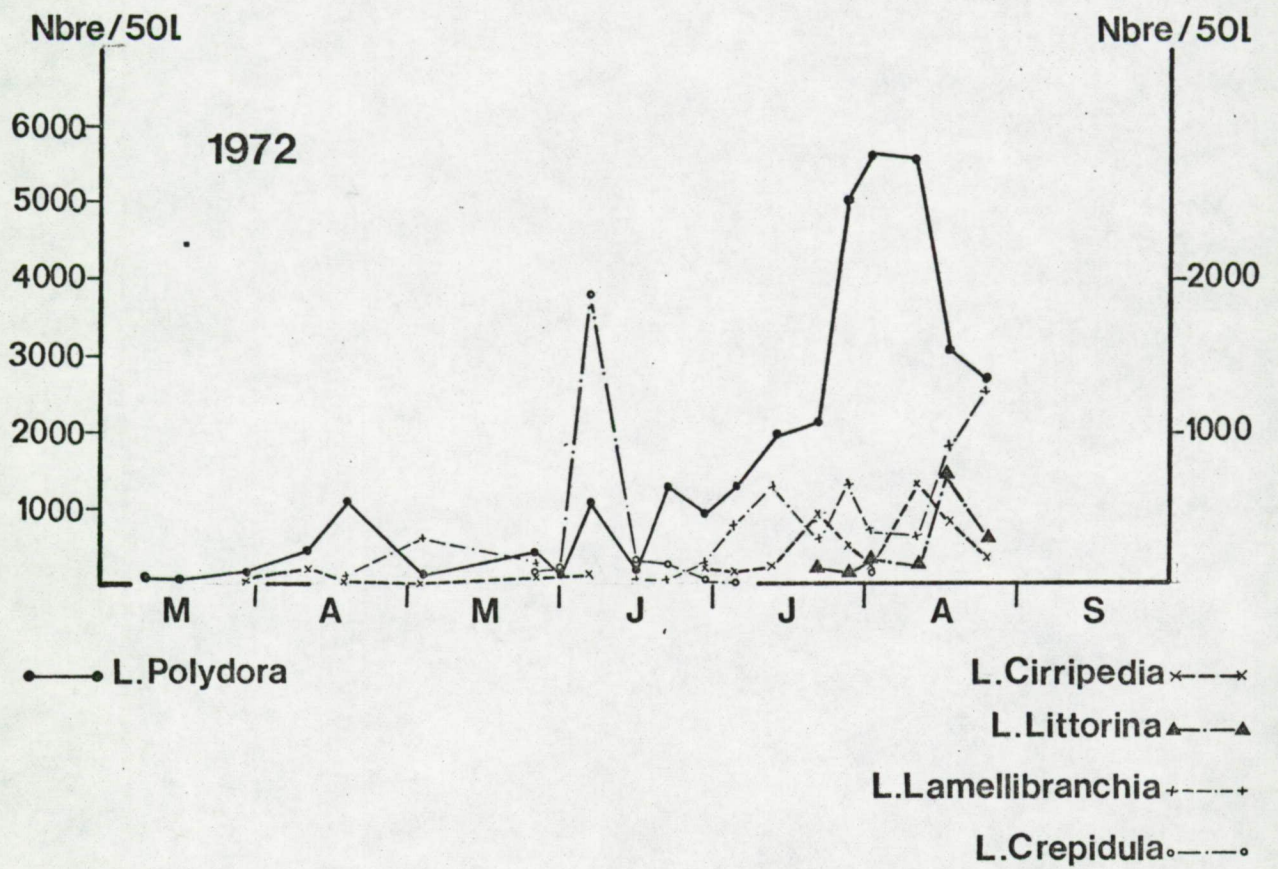
Variations saisonnières du Zooplancton: le Méroplancton



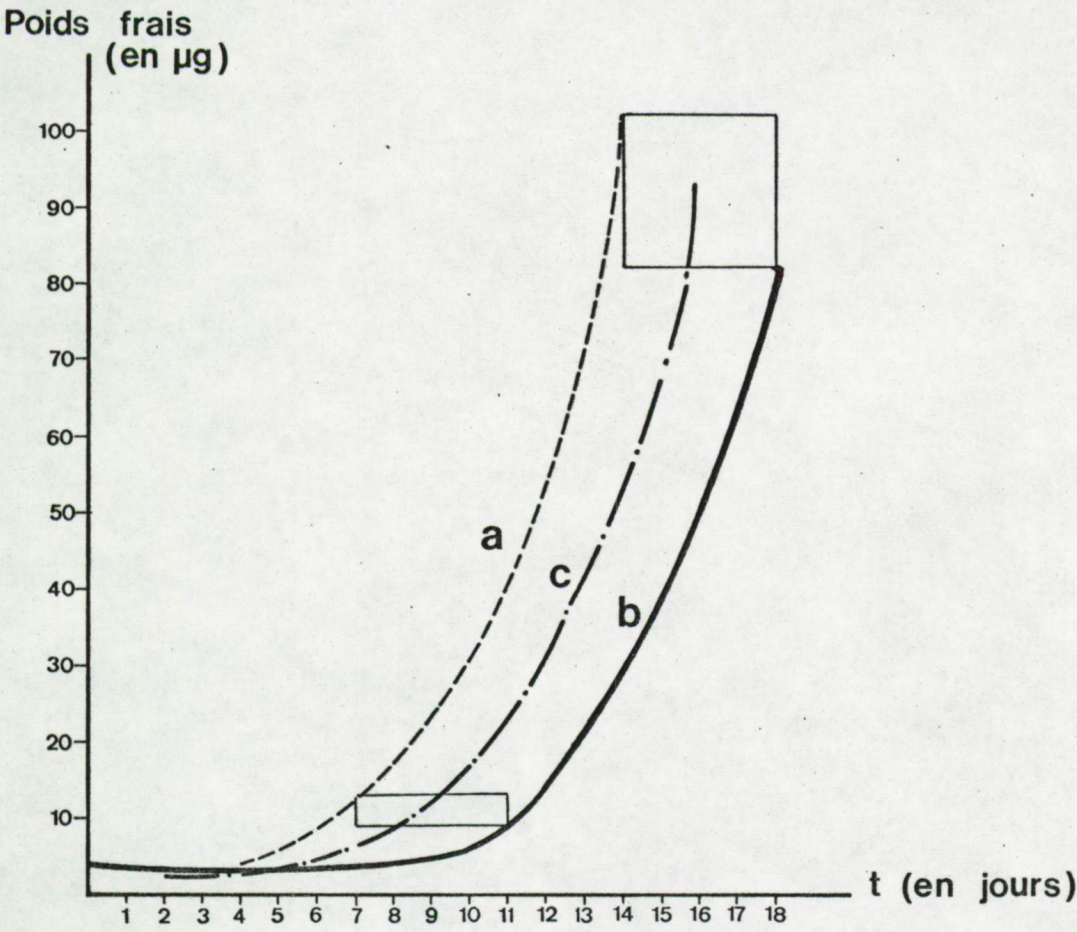
Variations saisonnières du Zooplancton : le Méroplancton



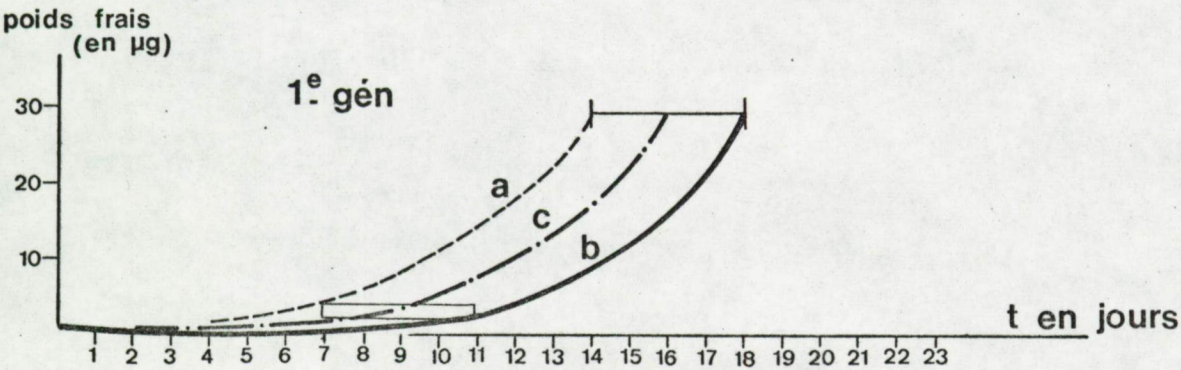
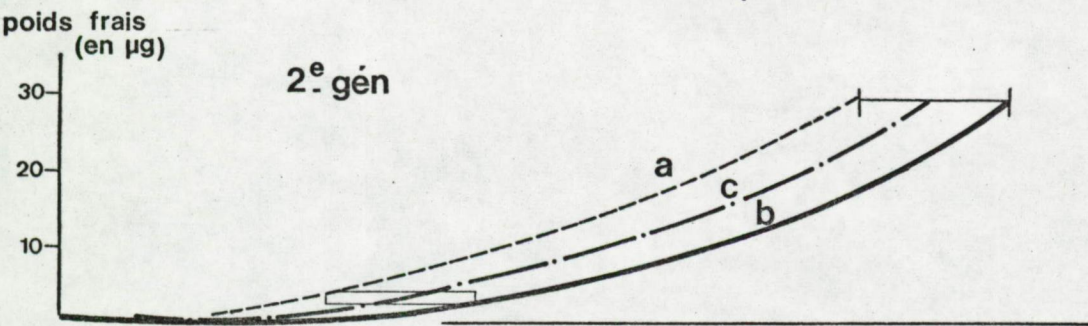
Variations saisonnières du Zooplancton:le Méroplancton



Eurytemora affinis
courbe de croissance

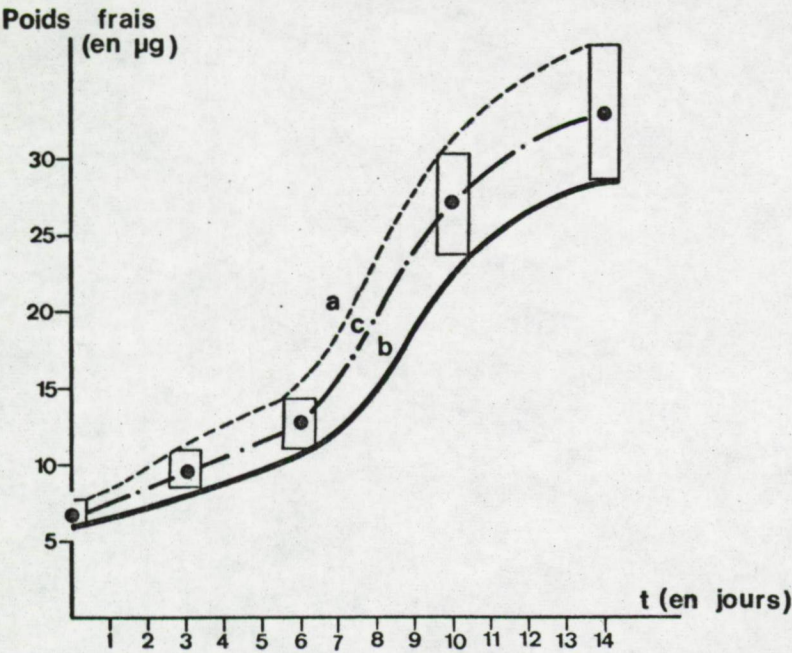


Acartia bifilosa
courbes de croissance



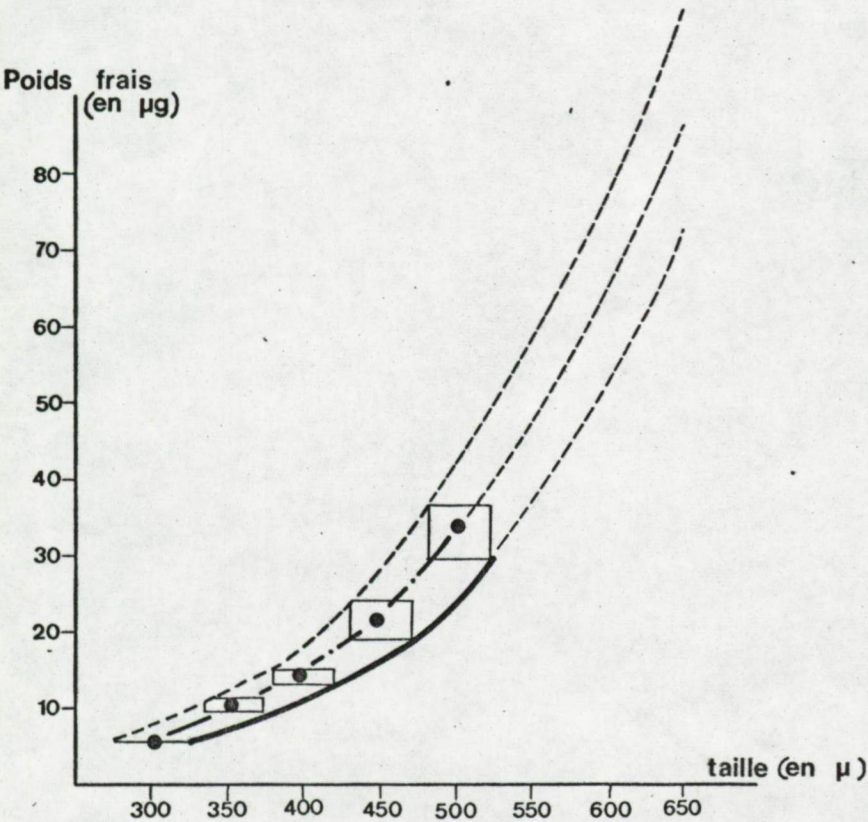
Larves de *Polydora ciliata*

courbe de croissance de la larve pélagique

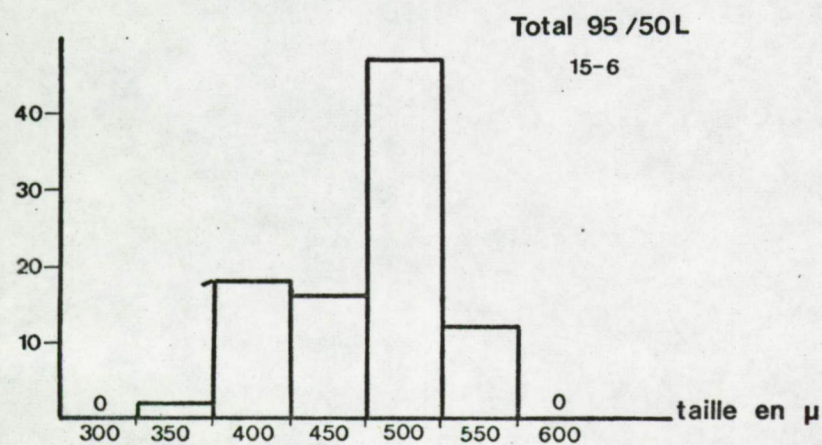
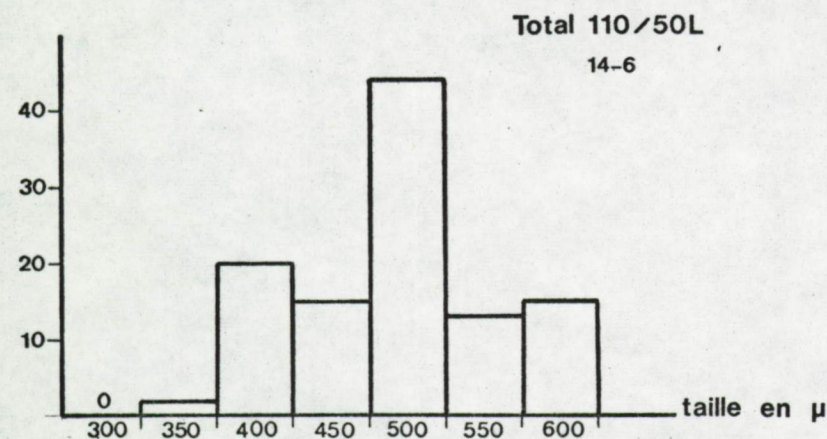
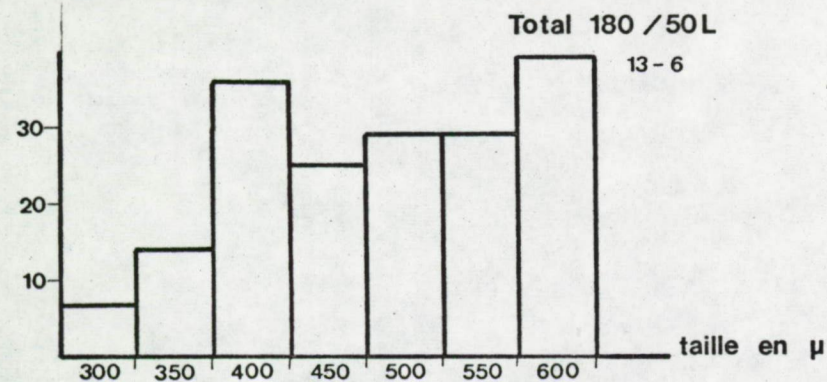
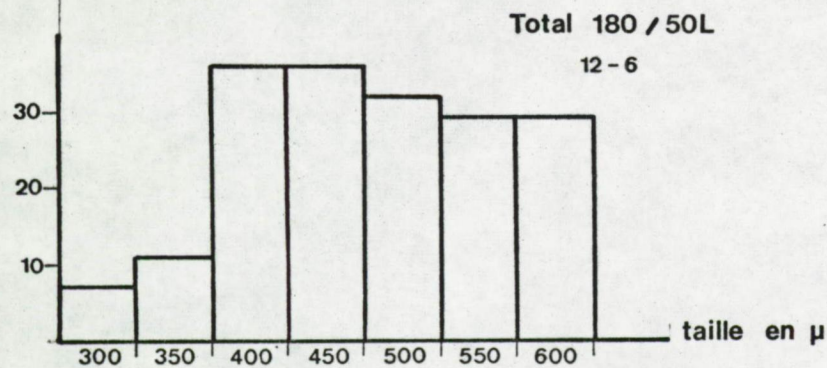
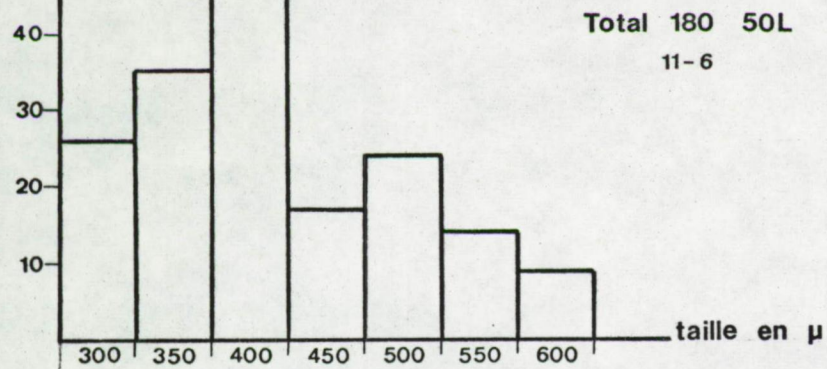


Larves de *Crepidula fornicata*

extrapolation poids / taille

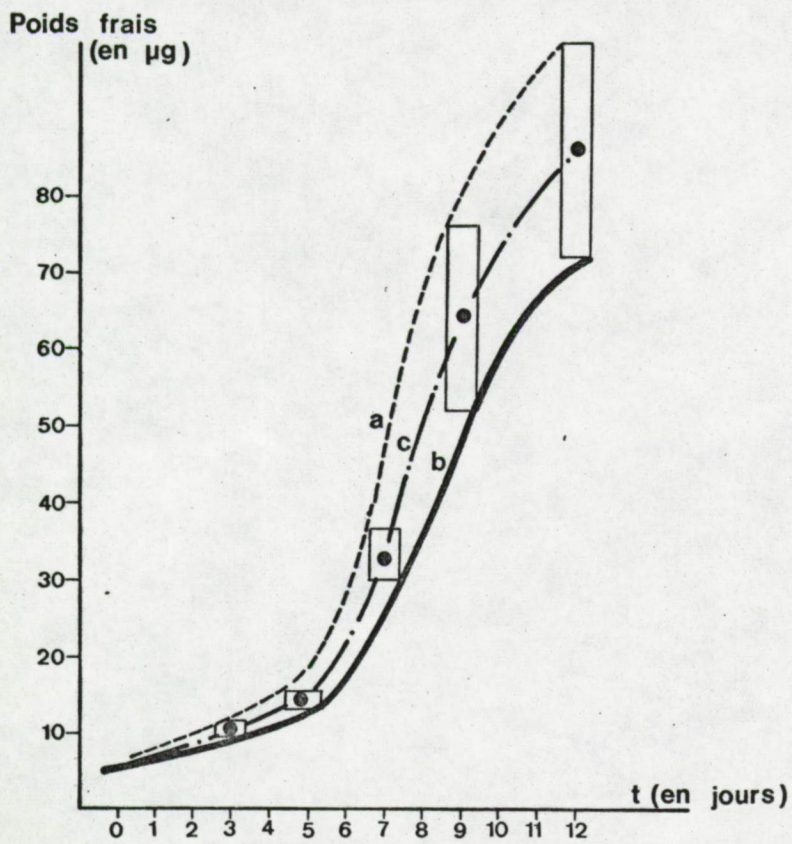


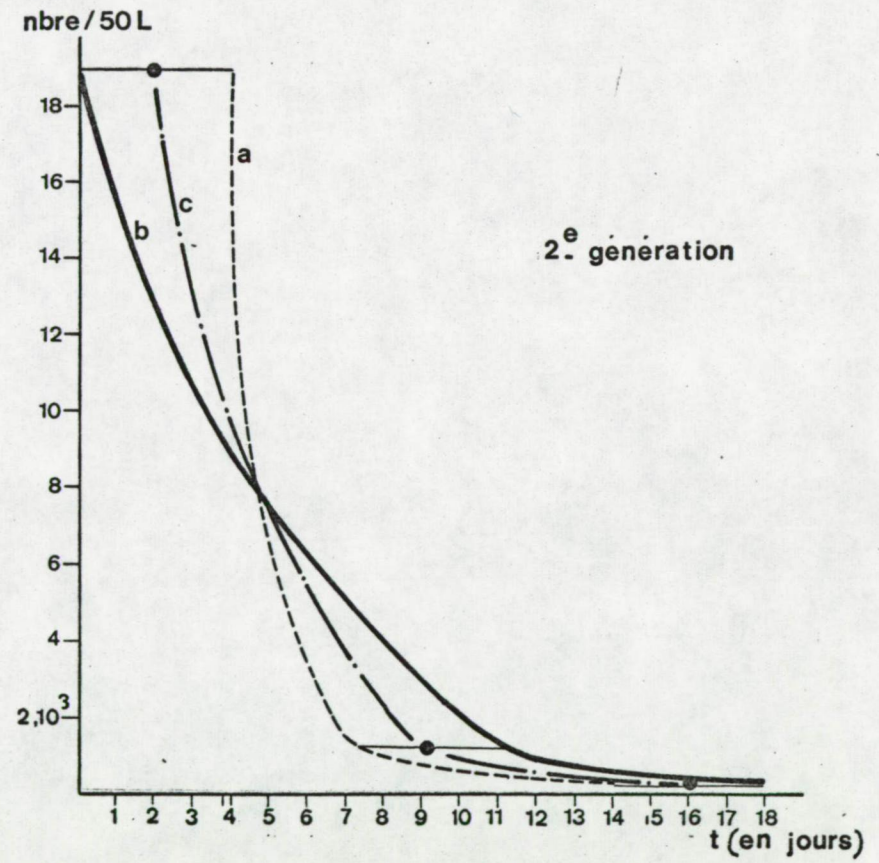
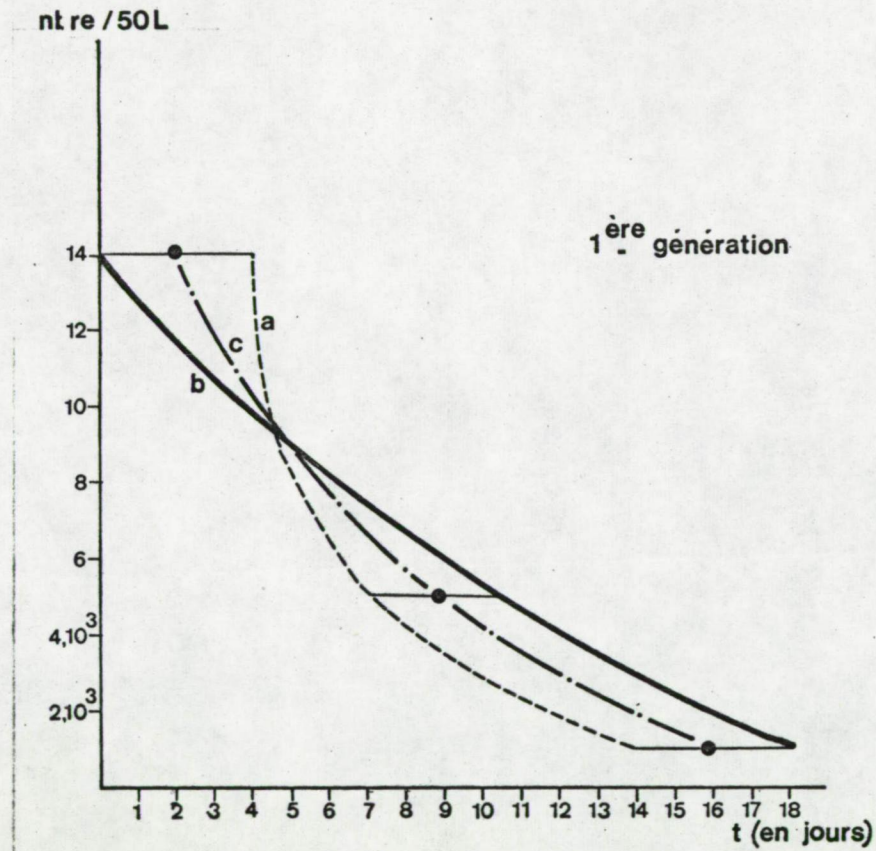
nbre / 50L



