EUR 4823 f

ASSOCIATION
COMMUNAUTÉ EUROPÉENNE DE L'ÉNERGIE ATOMIQUE — EURATOM
COMITATO NAZIONALE PER L'ENERGIA NUCLEARE — CNEN

ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LE RÔLE DU ZOOPLANCTON DANS LA CONSTITUTION ET LE TRANSFERT DE LA MATIÈRE ORGANIQUE AU SEIN DE LA CHAÎNE ALIMENTAIRE MARINE EN MER LIGURE

par

A. NASSOGNE

Travail effectué au CNEN
Laboratorio per lo studio della contaminazione radioattiva del mare
Fiascherino, La Spezia, Italie

Association N° 074-69-1 BIAI

BUREAUX DE VENTE

Tous les rapports publiés par la Commission des Communautés Européennes sont vendus dans les bureaux suivants, aux prix indiqués au verso de la première page de couverture. Lors de la commande, bien indiquer le numéro EUR et le titre du rapport qui figurent sur la première page de couverture.

OFFICE DES PUBLICATIONS OFFICIELLES DES COMMUNAUTÉS EUROPÉENNES
Case Postale 1003 - Luxembourg 1
Compte chèque postal N° 191-90

BELGIQUE — BELGIË
MONITEUR BELGE
Rue de Louvain, 40-42 - B-1000 Bruxelles
BELGISCH STAATSBLAD
Leuvenseweg 40-42 - B-1000 Brussel

DEUTSCHLAND
VERLAG BUNDESANZEIGER
Postfach 108 006 - D-5 Köln 1

FRANCE
SERVICE DE VENTE EN FRANCE
DES PUBLICATIONS DES
COMMUNAUTÉS EUROPÉENNES
rue Desaix, 26 - F-75 Paris 15e

ITALIA
LIBRERIA DELLO STATO
Piazza G. Verdi, 10 - I-00198 Roma

LUXEMBOURG
OFFICE DES
PUBLICATIONS OFFICIELLES DES
COMMUNAUTÉS EUROPÉENNES
Case Postale 1003 - Luxembourg 1

NEDERLAND
STAATSDRUKKERIJ
en UITGEVERIJBEDRIJF
Christoffel Plantijnstraat - Den Haag

UNITED KINGDOM
H. M. STATIONERY OFFICE
P.O. Box 569 - London S.E.1

Commission des
Communautés Européennes
D.G. XIII - C.I.D.
29, rue Aldringen
L u x e m b o u r g

12612

EUR 4823 f

ASSOCIATION
COMMUNAUTÉ EUROPÉENNE DE L'ÉNERGIE ATOMIQUE — EURATOM
COMITATO NAZIONALE PER L'ENERGIA NUCLEARE — CNEN

ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LE RÔLE DU ZOOPLANCTON DANS LA CONSTITUTION ET LE TRANSFERT DE LA MATIÈRE ORGANIQUE AU SEIN DE LA CHAÎNE ALIMENTAIRE MARINE EN MER LIGURE

par

A. NASSOGNE



Travail effectué au CNEN
Laboratorio per lo studio della contaminazione radioattiva del mare
Fiascherino, La Spezia, Italie

Association N°. 074-69-1 BIAI

Ce rapport a fait l'objet d'une thèse de doctorat
présentée à l'Université d'Amsterdam le 31 mai 1972

Publication N° BIO 187 de la Direction Biologie d'EURATOM

RÉSUMÉ

Dans ce travail sont présentés et discutés les résultats d'une étude quantitative effectuée sur le zooplancton d'une zone de mer au large de La Spezia au cours d'un cycle annuel. Quelques campagnes effectuées contemporainement dans le Golfe de Tarante, en Mer Ionique, permettent une comparaison entre les deux zones.

Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un nouvel échantillonneur à grande vitesse (Delfino); au laboratoire les organismes ont été comptés et mesurés en fonction du minimum de rétention du filet adopté. Des corrélations entre la taille et le poids sec ont été établies pour les espèces quantitativement importantes dont les teneurs en Carbone, en Azote et en Hydrogène ont été étudiées en fonction du cycle annuel.