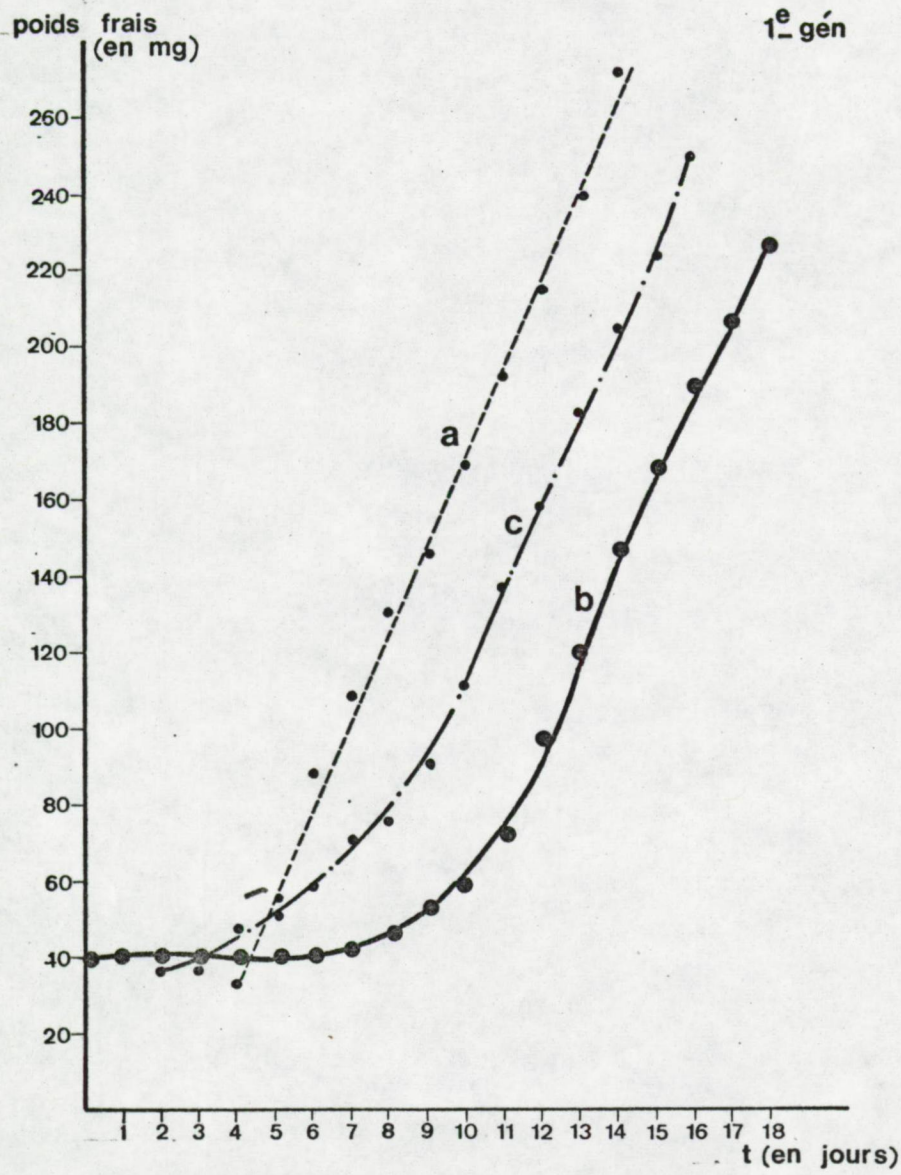
Larves de *Crepidula fornicata*

courbe de croissance de la larve pélagique

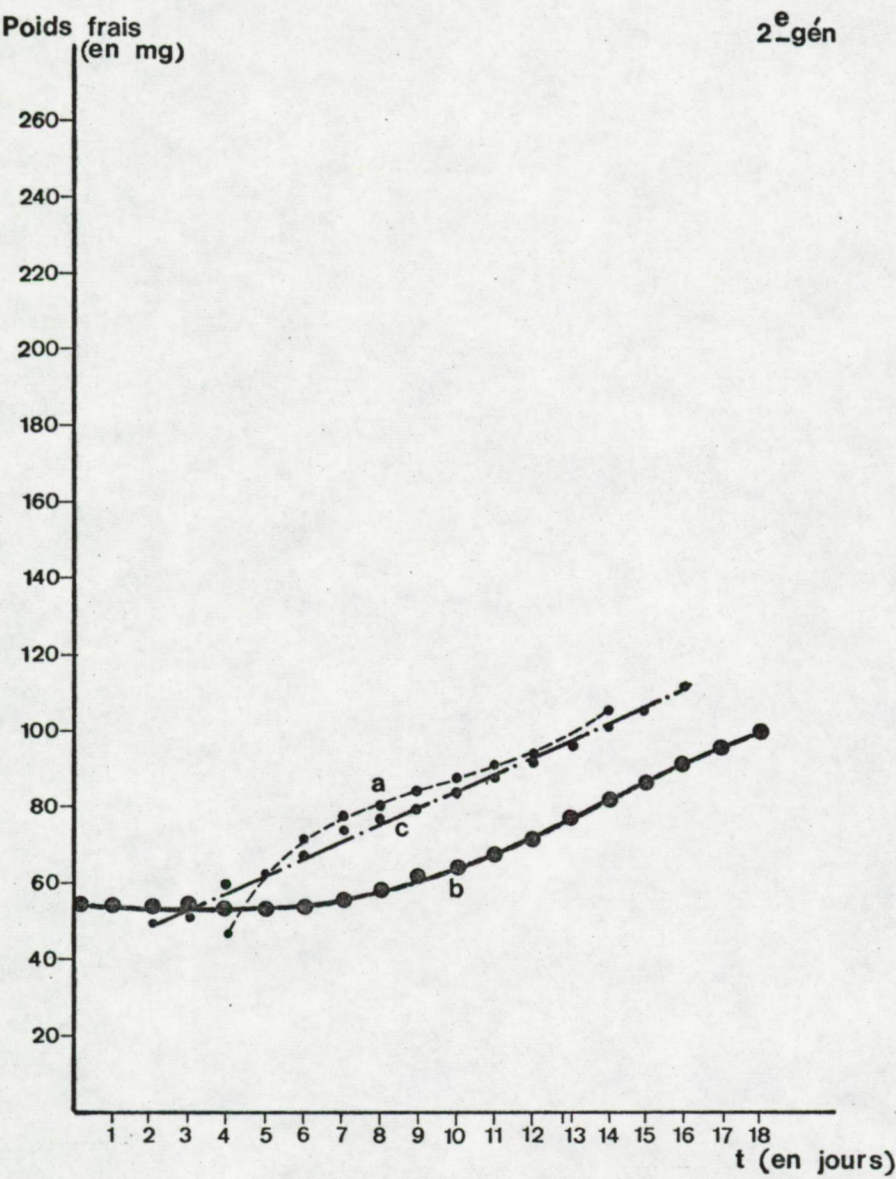


Densité *Eurytemora affinis*

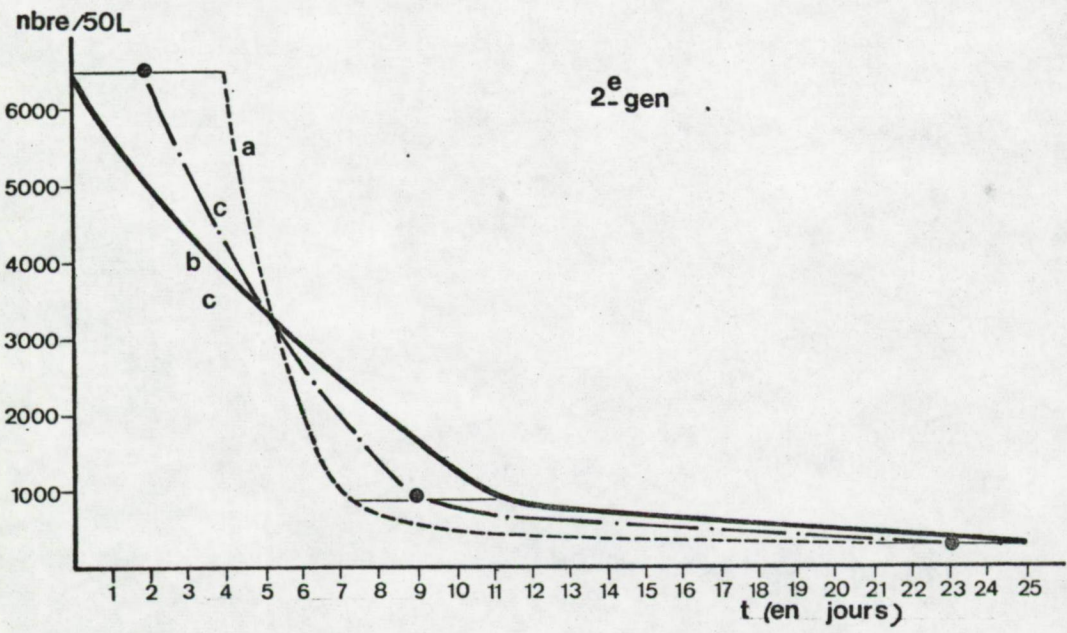
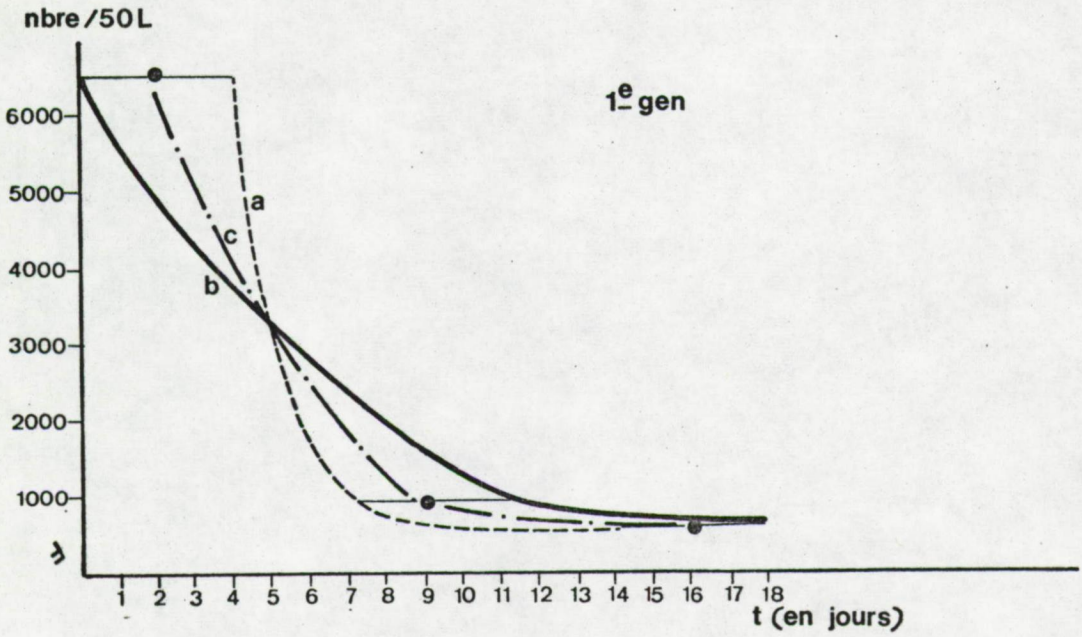
Croissance des populations
d'Eurytemora affinis



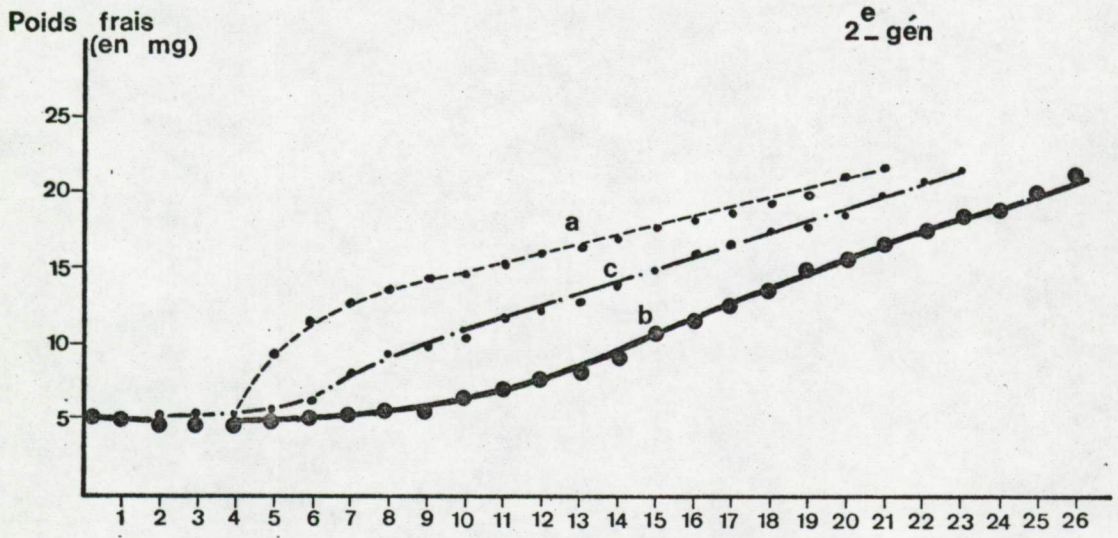
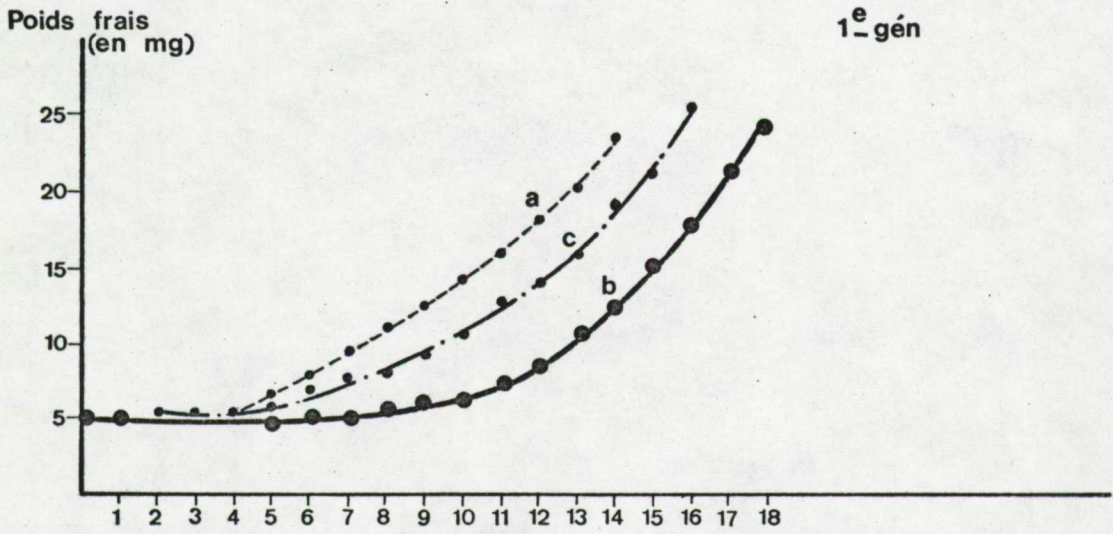
Croissance des populations
d'Eurytemora affinis



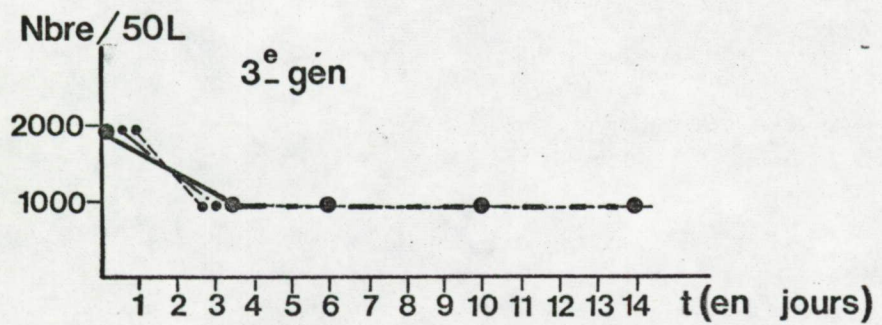
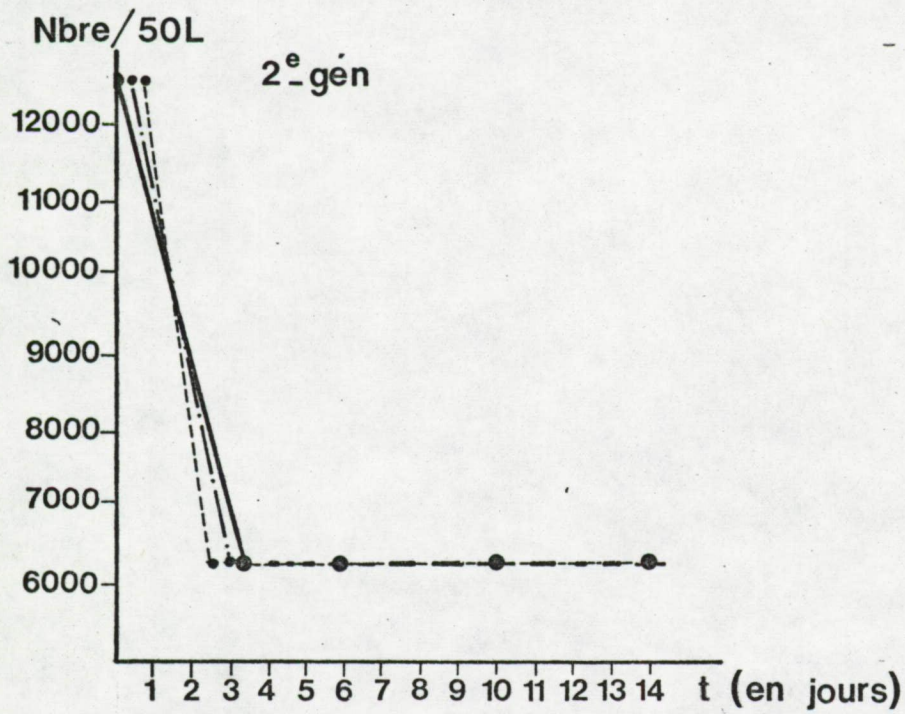
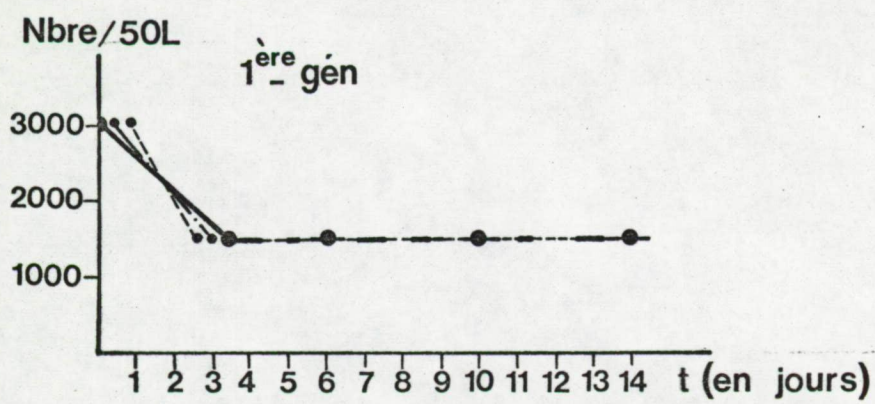
Densité *Acartia bifilosa*



croissance des populations d'*Acartia bifilosa*



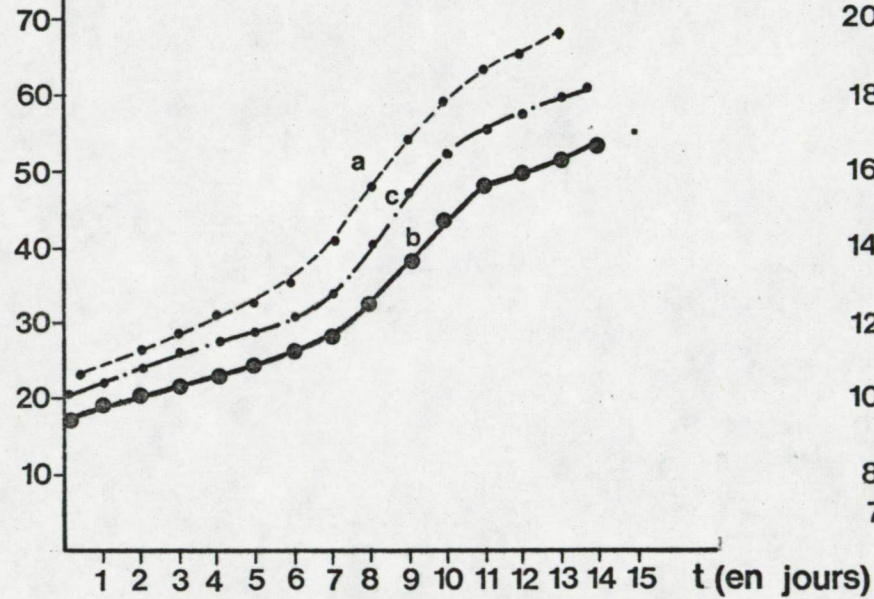
Densité larves Polydora ciliata



Croissance des populations de larves de *Polydora ciliata*

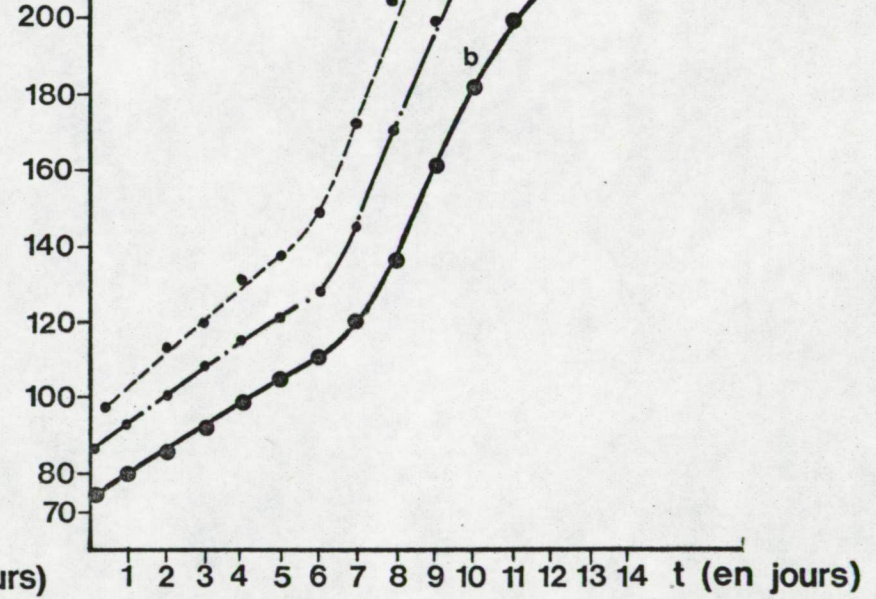
Poids frais
(en mg/50L)

1^{ère} gén

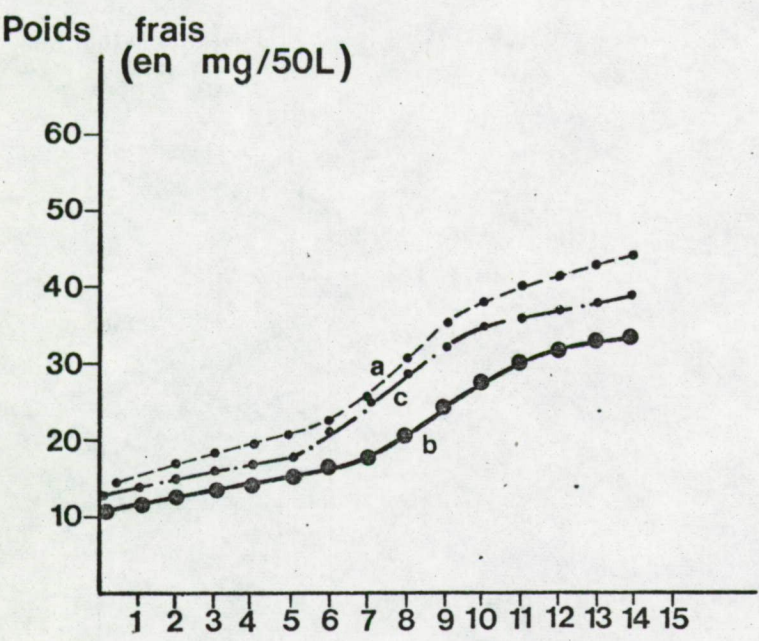


Poids frais
(en mg/50L)