Les variations saisonnières dans la composition quantitative du zooplancton ont pu être ainsi déterminées au niveau de l'espèce sous trois aspects : nombre d'organismes par mètre cube, biomasse et composition chimique élémentaire.

Des cultures en laboratoire ont permis de déterminer la durée de développement, la durée de recyclage (turn-over time) et la production potentielle des espèces quantitativement les plus importantes (Copépodes). Leur production potentielle journalière en milieu naturel (exprimée en mg de matière sèche par m^3 par jour) a pu être déterminée en fonction des différentes saisons.

Le rôle du zooplancton dans l'élaboration et le transfert de la matière organique aux premiers niveaux de la chaîne alimentaire marine a été analysé à partir des données relatives aux fluctuations saisonnières de la biomasse et de la production potentielle des différents constituants du zooplancton et en prenant en considération les données publiées par les chercheurs de Fiascherino pour le phytoplancton et les organismes non planctoniques.

MOTS CLES

QUALITATIVE ANALYSIS
QUANTITATIVE ANALYSIS
PLANKTON
PROTOZOA
CRUSTACEANS
MEDITERRANEAN SEA
SAMPLING
CARBON
NITROGEN
HYDROGEN
QUANTITY RATIO
SEASONS
TURNOVER TIME
BIOLOGY
ANIMAL GROWTH
LIFE SPAN
FOOD CHAIN
SEA FOOD
CONTAMINATION
FISH
WEIGHT
REPRODUCTION

EUR 4823 f

ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LE RÔLE DU ZOOPLANCTON DANS LA CONSTITUTION ET LE TRANSFERT DE LA MATIÈRE ORGANIQUE AU SEIN DE LA CHAÎNE ALIMENTAIRE MARINE EN MER LIGURE par A. NASSOGNE

Association : Communauté européenne de l'Énergie atomique — EURATOM
Comitato Nazionale per l'Energia Nucleare — CNEN
Travail effectué au CNEN
Laboratorio per lo studio della contaminazione radioattiva del mare
Fiascherino, La Spezia (Italia)
Association N° 074-69-1 BIAI
Luxembourg, mai 1972 — 238 pages - 34 figures — BF 300,—

Dans ce travail sont présentés et discutés les résultats d'une étude quantitative effectuée sur le zooplancton d'une zone de mer au large de La Spezia au cours d'un cycle annuel. Quelques campagnes effectuées contemporainement dans le Golfe de Tarante, en Mer Ionique, permettent une comparaison entre les deux zones.

Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un nouvel échantillonneur à

EUR 4823 f

PRELIMINARY STUDIES ON THE ROLE OF ZOOPLANKTON IN THE COMPOSITION AND TRANSFER OF ORGANIC MATTER WITHIN THE MARINE FOOD CHAIN IN THE LIGURIAN SEA by A. NASSOGNE

Association: European Atomic Energy Community — EURATOM
Comitato Nazionale per l'Energia Nucleare — CNEN
Work performed at the CNEN
Laboratorio per lo studio della contaminazione radioattiva del mare
Fiascherino, La Spezia (Italy)
Association No. 074-69-1 BIAI
Luxembourg, May 1972 — 238 Pages — 34 Figures — B. Fr. 300.—

This work contains descriptions and discussions of the results obtained from a quantitative survey of the zooplankton in an area of water off La Spezia over a one-year cycle. A number of projects carried out at the same time in the Gulf of Taranto and the Ionian Sea are used as the basis for a comparison of the two areas.