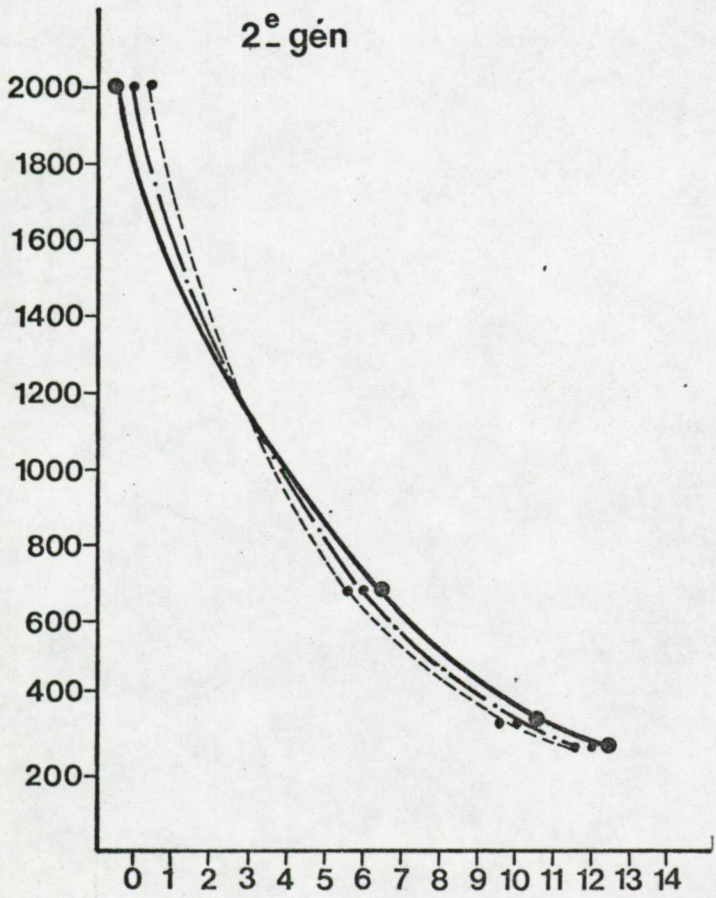
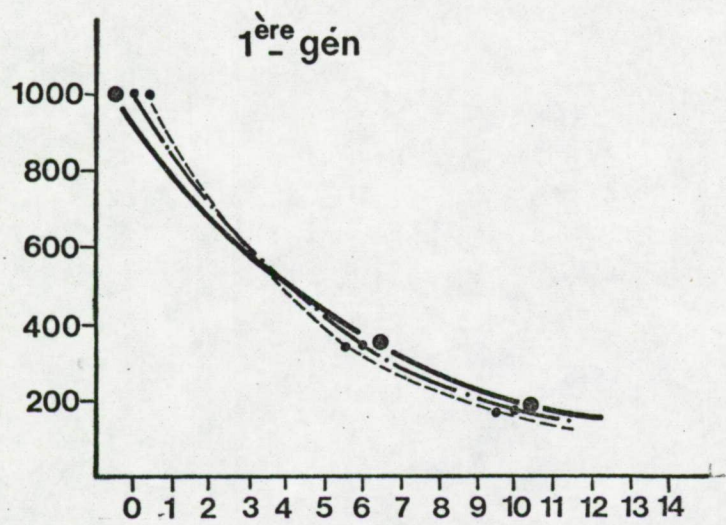
2^e gén



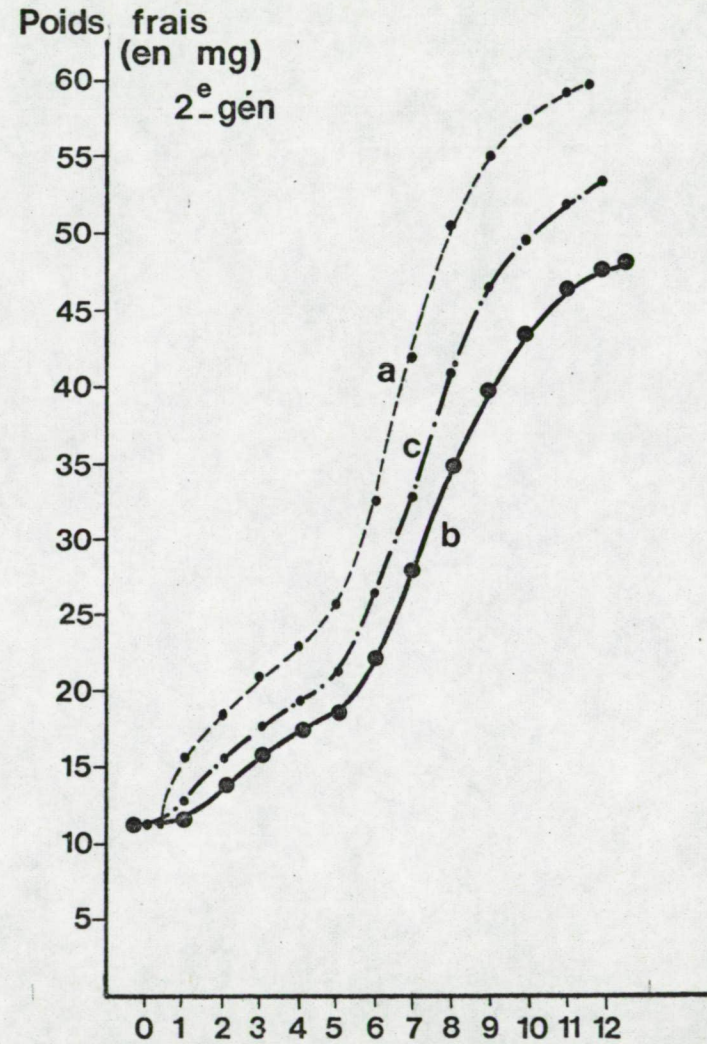
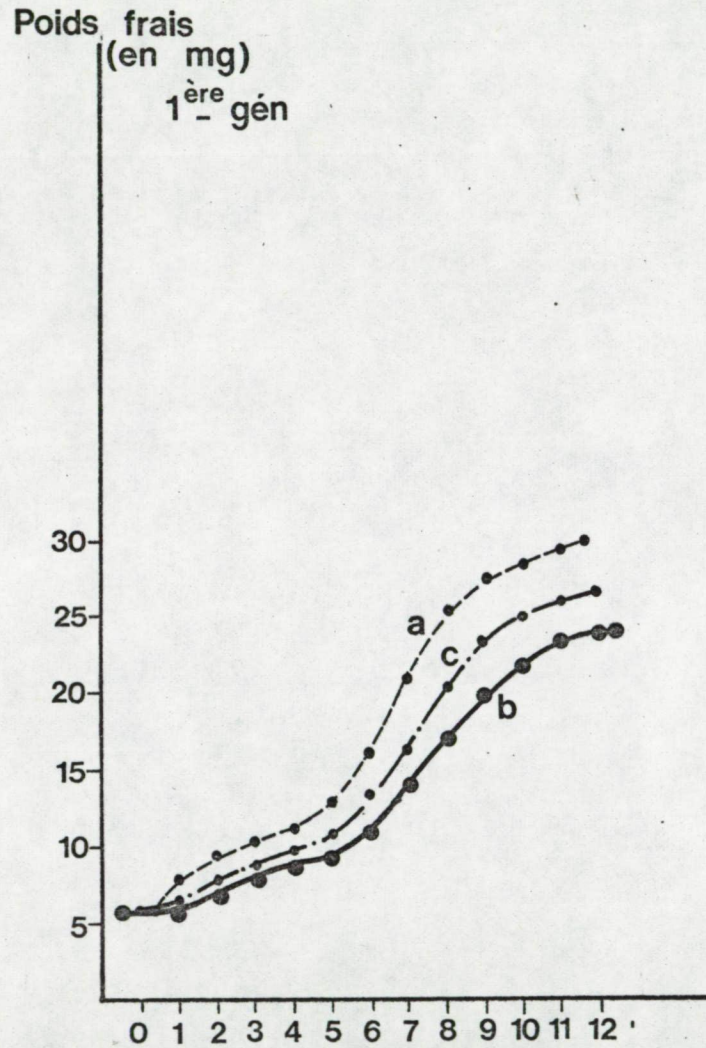
Croissance des populations de larves
de *Polydora ciliata*



Densité larves *Crepidula fornicata*



Croissance des populations de larves de *Crepidula fornicata*

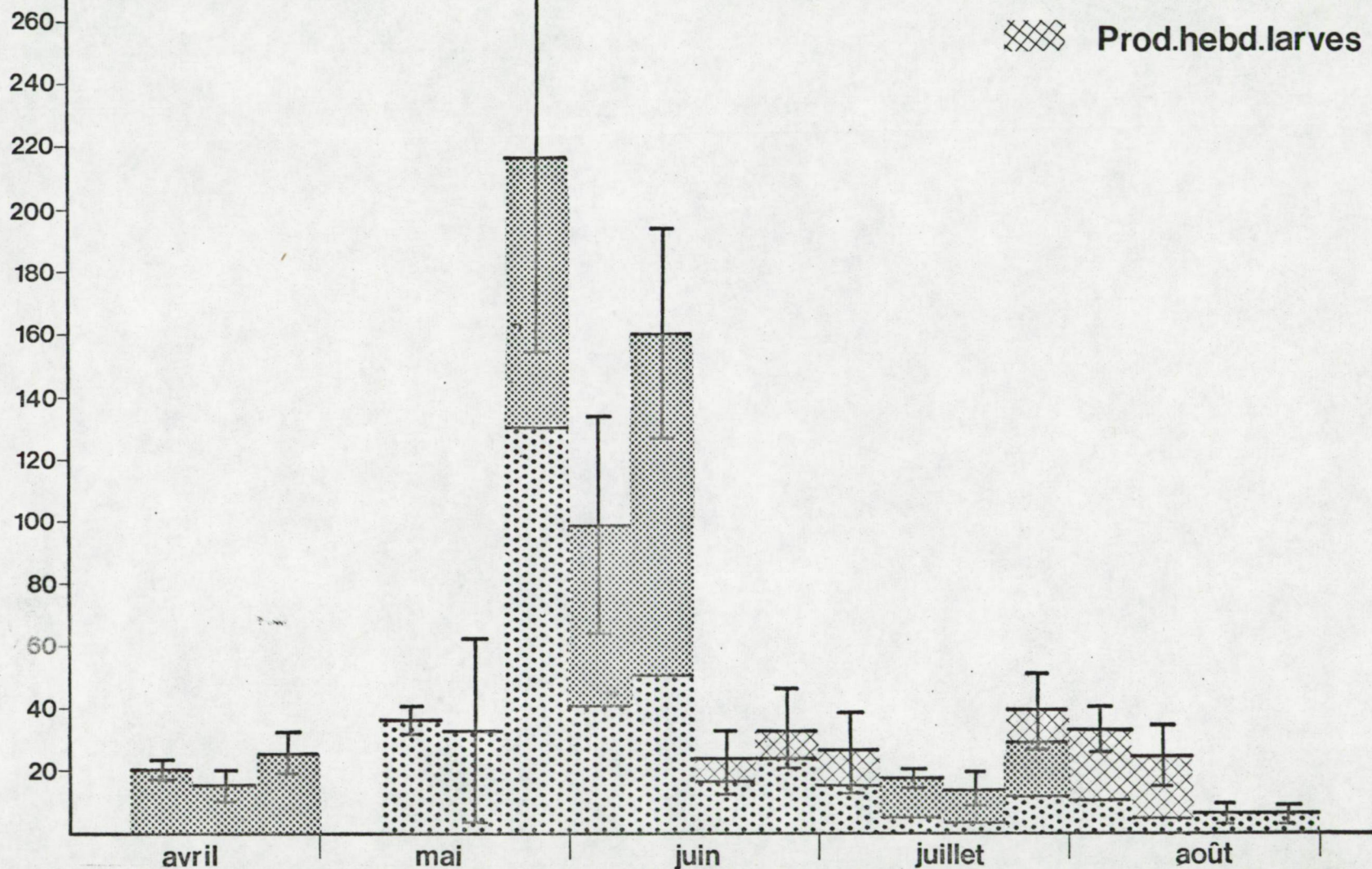


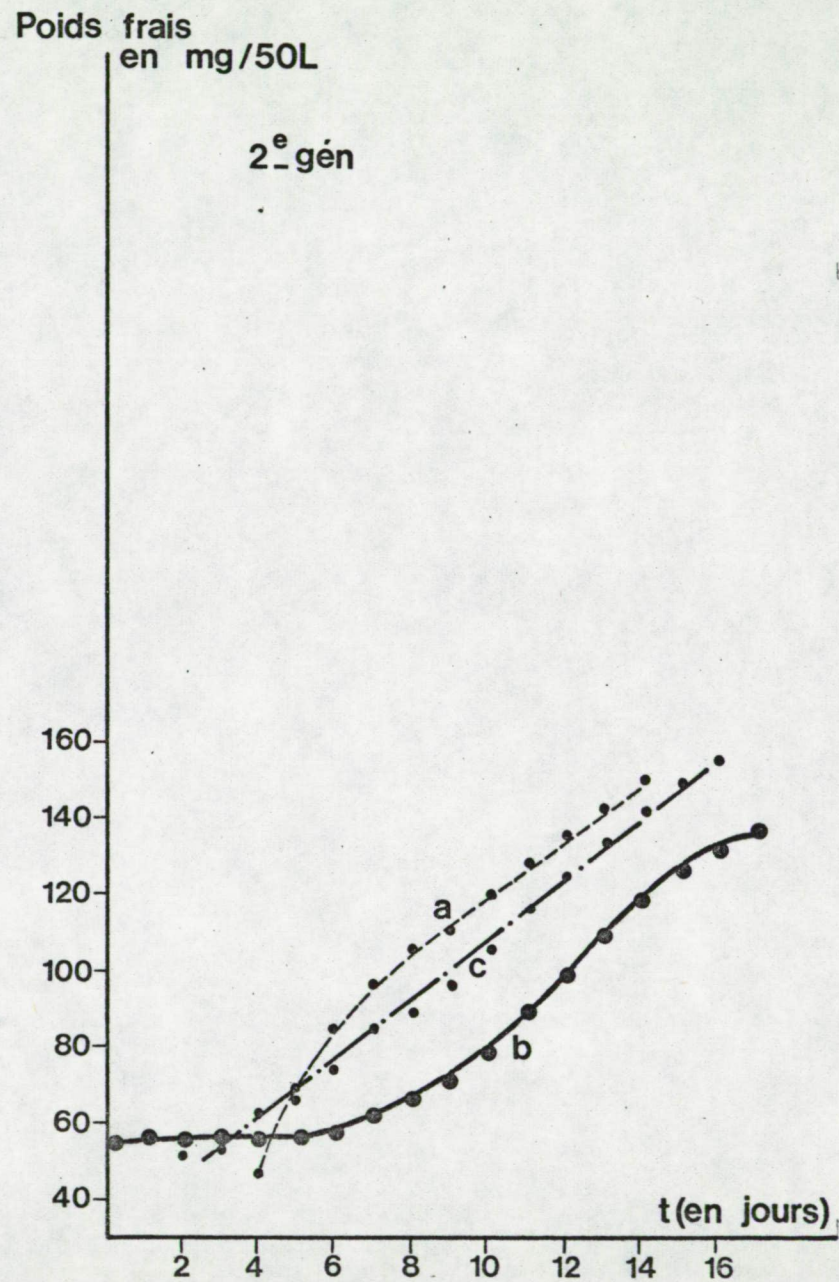
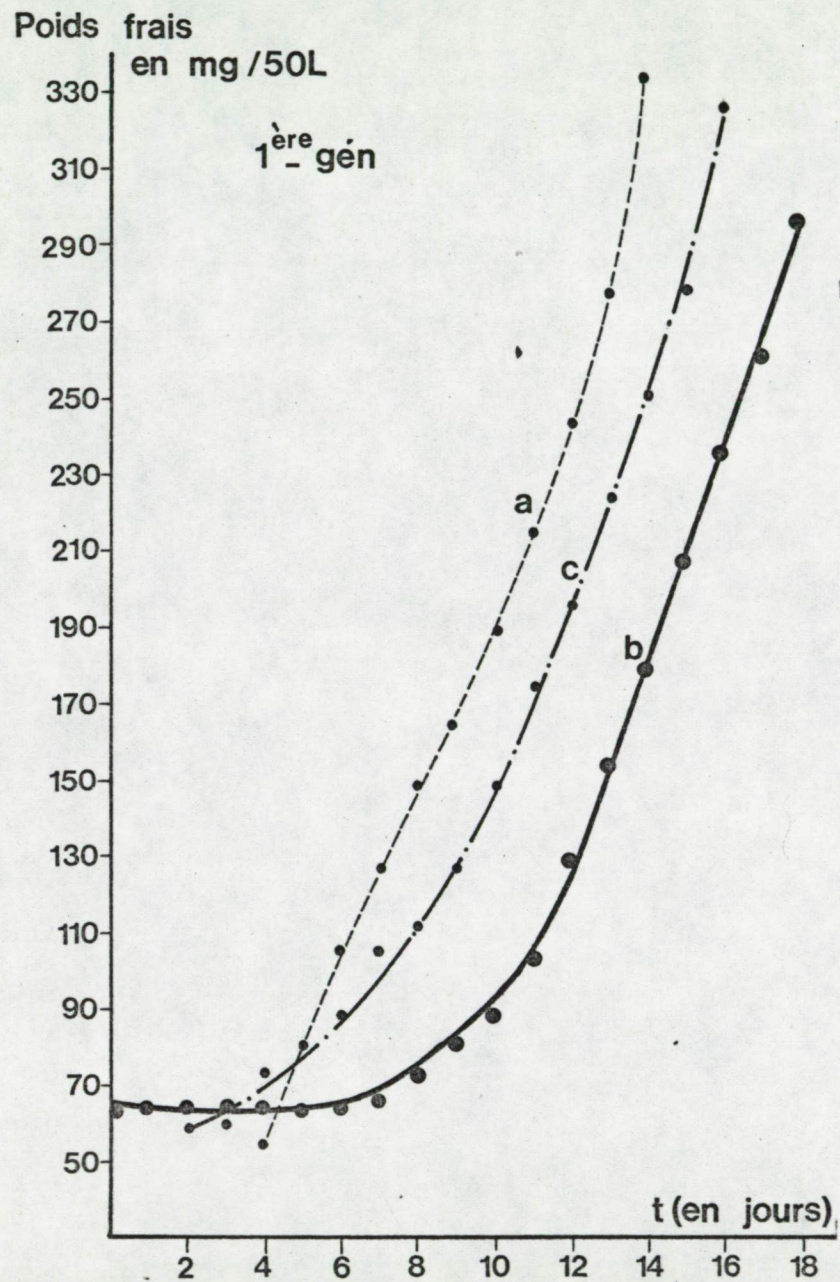
Production du Zooplanton:schema

(en mg de poids frais/semaine)

Production en poids frais
mg/50L/semaine

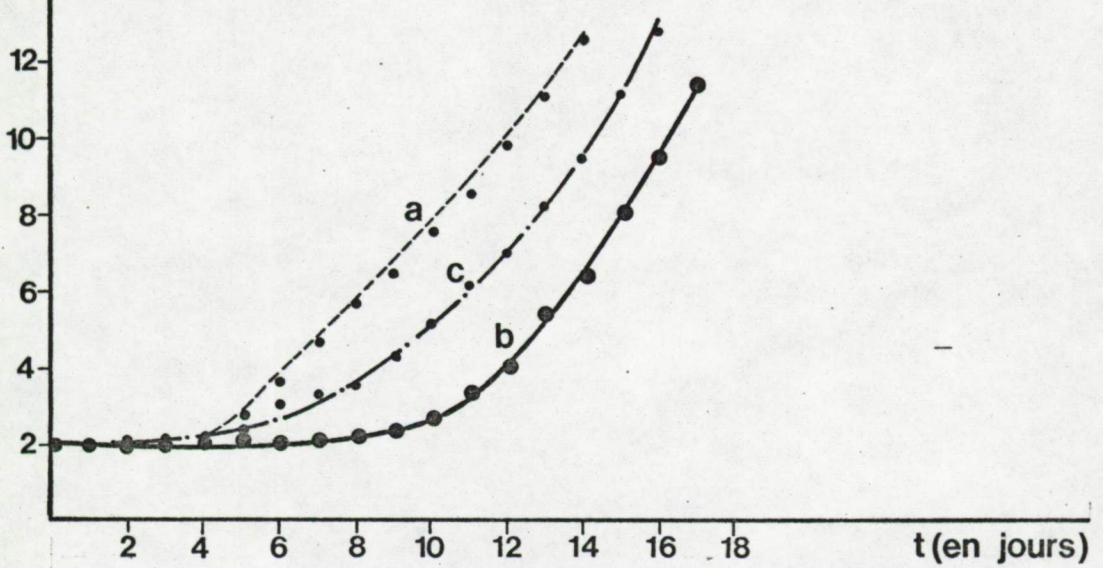
- Prod.hebd.larves *P.ciliata*
- Prod.hebd.Copepoda
- Prod.hebd.larves *C.fornicata*



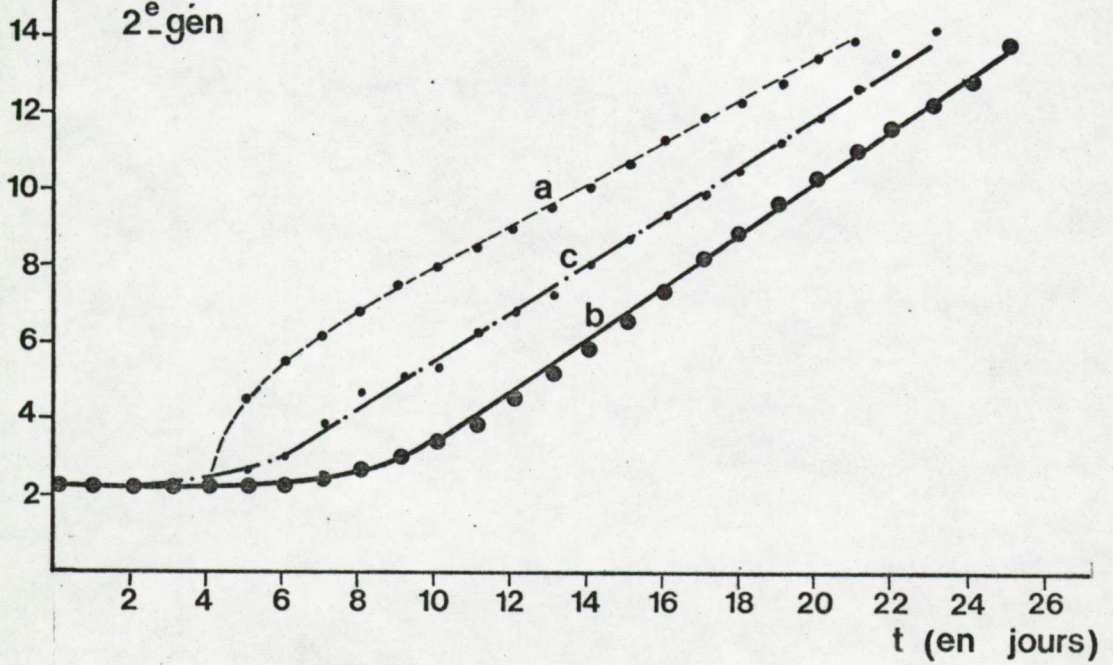


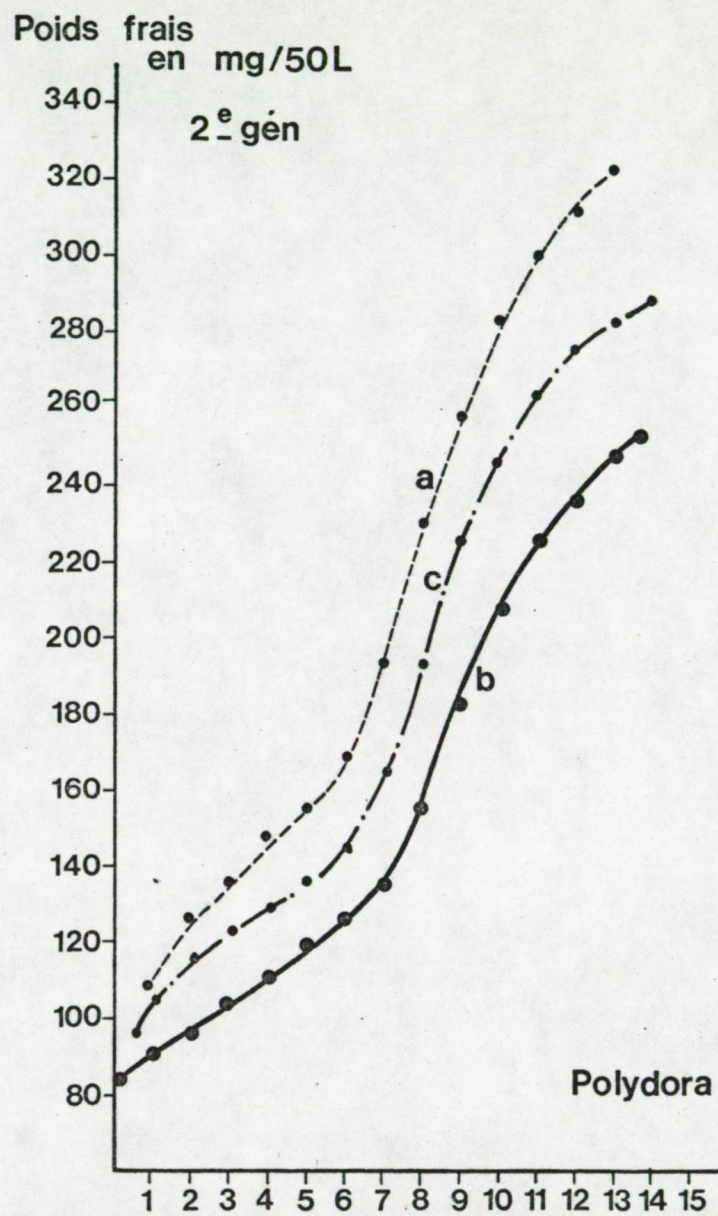
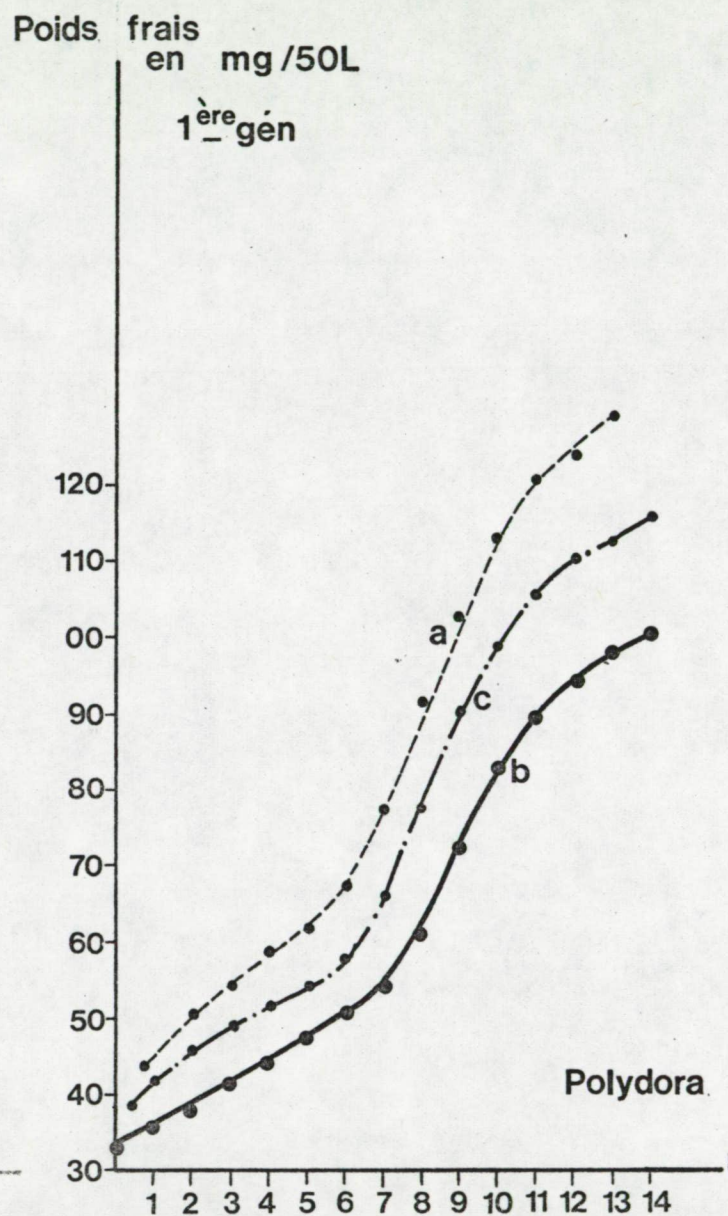
Croissance des populations d'*Acartia bifilosa* en 1971

Poids frais
en mg/50L
1^{ère} gén

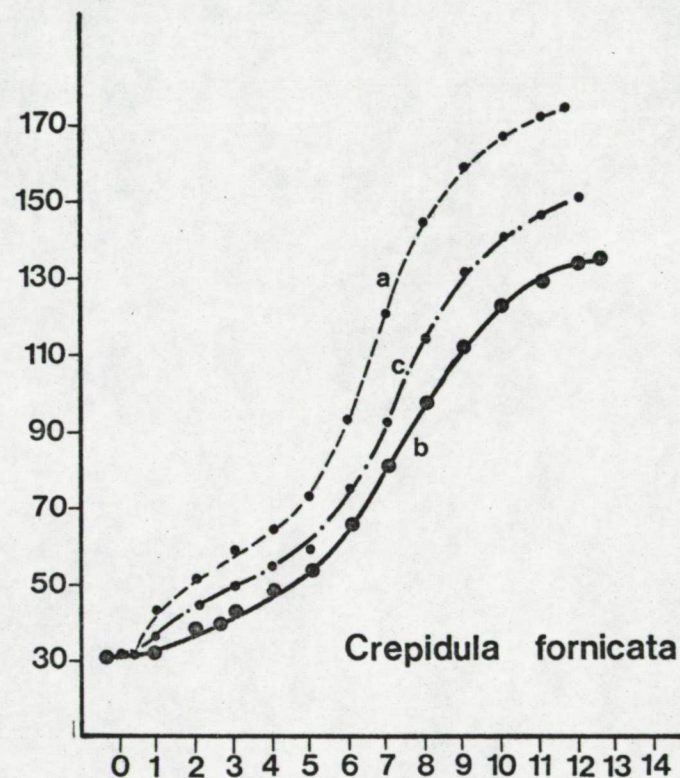
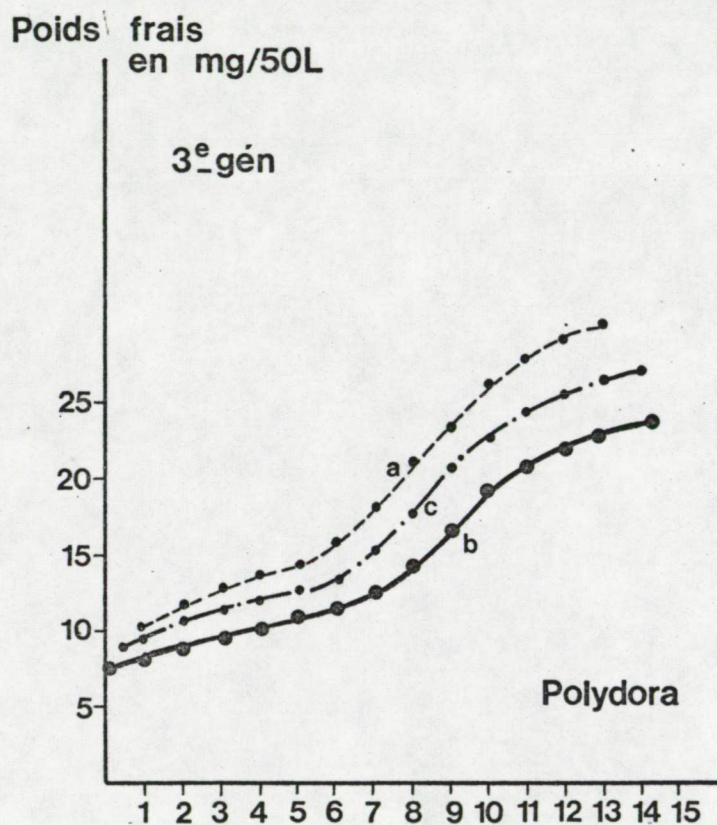


Poids frais
en mg/50L
2^e gén

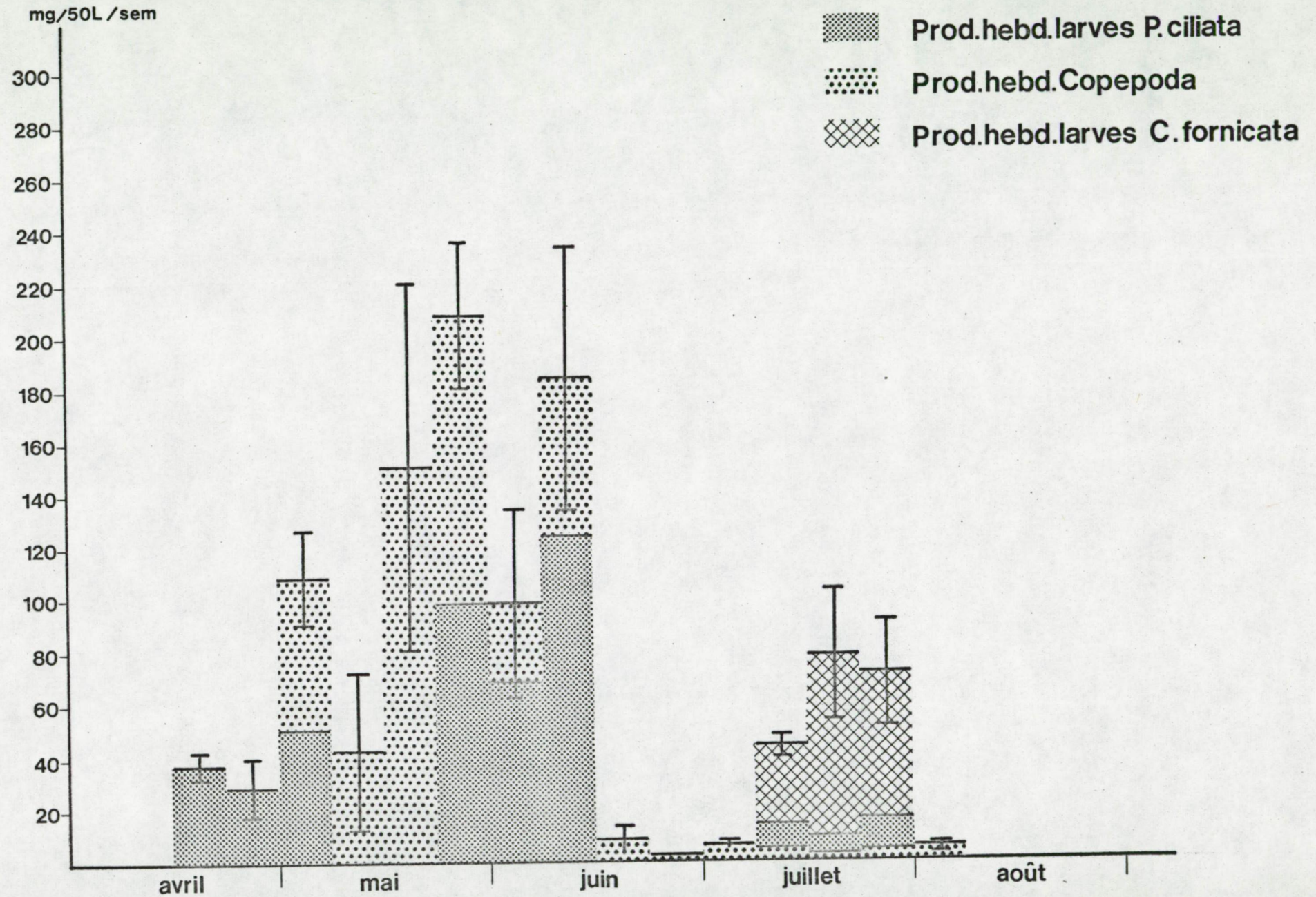


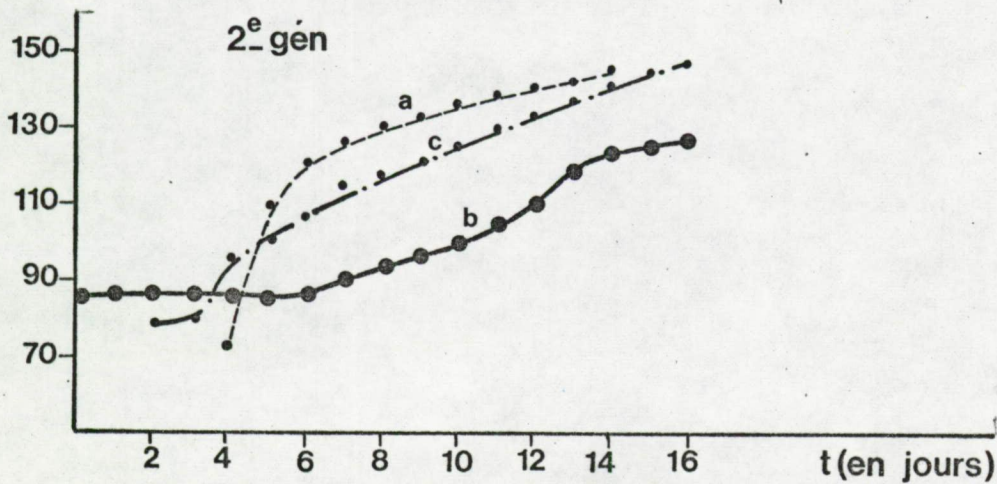
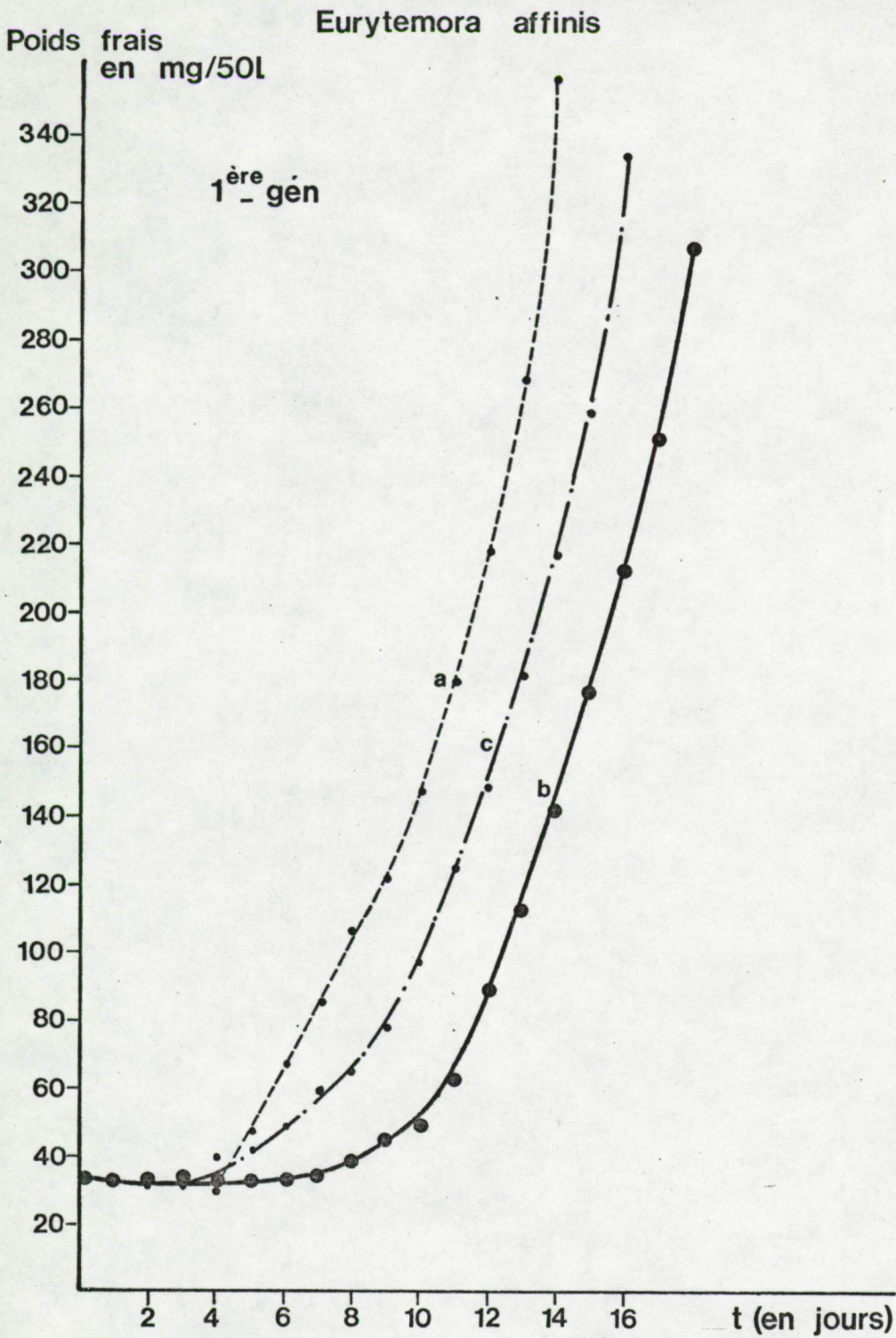


Croissance des Populations de larves de Polydora ciliata et Crepidula en 1971



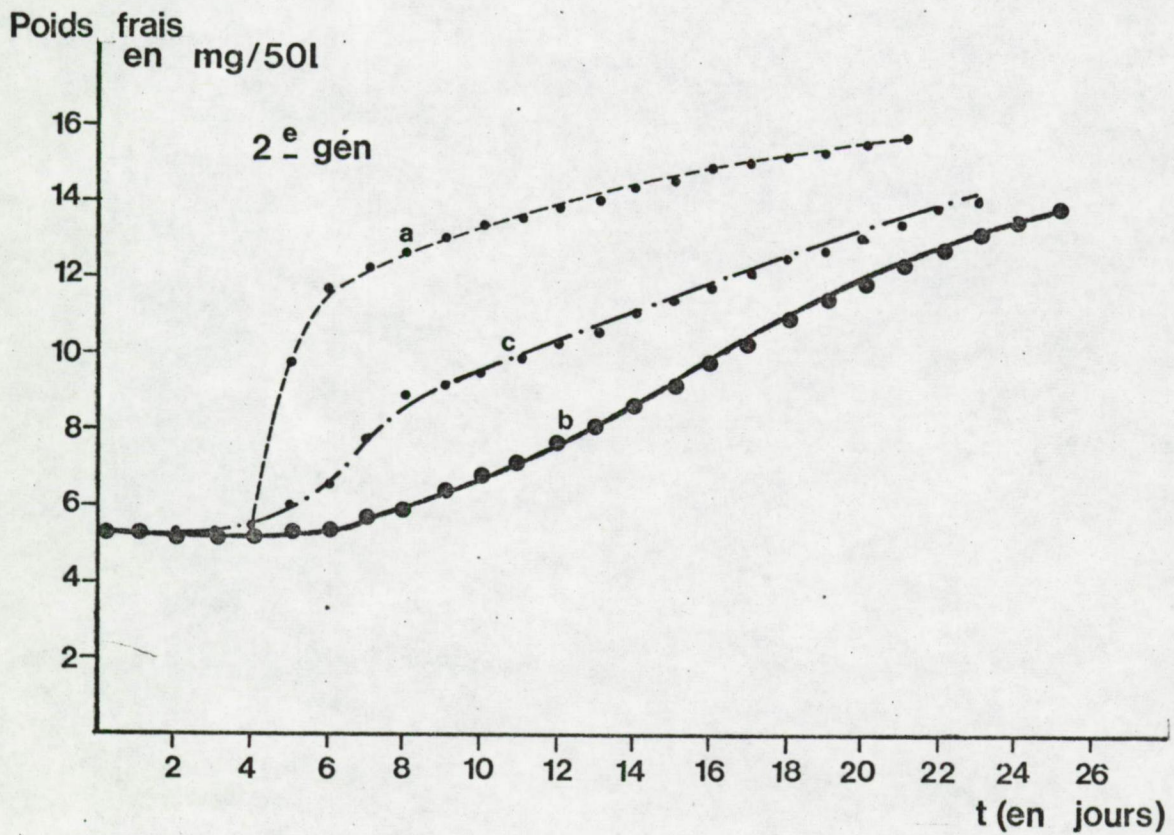
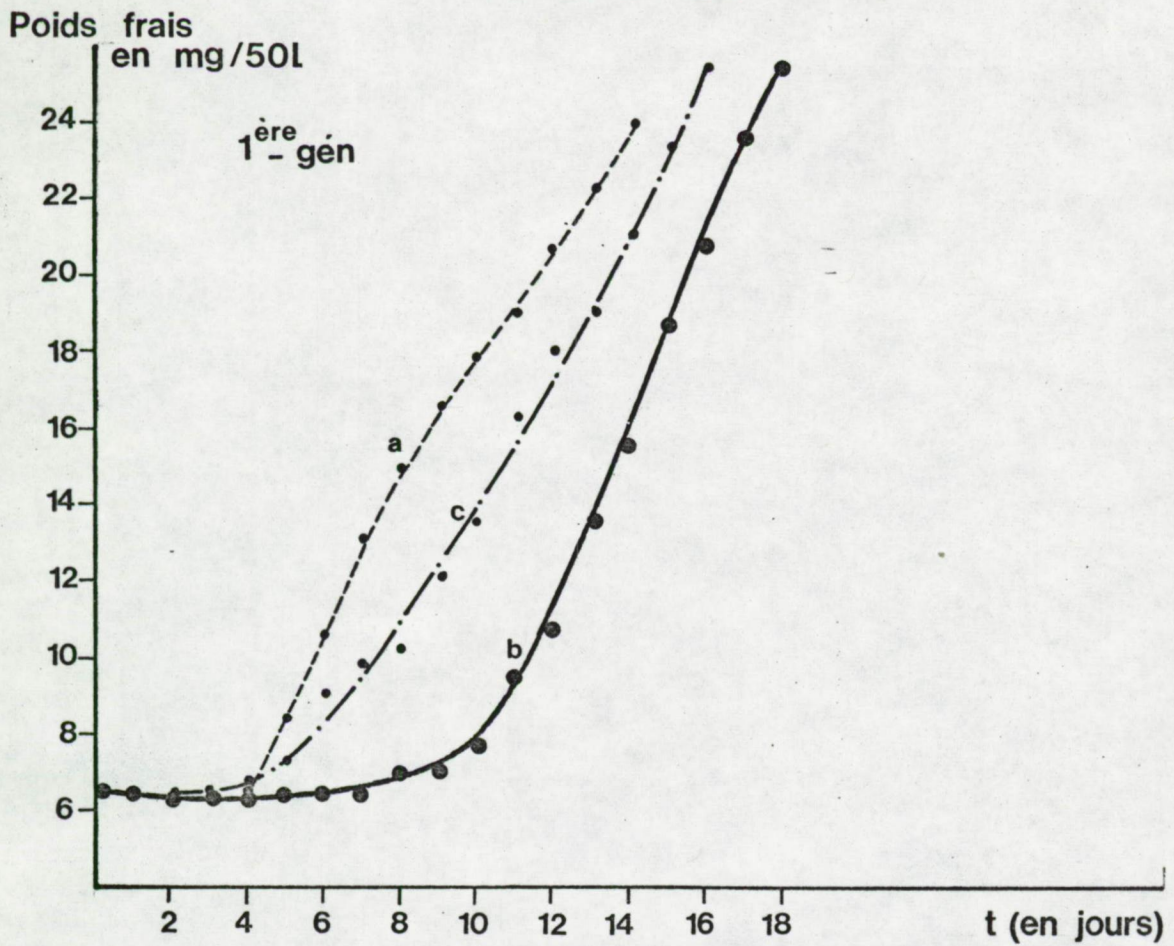
Production hebdomadaire du Zooplancton en 1971



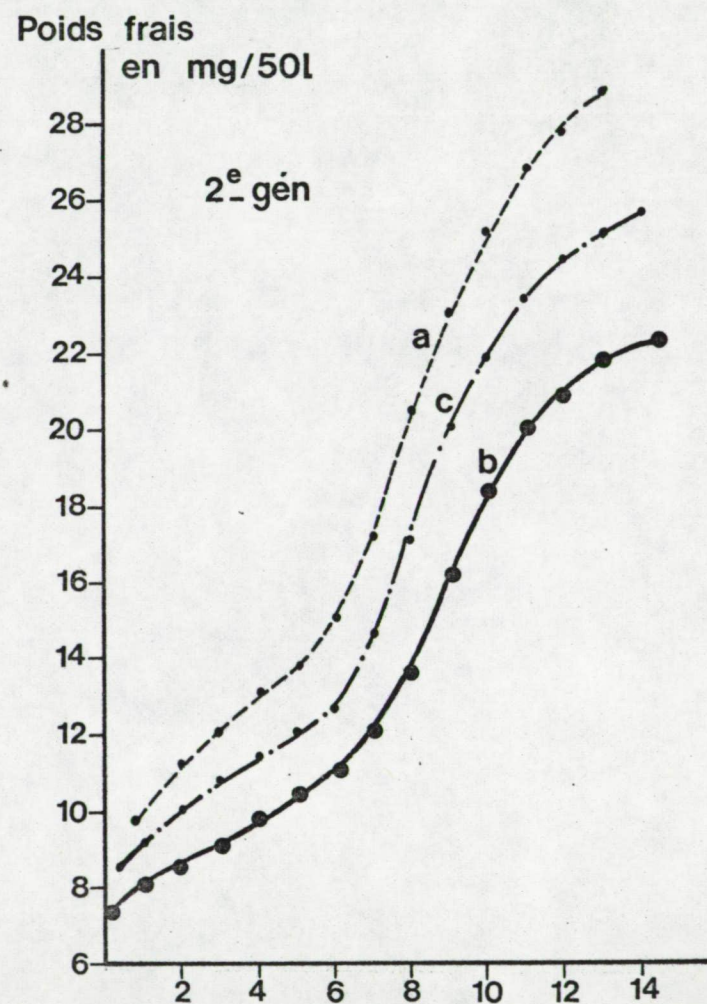
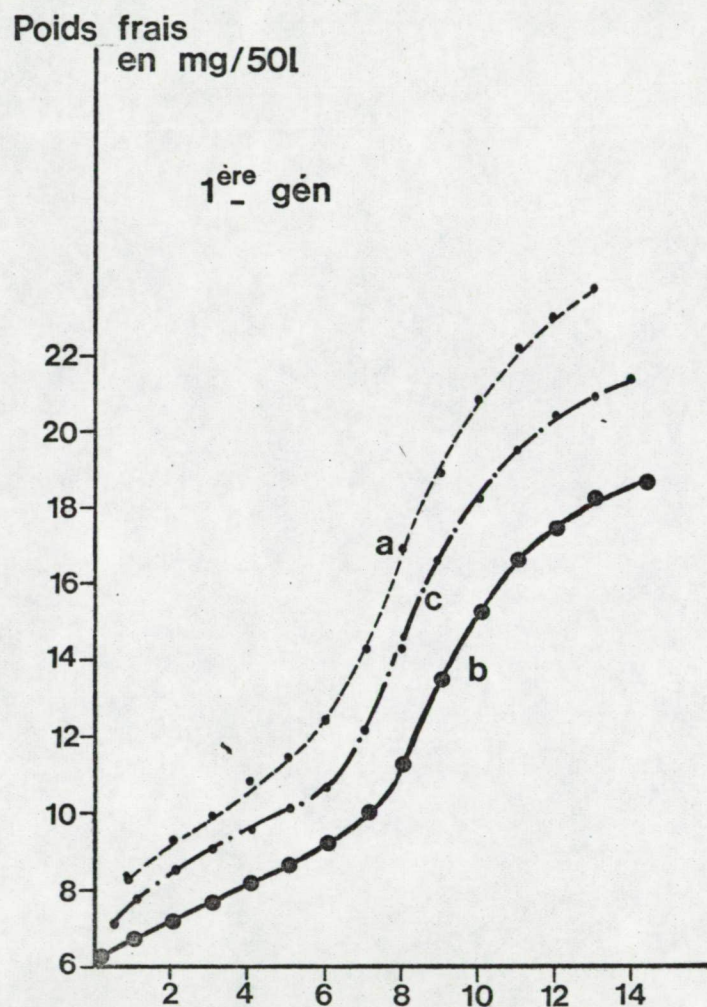


Croissance des populations zooplanctoniques en 1972

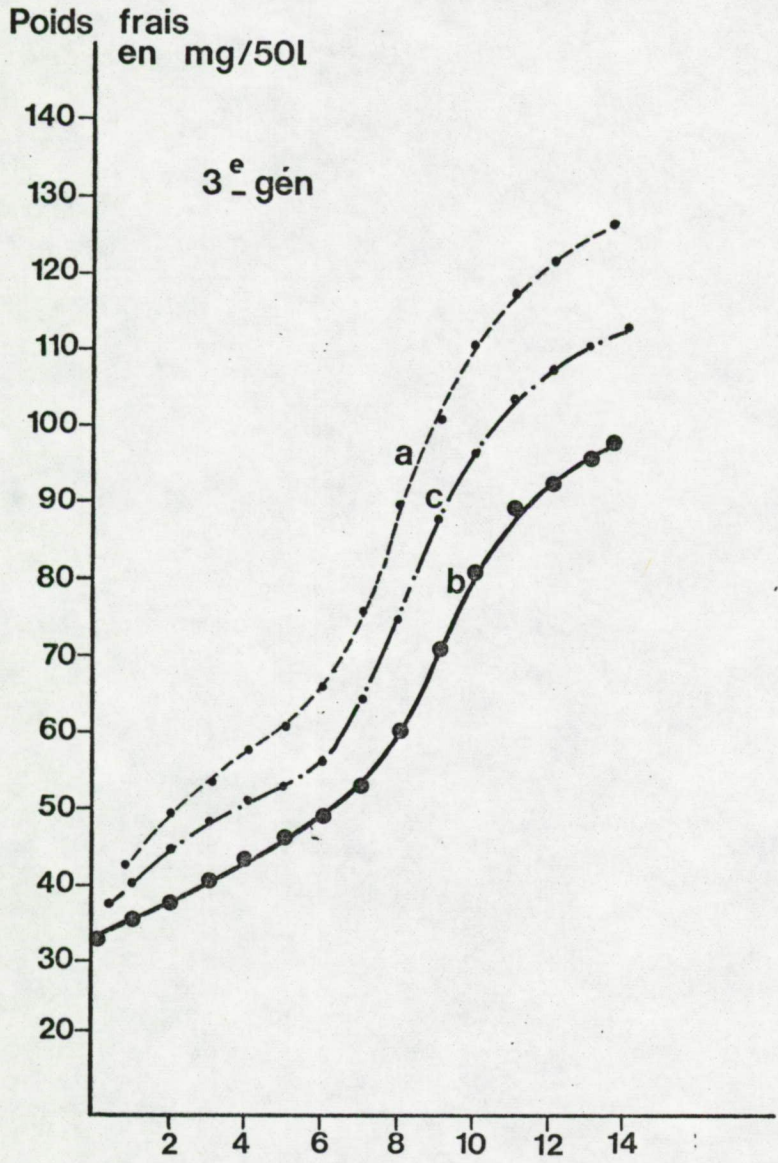
Acartia bifilosa



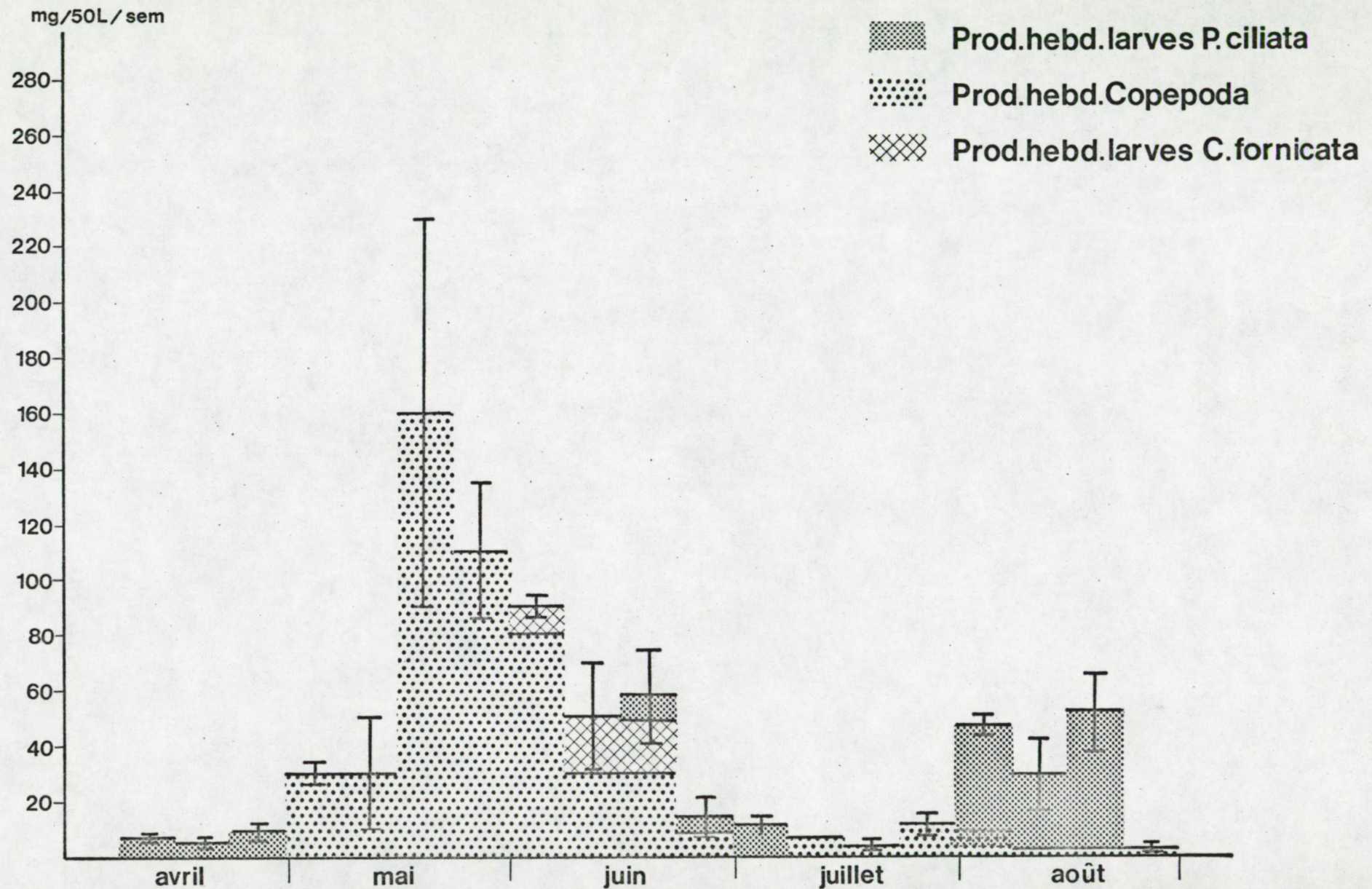
Croissance des populations de larves de *Polydora ciliata* en 1972



Croissance des populations de larves de
Polydora ciliata en 1972



Production hebdomadaire du Zooplancton en 1972



Biomasse Zooplancton 1968

mg (en poids frais/50L)

250

200

150

100

50

10

- Cop (N.Copites Adultes)
- ▨ Polydora larvae
- ⋈ Crepidula larvae
- ▧ Lamellibranchia

M

A

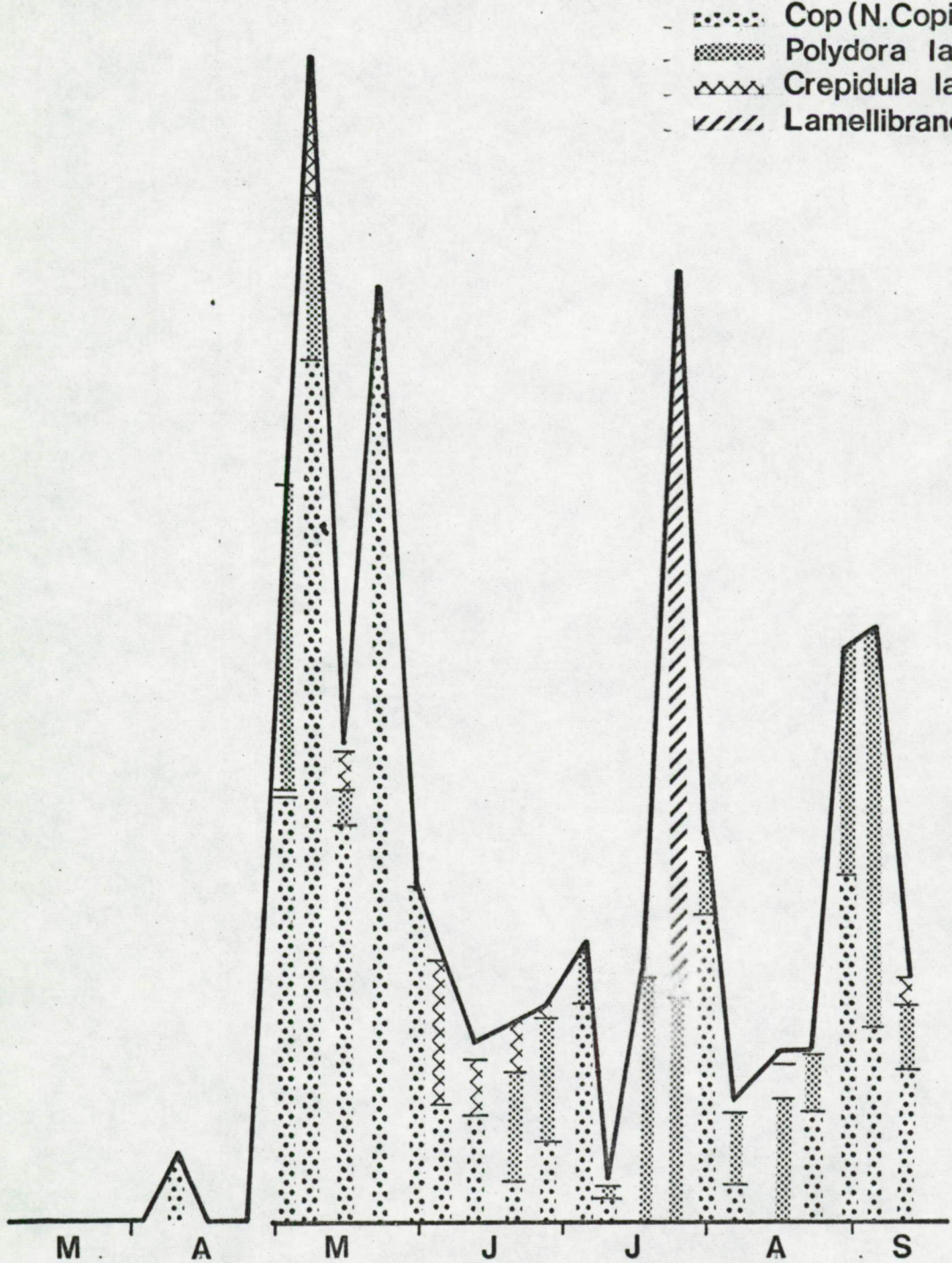
M

J

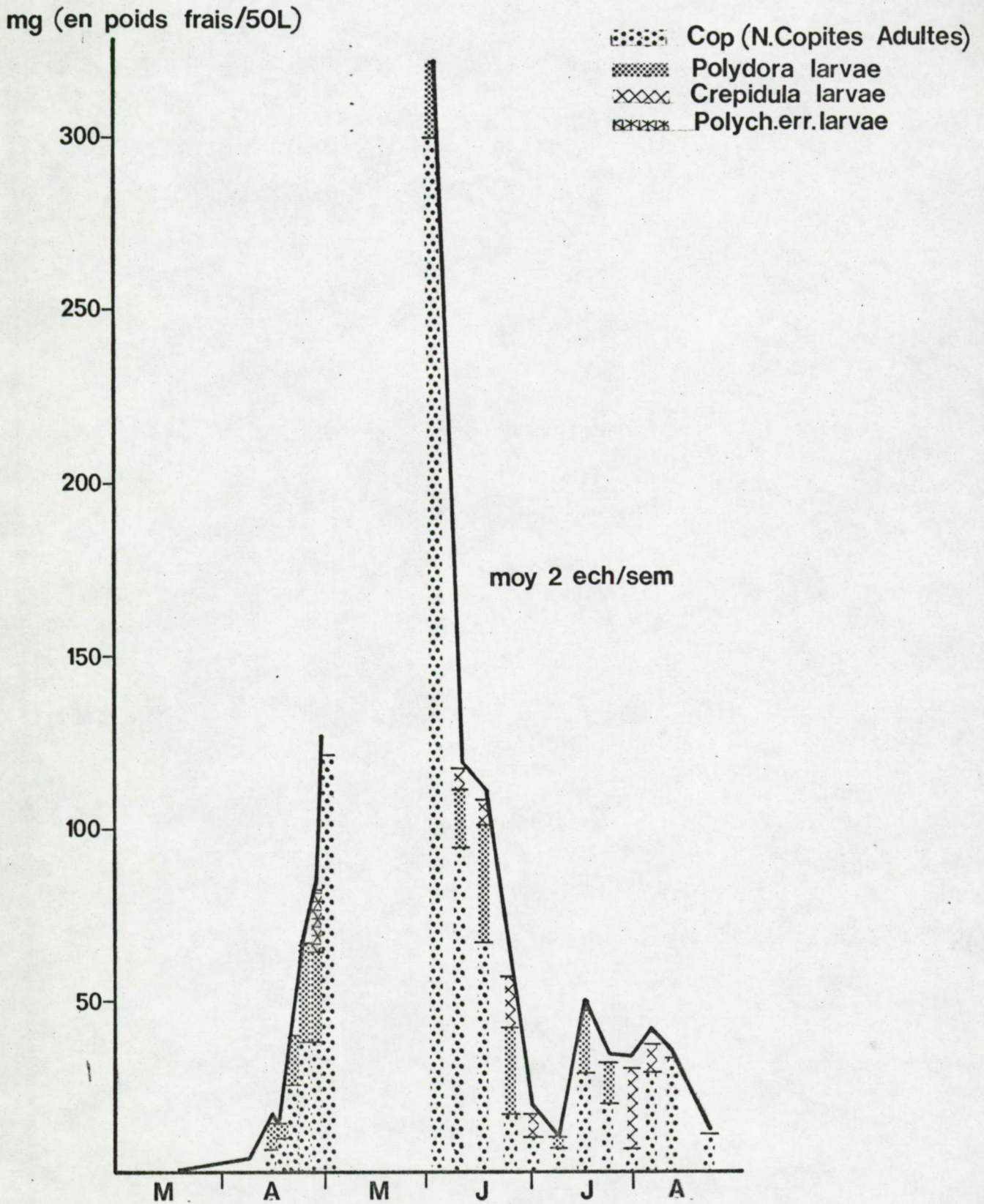
J

A

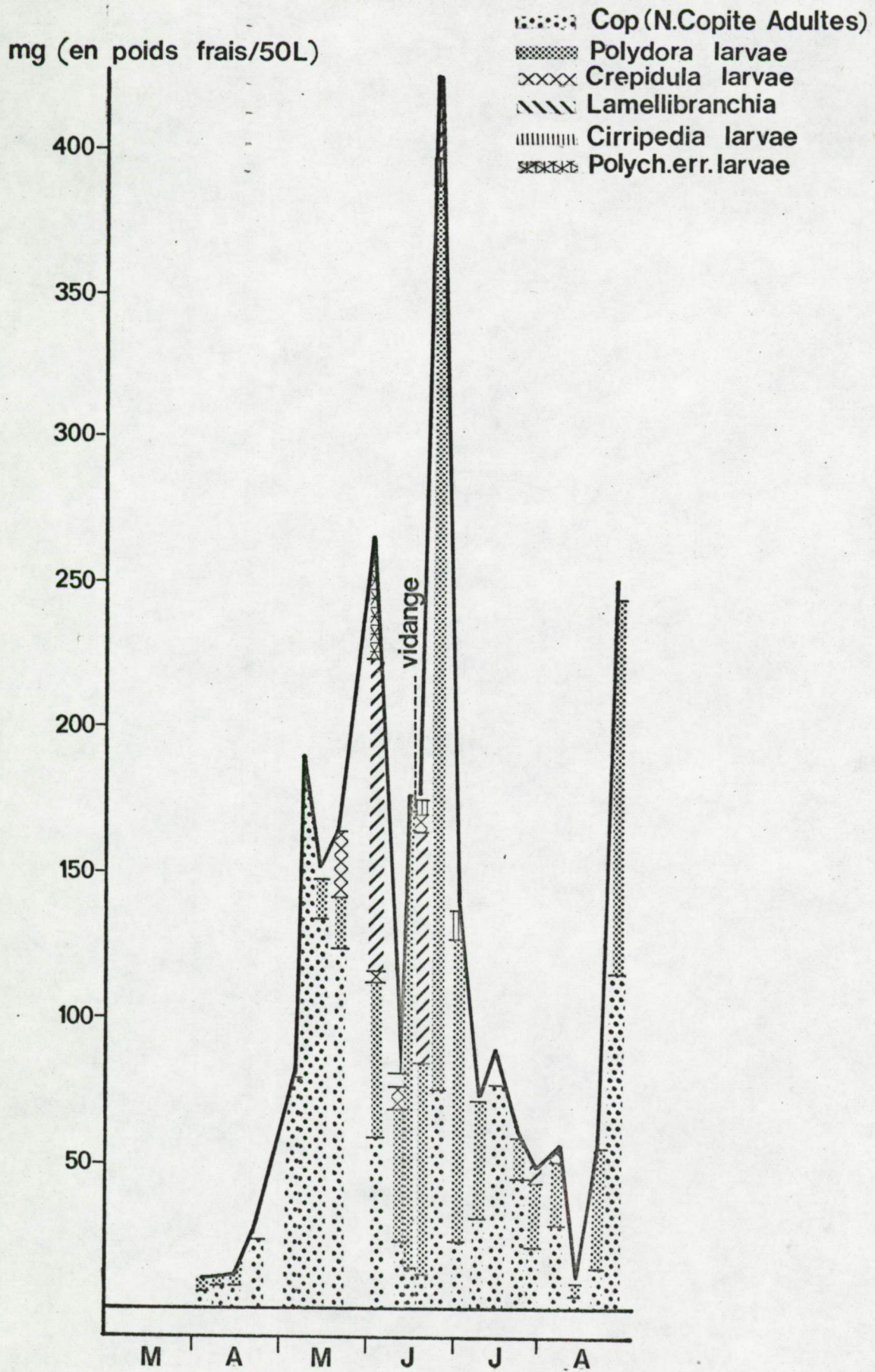
S



Biomasse Zooplancton 1969

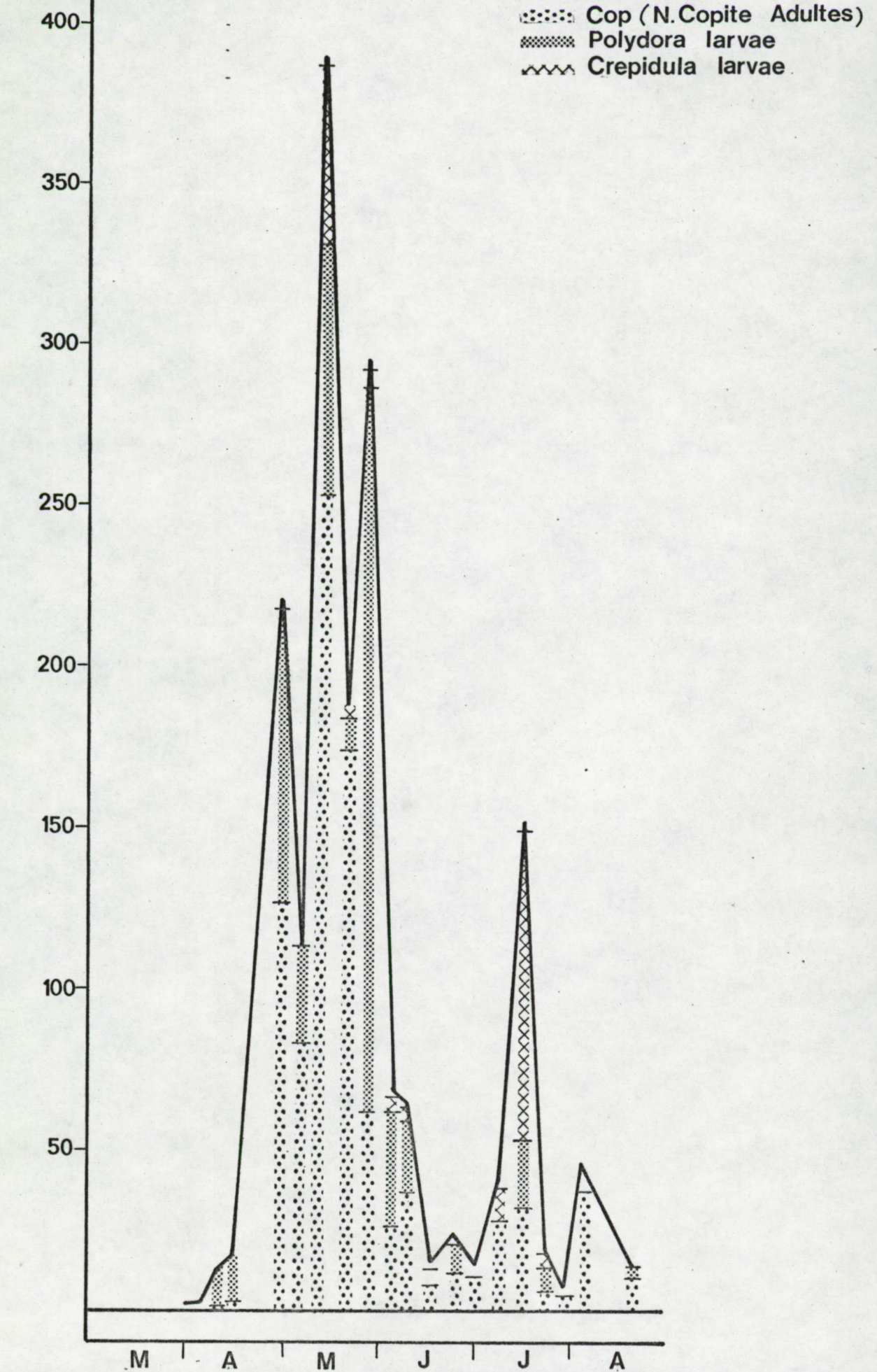


Biomasse Zooplancton 1970



Biomasse Zooplancton 1971

mg (en poids frais /50L)



mg (en poids frais/50L)

300

250

200

150

100

50

M

I

A

M

J

J

I

A

- ⋯ Cop (N.Copite Adultes)
- ▨ Polydora larvae
- ▬ Littorina larvae
- ××××× Crepidula larvae
- \\ \\ \\ \\ Lamellibranchia
- ||||| Cirripedia larvae

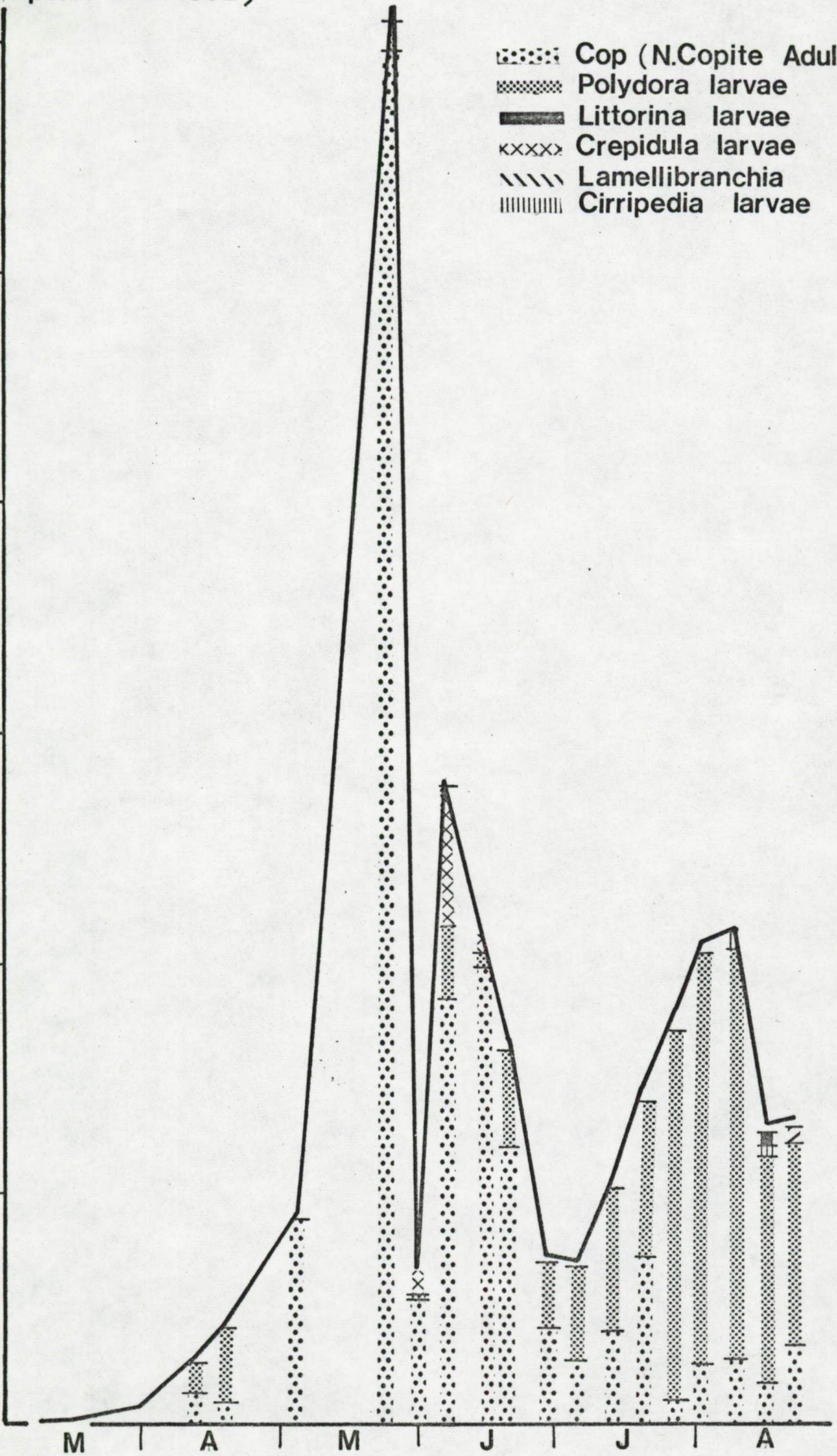
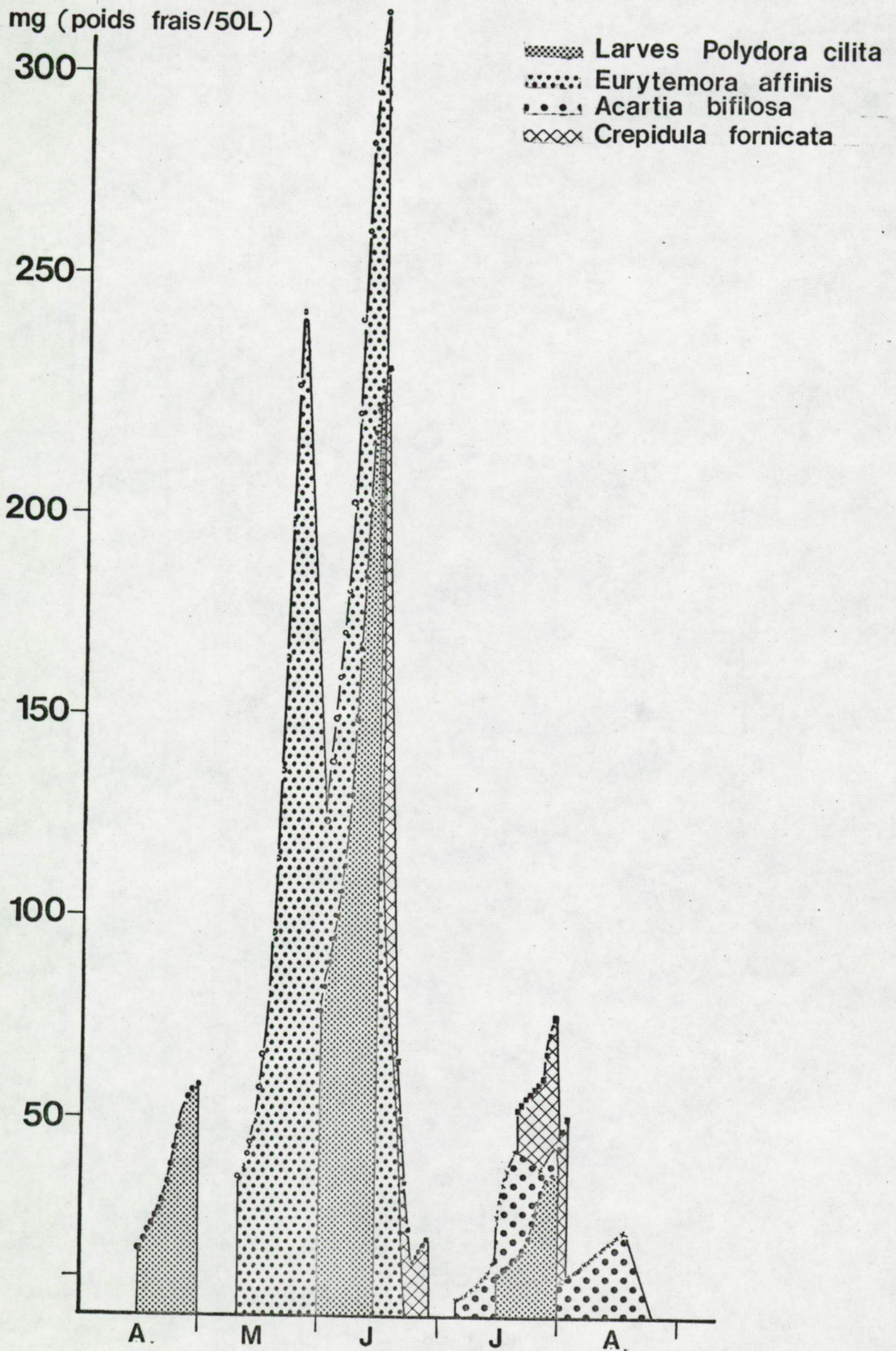
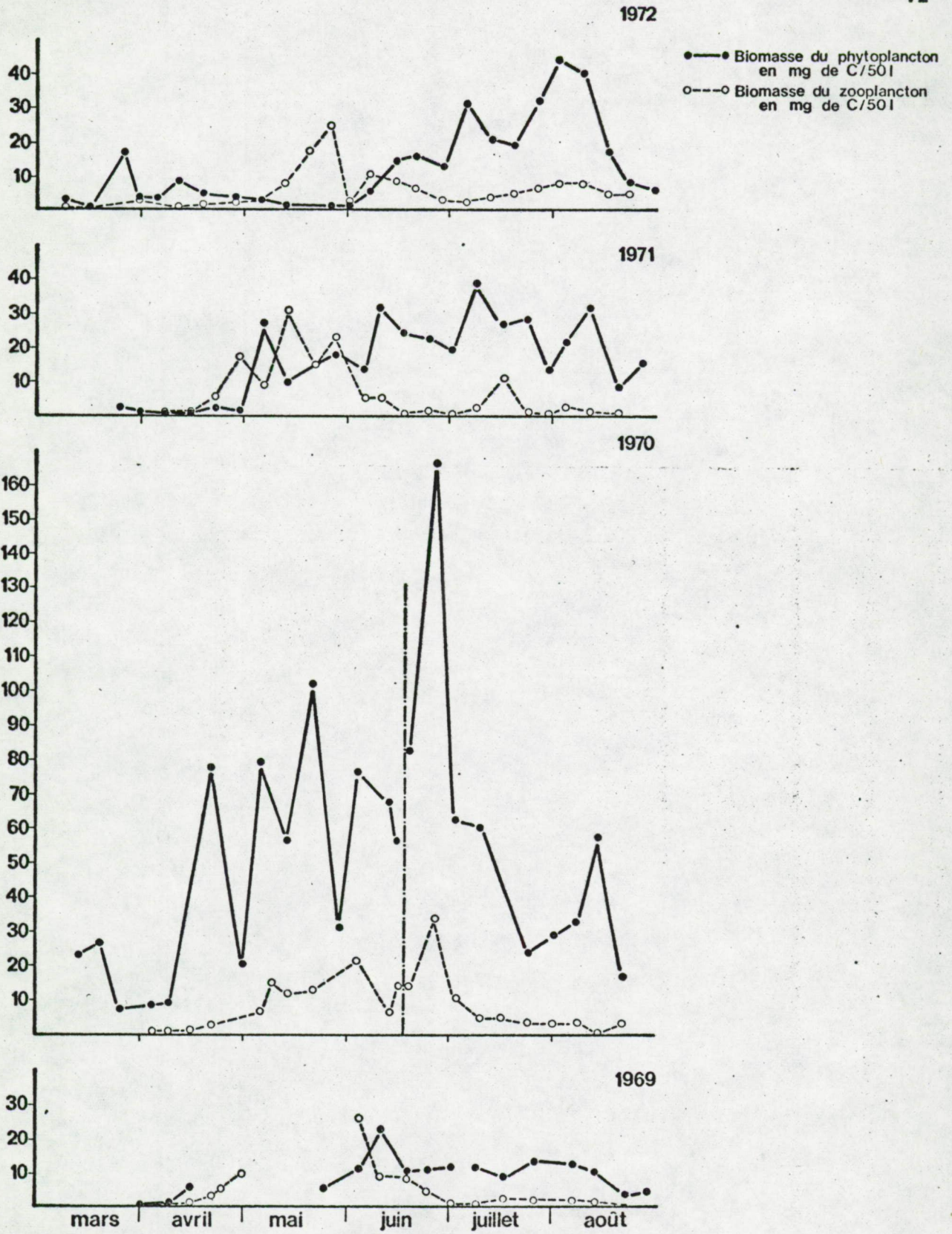


Schéma de L'Evolution saisonnières Biomasses de 4 Espèces Zooplanctoniques



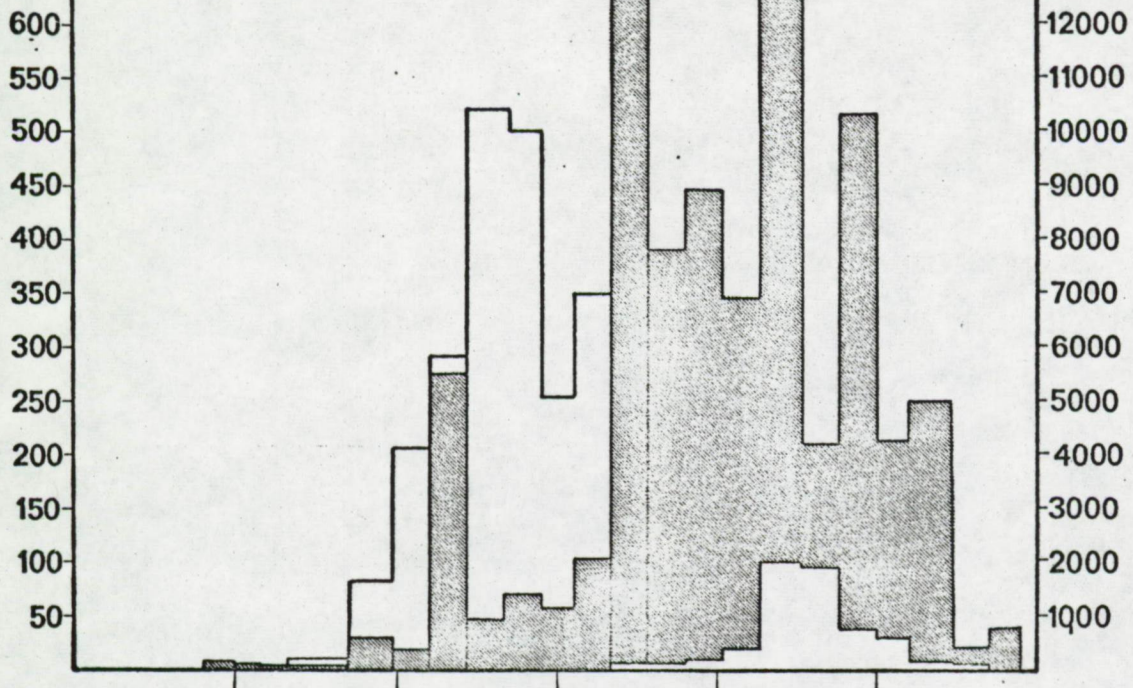


Prod Zoo
mg C/m²/sem

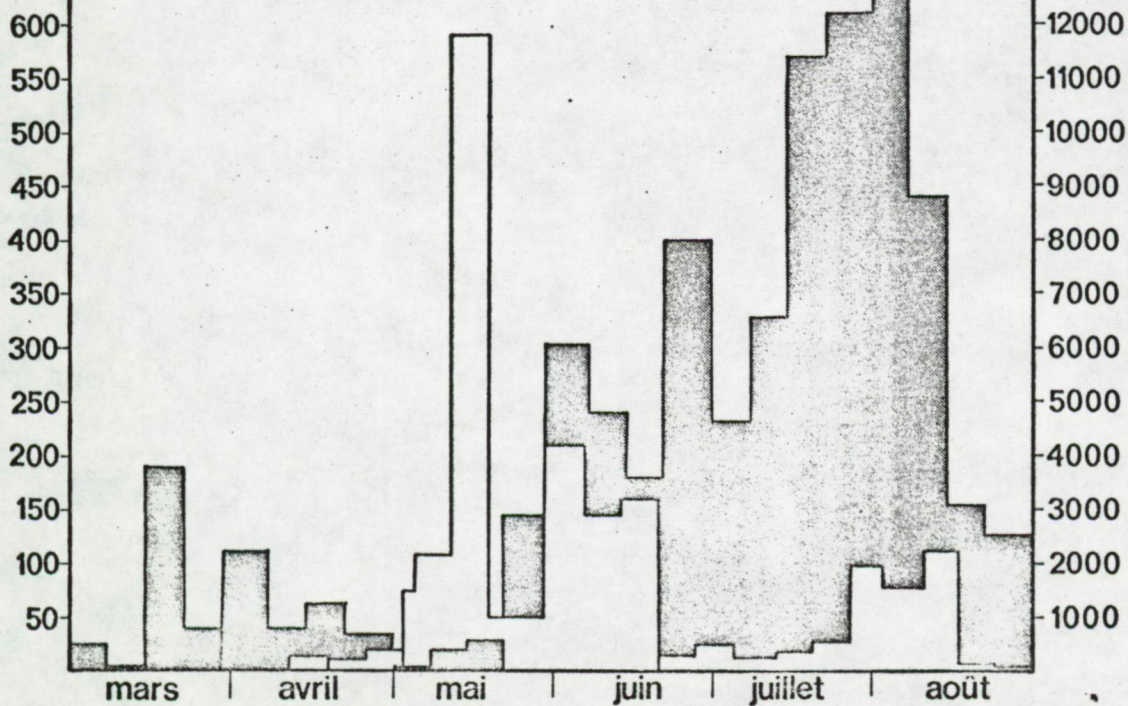
1971

Prod Phyto
mg C/m²/sem

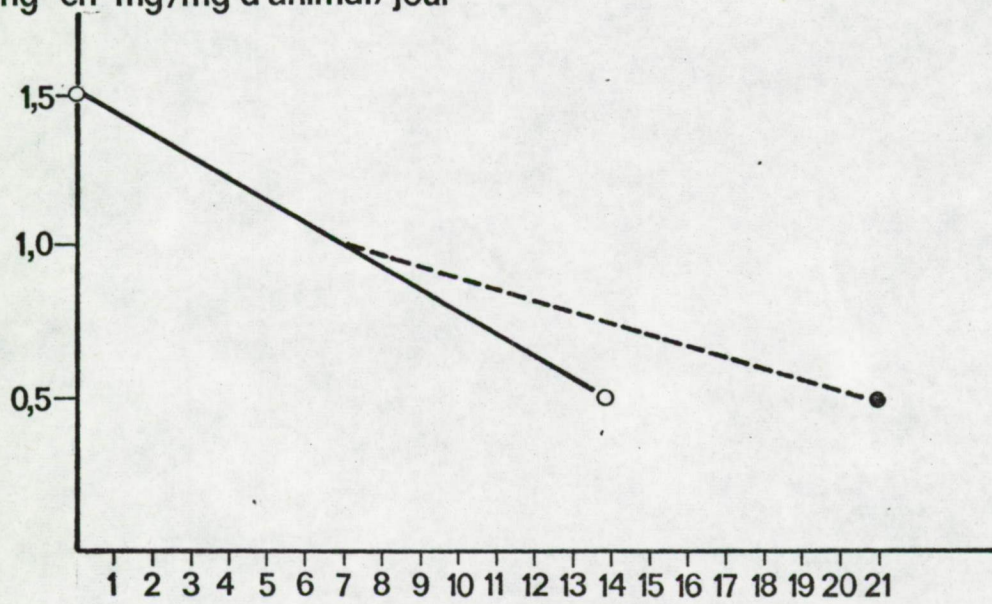
Prod.Zooplancton
Prod.Phytoplankton

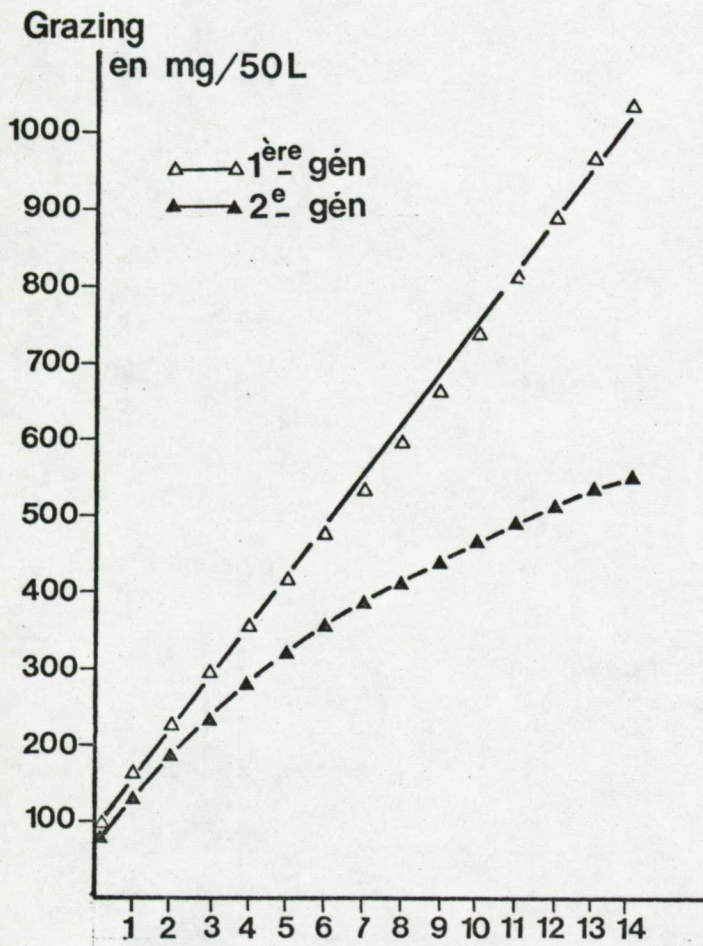
Prod Zoo
mg C/m²/sem

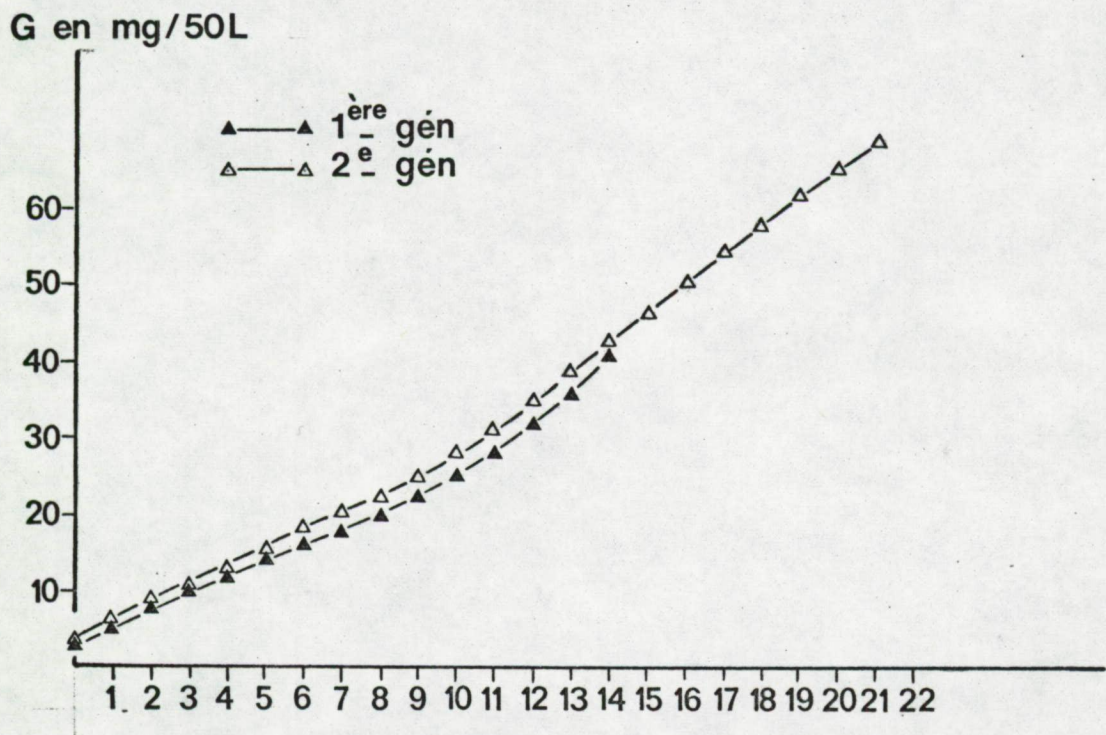
1972

Prod Phyto
mg C/m²/sem

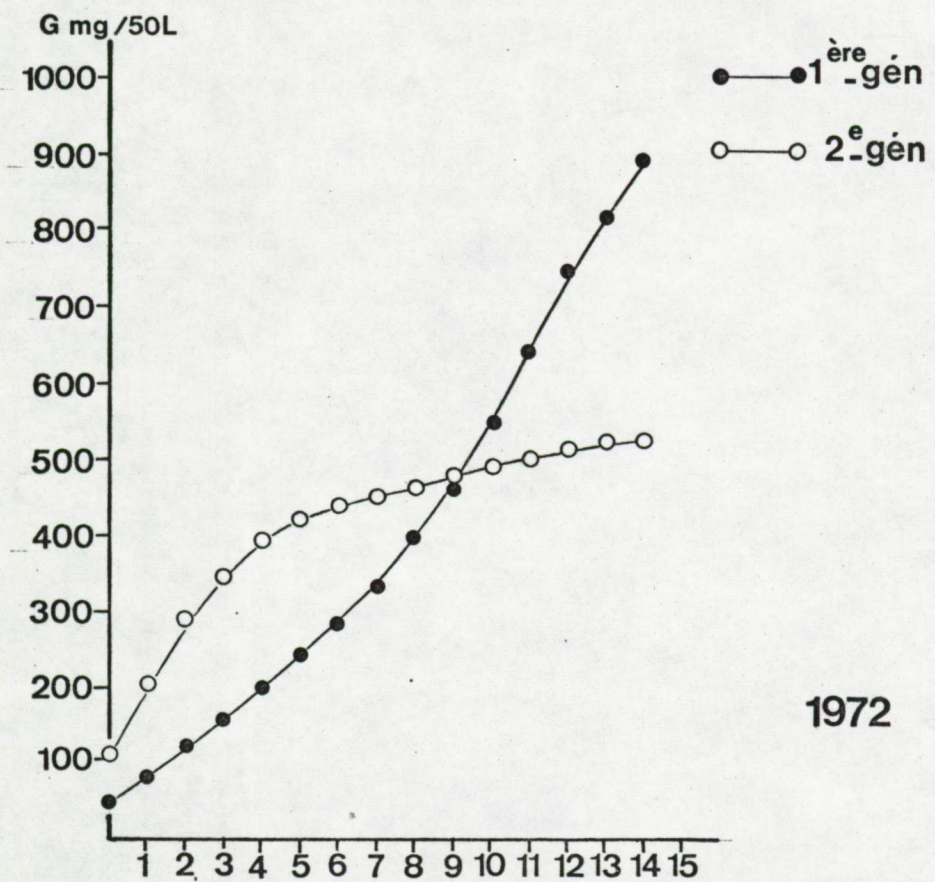
Grazing en mg/mg d'animal/jour



Grazing *Eurytemora affinis* 1971

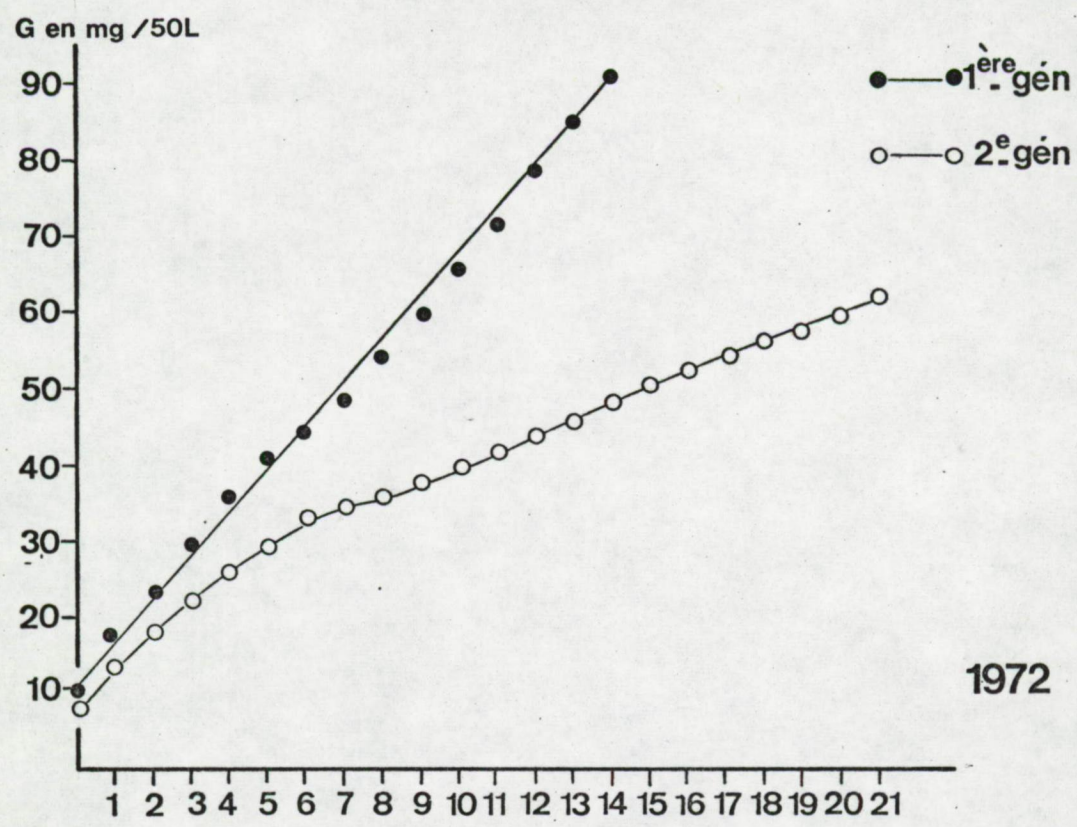
Grazing *Acartia bifilosa* 1971

Grazing *Eurytemora affinis*



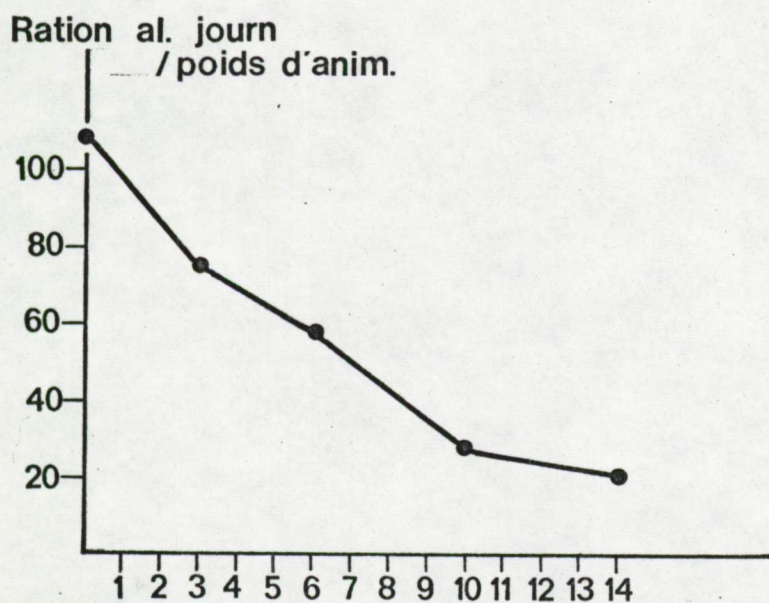
1972

Grazing *Acartia bifilosa*

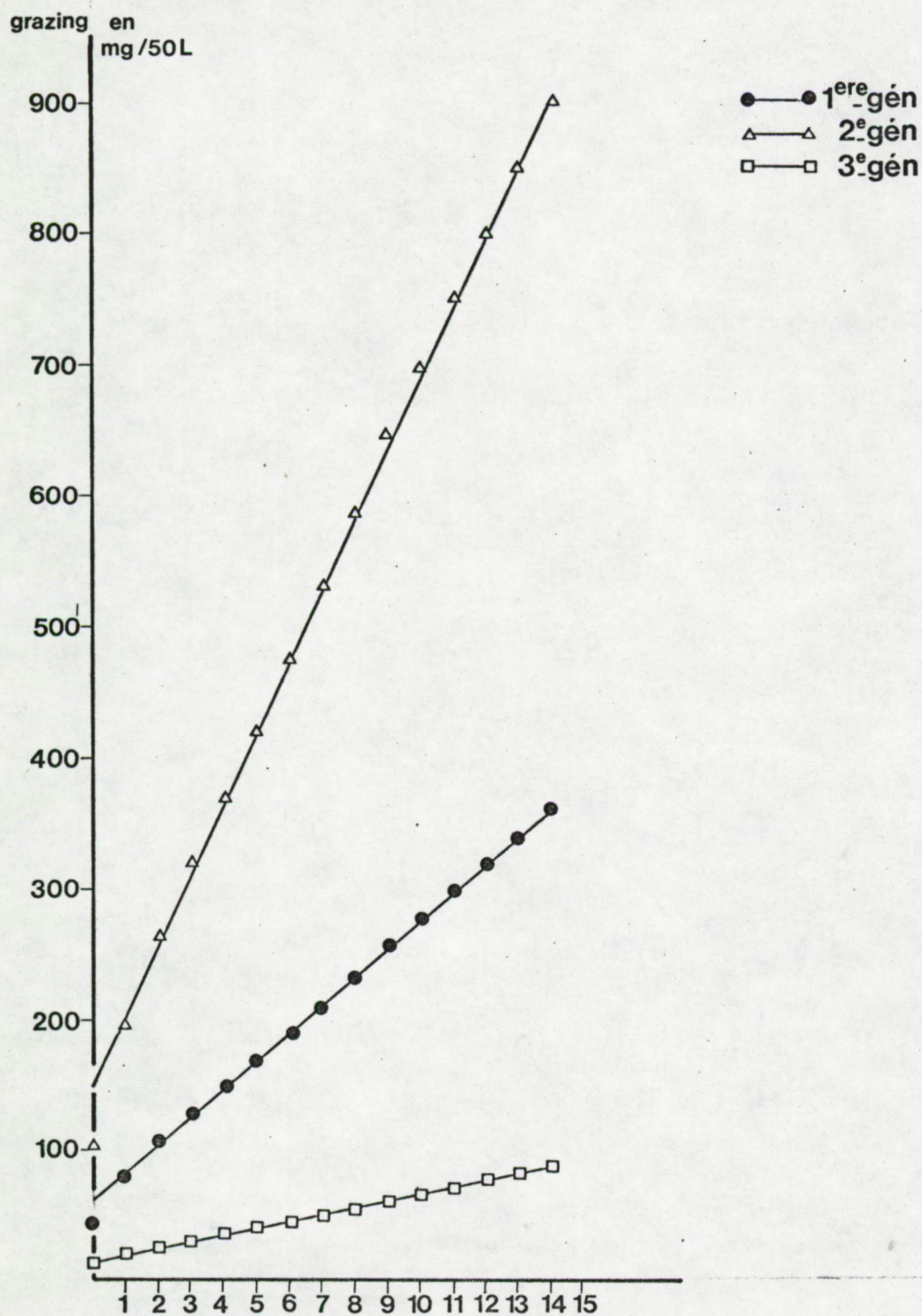


1972

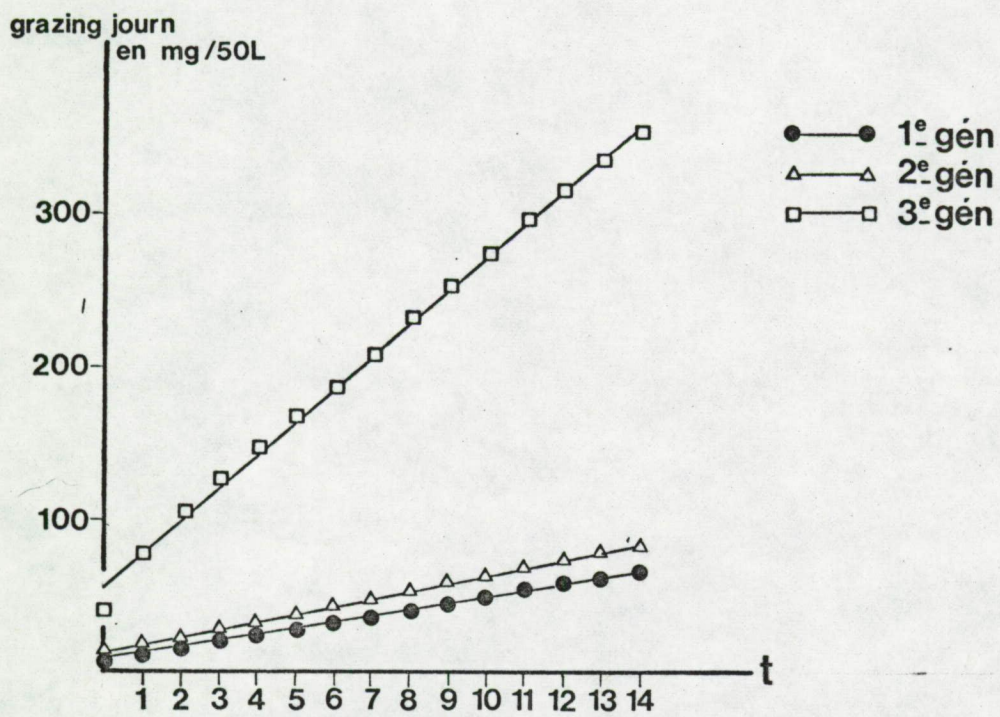
Ration al. journ. larves *Polydora ciliata*



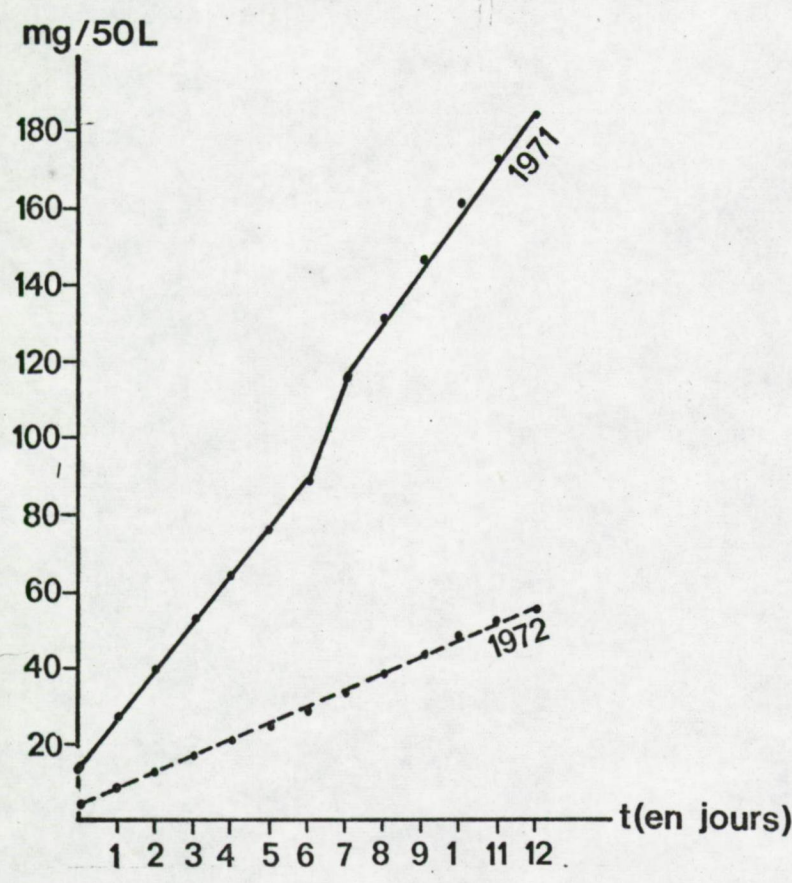
Grazing populations larves de *Polydora ciliata* en 1971



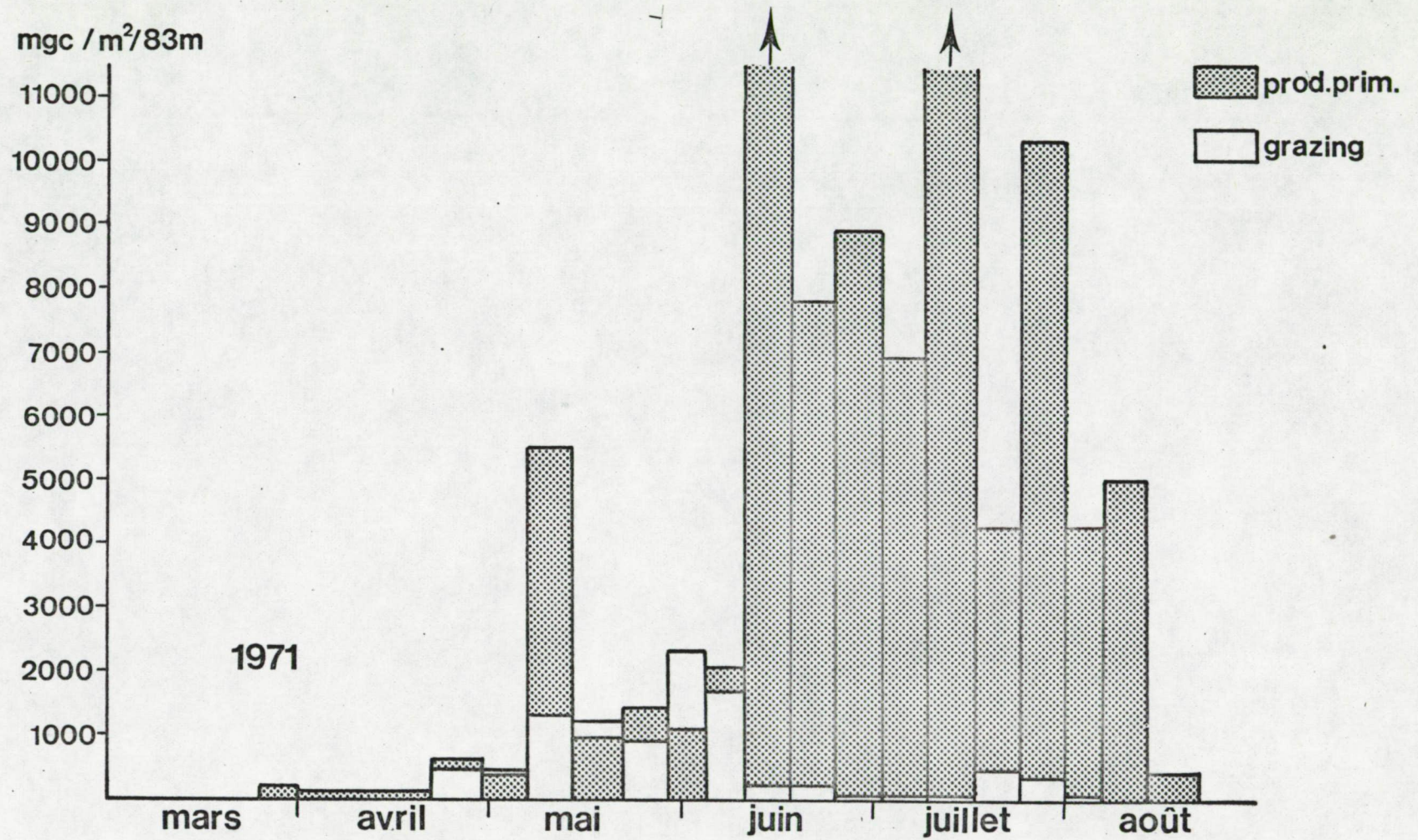
Grazing populations larves
en *Polydora ciliata* en 1972



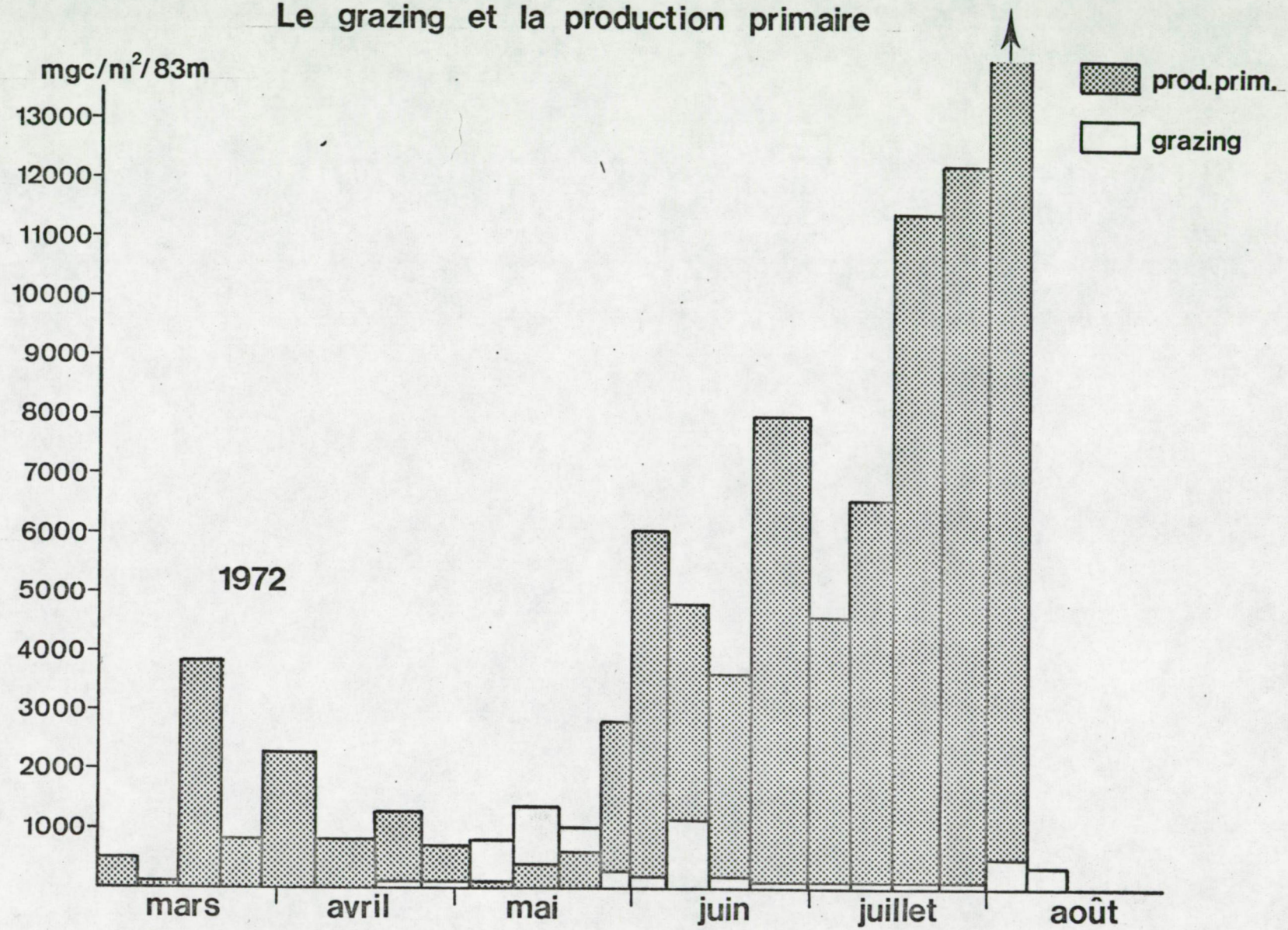
Grazing *Crepidula fornicata* 1971 et 1972

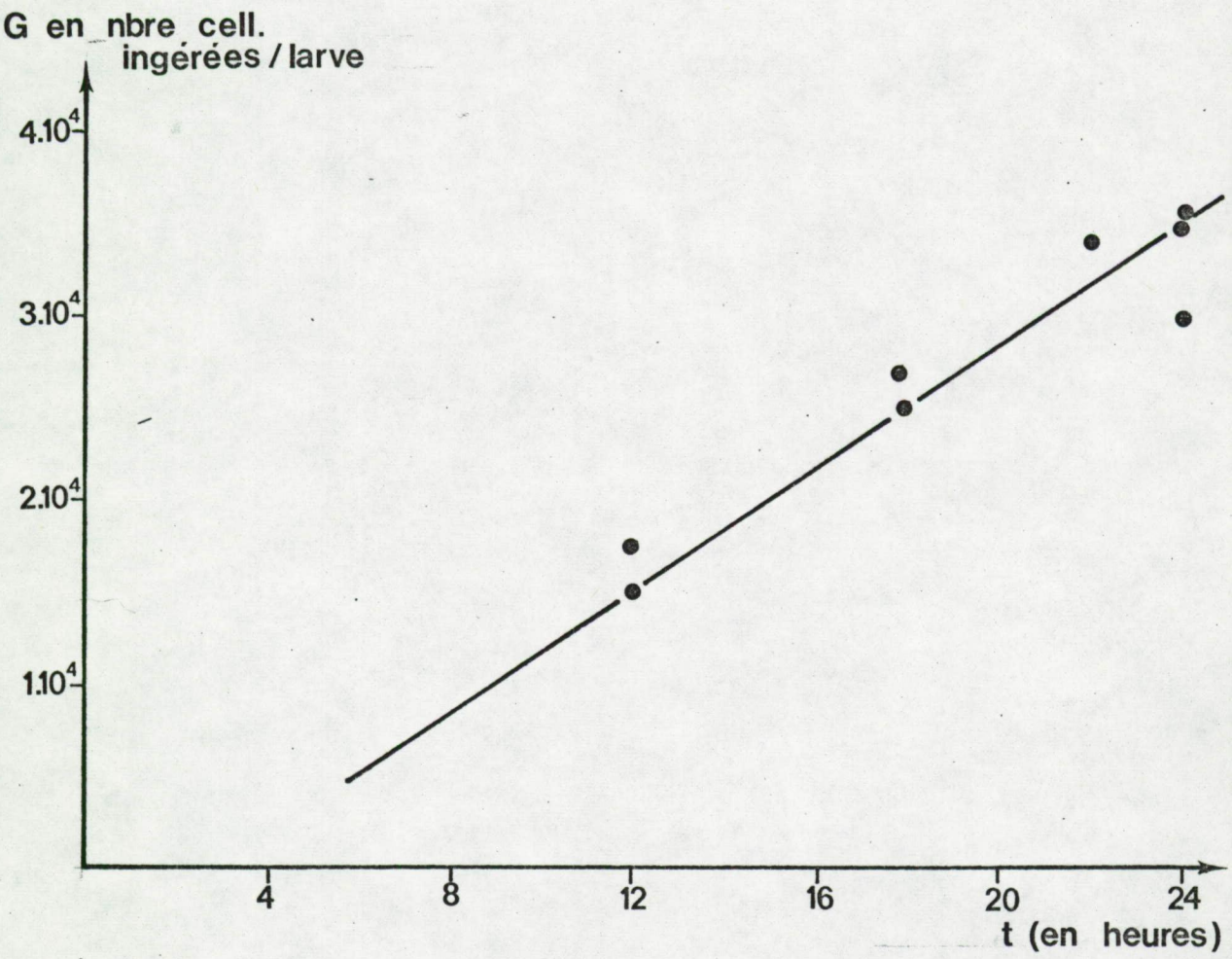


Le grazing et la production primaire

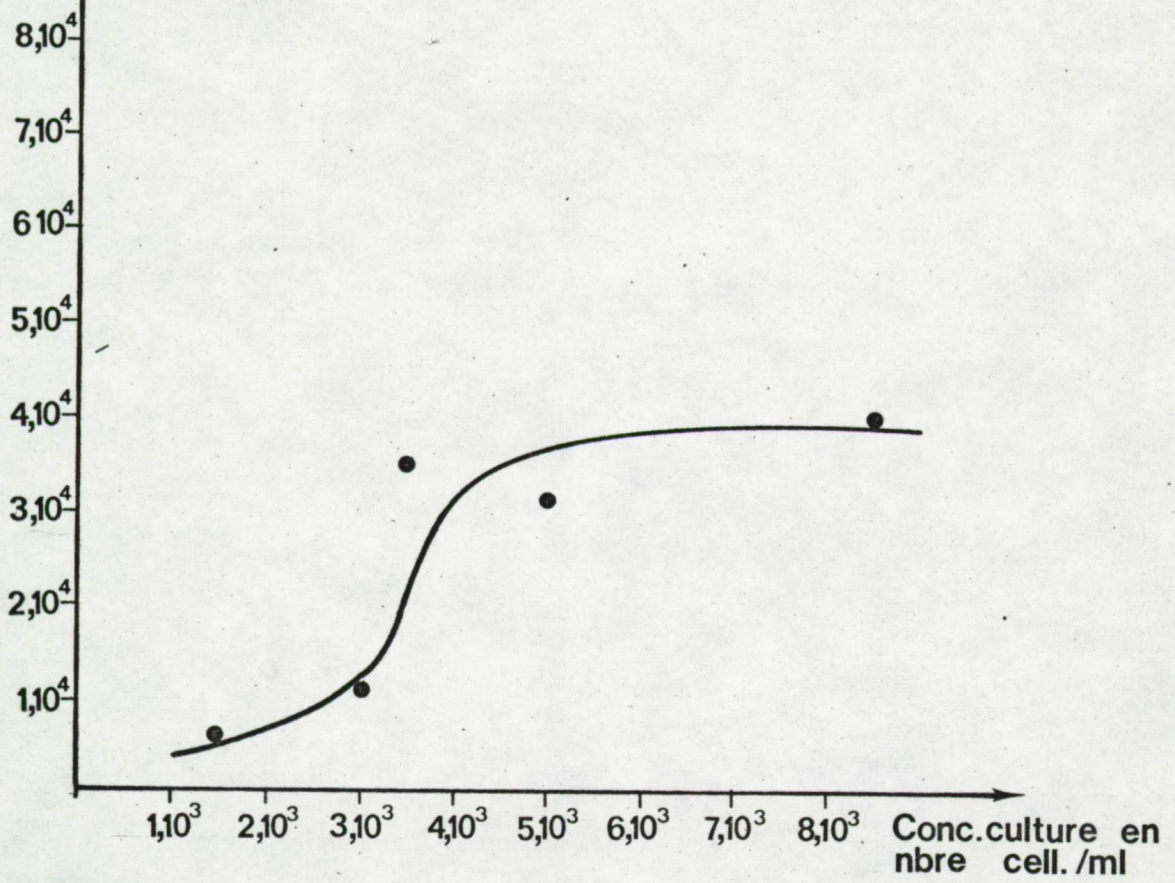


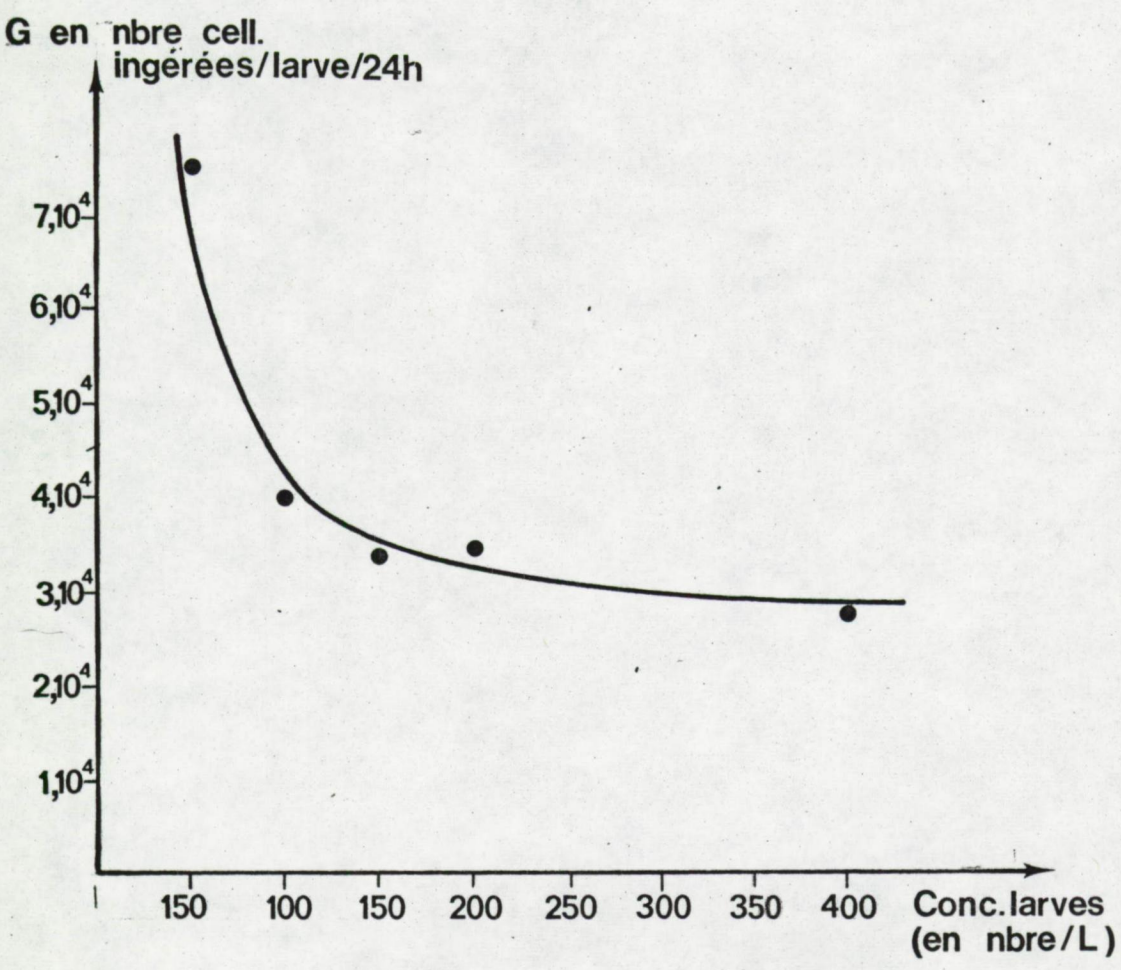
Le grazing et la production primaire

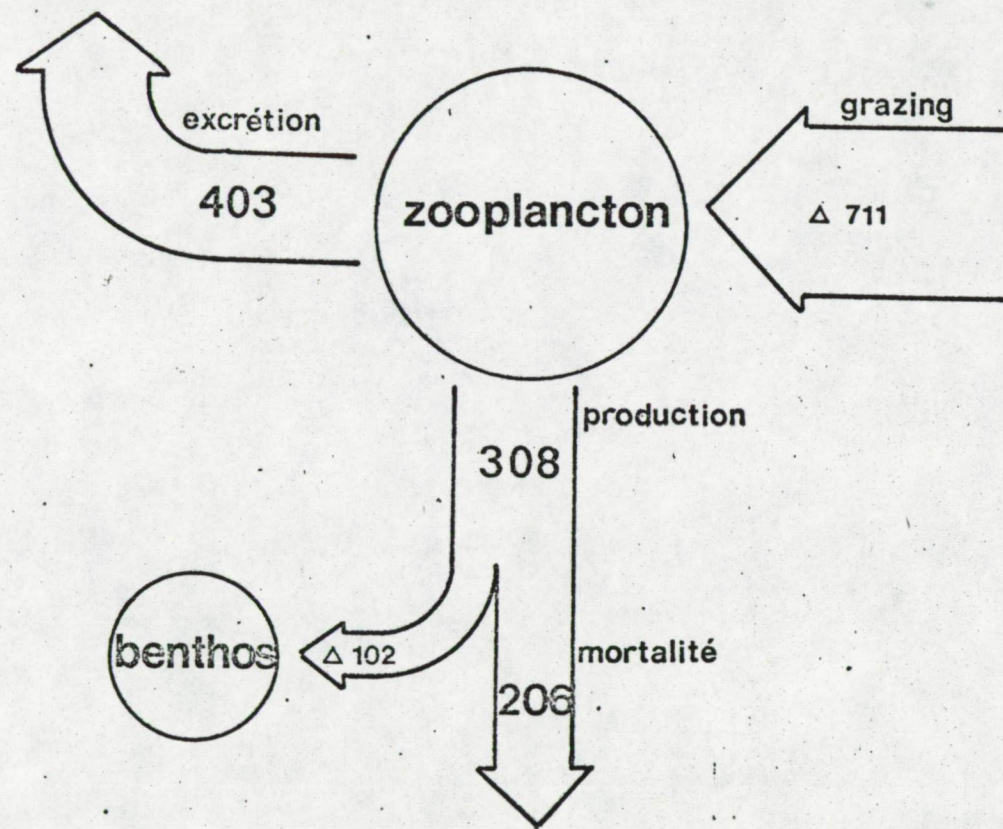




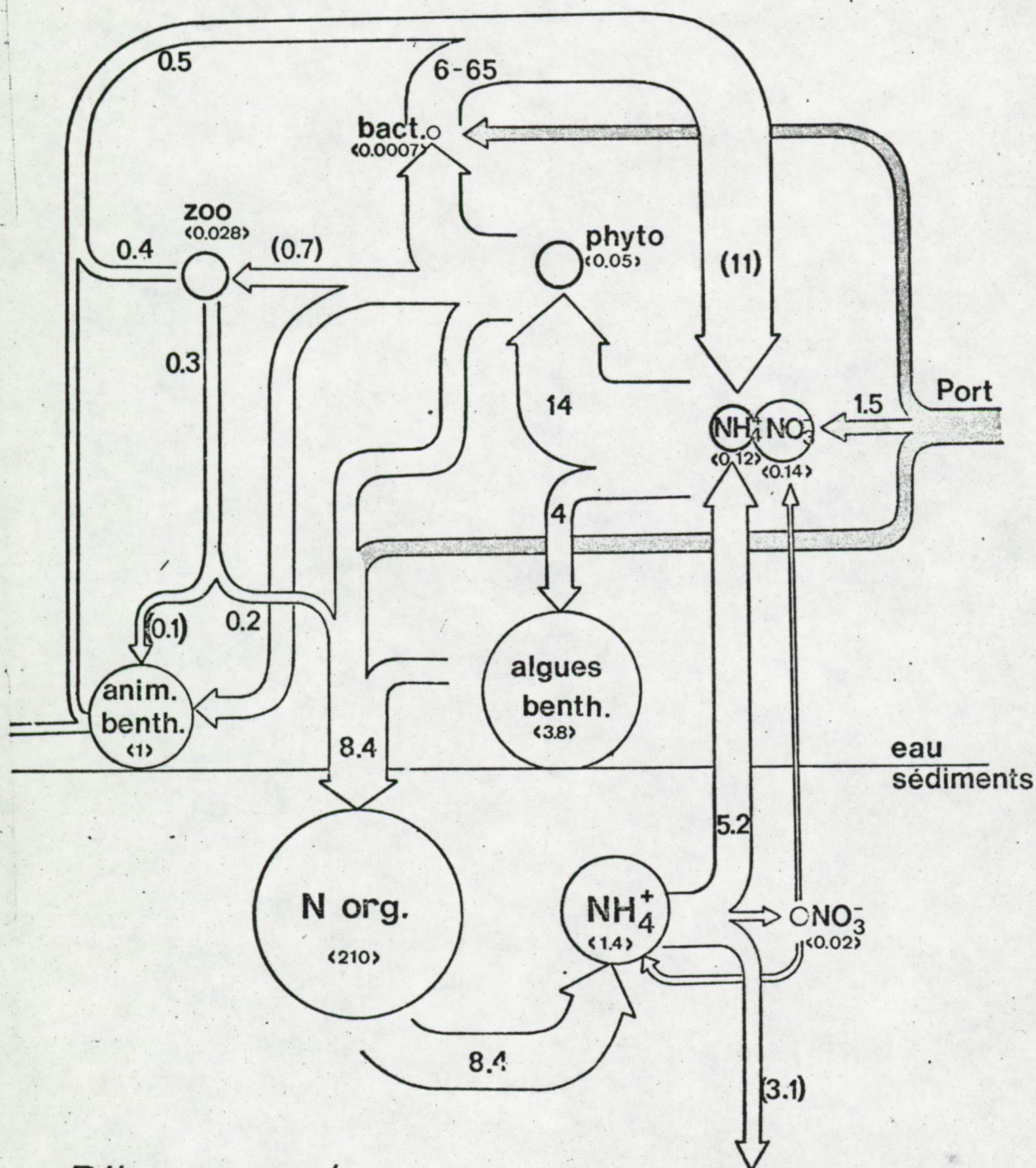
G en nbre cell.
ingérées/larve/24h





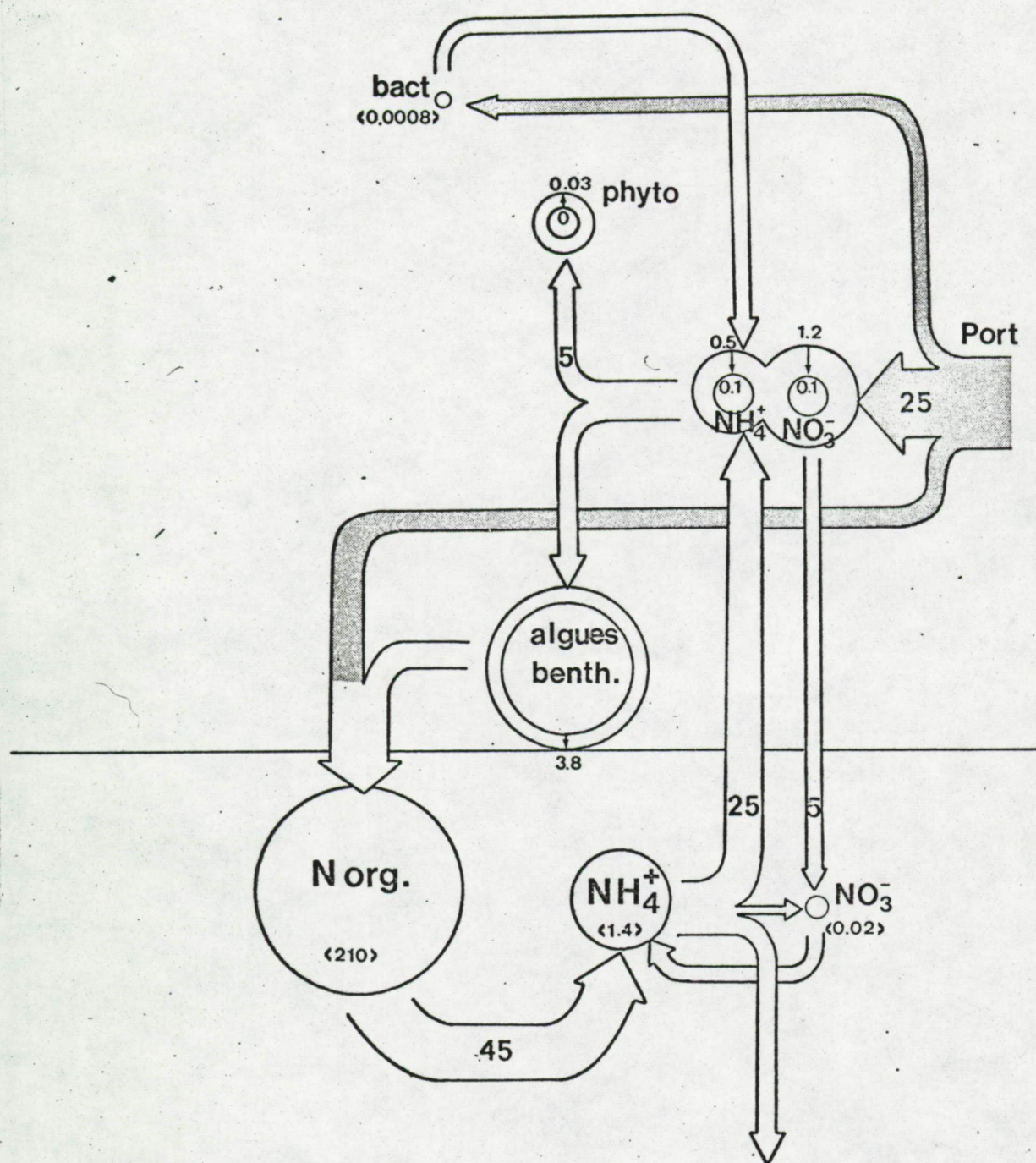


mgN/m².6mois



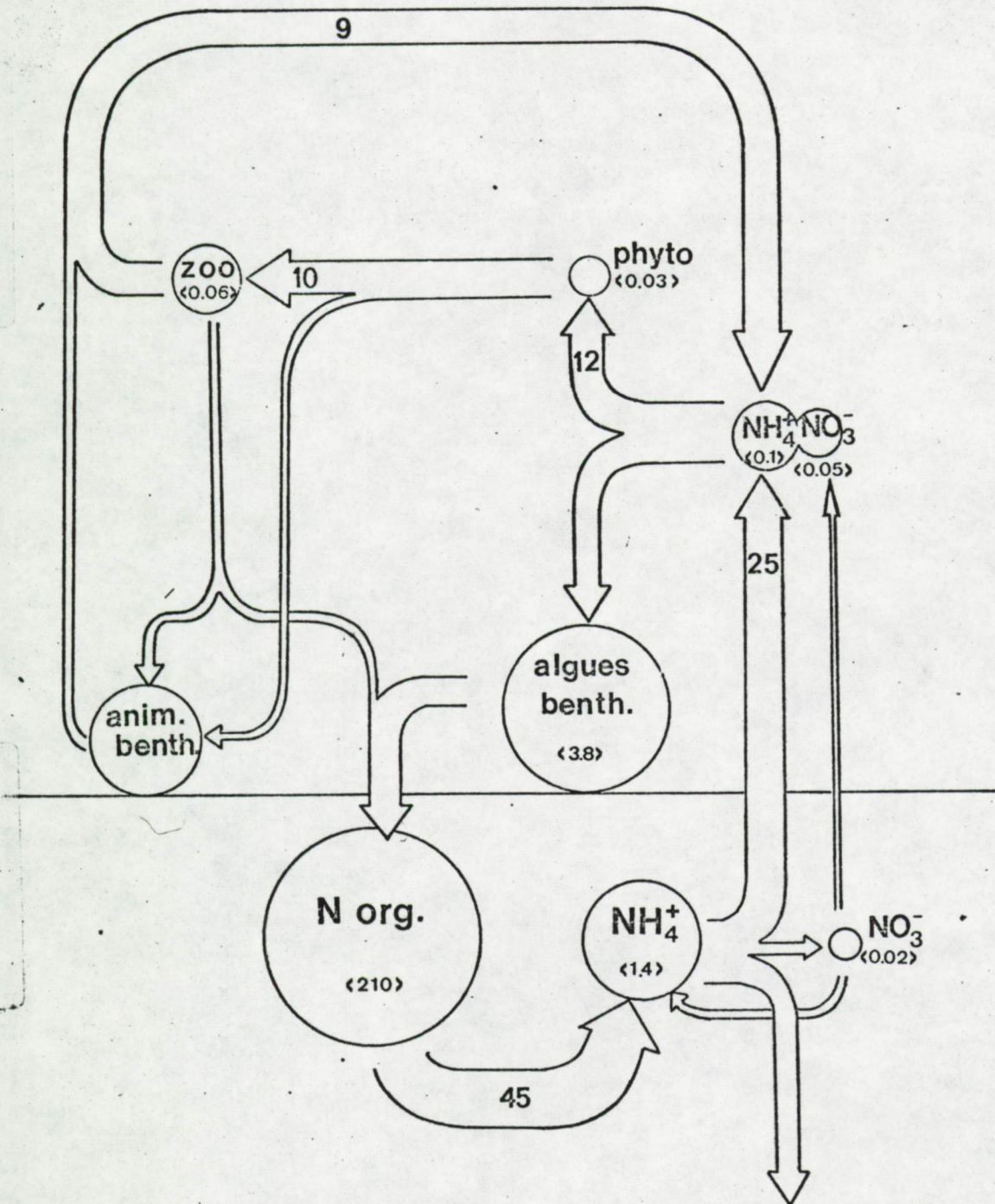
Bilan annuel

flux : $\text{gN/m}^2 \cdot 6 \text{ mois}$
masses station. : gN/m^2



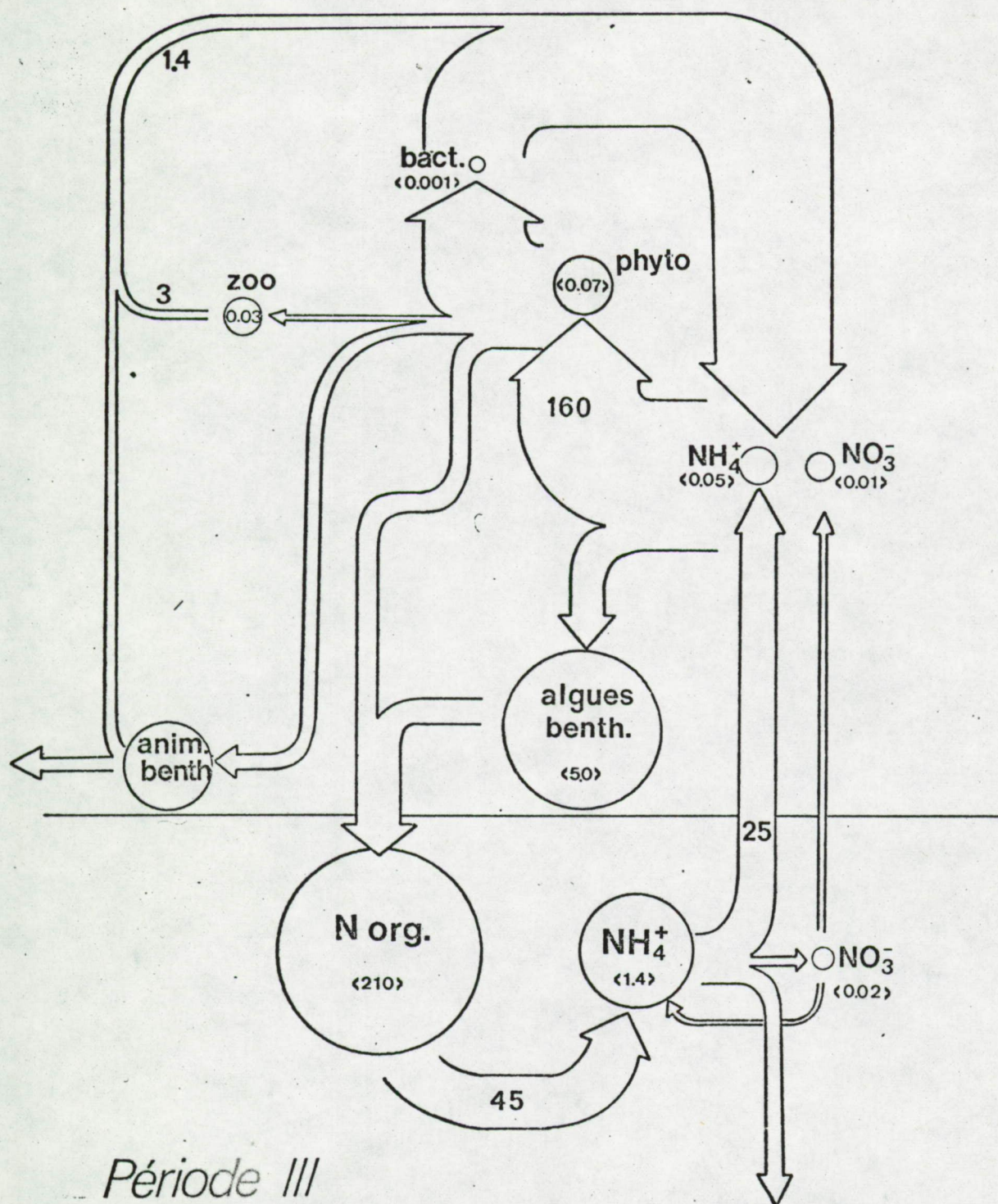
Période I (mars, avril)

flux: $\text{mgN/m}^2\text{jour}$
masses: gN/m^2



Période II (mai)

flux: mgN/m² jour
masses: gN/m²



Période III
(juin, juillet, août)

flux: $\text{mgN/m}^2 \text{ jour}$
masses: gN/m^2