The samples taken were obtained by means of a new high-speed sampler (Delfino). In the laboratory the organisms were counted and measured according

EUR 4823 f

PRELIMINARY STUDIES ON THE ROLE OF ZOOPLANKTON IN THE COMPOSITION AND TRANSFER OF ORGANIC MATTER WITHIN THE MARINE FOOD CHAIN IN THE LIGURIAN SEA by A. NASSOGNE

Association: European Atomic Energy Community — EURATOM
Comitato Nazionale per l'Energia Nucleare — CNEN
Work performed at the CNEN
Laboratorio per lo studio della contaminazione radioattiva del mare
Fiascherino, La Spezia (Italy)
Association No. 074-69-1 BIAI
Luxembourg, May 1972 — 238 Pages — 34 Figures — B. Fr. 300.—

This work contains descriptions and discussions of the results obtained from a quantitative survey of the zooplankton in an area of water off La Spezia over a one-year cycle. A number of projects carried out at the same time in the Gulf of Taranto and the Ionian Sea are used as the basis for a comparison of the two areas.

The samples taken were obtained by means of a new high-speed sampler (Delfino). In the laboratory the organisms were counted and measured according

EUR 4823 f

PRELIMINARY STUDIES ON THE ROLE OF ZOOPLANKTON IN THE COMPOSITION AND TRANSFER OF ORGANIC MATTER WITHIN THE MARINE FOOD CHAIN IN THE LIGURIAN SEA by A. NASSOGNE

Association: European Atomic Energy Community — EURATOM
Comitato Nazionale per l'Energia Nucleare — CNEN
Work performed at the CNEN
Laboratorio per lo studio della contaminazione radoattiva del marei
Fiascherino, La Spezia (Italy)
Association No. 074-69-1 BIAI
Luxembourg, May 1972 — 238 Pages — 34 Figures — B. Fr. 300.—

This work contains descriptions and discussions of the results obtained from a quantitative survey of the zooplankton in an area of water off La Spezia over a one-year cycle. A number of projects carried out at the same time in the Gulf of Taranto and the Ionian Sea are used as the basis for a comparison of the two areas.

The samples taken were obtained by means of a new high-speed sampler (Delfino). In the laboratory the organisms were counted and measured according

grande vitesse (Delfino); au laboratoire les organismes ont été comptés et mesurés en fonction du minimum de rétention du filet adopté. Des corrélations entre la taille et le poids sec ont été établies pour les espèces quantitativement importantes dont les teneurs en Carbone, en Azote et en Hydrogène ont été étudiées en fonction du cycle annuel.

Les variations saisonnières dans la composition quantitative du zooplancton ont pu être ainsi déterminées au niveau de l'espèce sous trois aspects : nombre d'organismes par mètre cube, biomasse et composition chimique élémentaire.

Des cultures en laboratoire ont permis de déterminer la durée de développement, la durée de recyclage (turn-over time) et la production potentielle des espèces quantitativement les plus importantes (Copépodes). Leur production potentielle journalière en milieu naturel (exprimée en mg de matière sèche par m^3 par jour) a pu être déterminée en fonction des différentes saisons.

Le rôle du zooplancton dans l'élaboration et le transfert de la matière organique aux premiers niveaux de la chaîne alimentaire marine a été analysé à partir des données relatives aux fluctuations saisonnières de la biomasse et de la production potentielle des différents constituants du zooplancton et en prenant en considération les données publiées par les chercheurs de Fiascherino pour le phytoplancton et les organismes non planctoniques.

to the minimum retention of the net employed. Correlations between size and dry weight were established for the quantitatively significant species whose carbon, nitrogen and hydrogen contents were studied over the one-year period.

In this way it was possible to determine the seasonal variations in the quantitative composition of the zooplankton from three standpoints, namely, the number of organisms per cubic meter, the biomass and the elementary chemical composition.

Laboratory cultures were used to establish the development time, the turn-over time and the potential production of those species which are most important in quantitative terms (Copepoda). Their potential daily production in their natural habitat (expressed in mg of dry matter as m^3 per day) was determined on a seasonal basis.

The part played by zooplankton in the production and transfer of organic matter at the primary level of the marine food chain was analysed using information regarding the seasonal fluctuations in the biomass and the potential growth of the different constituents of the zooplankton, account being taken of the facts published by the Fiascherino team on phytoplankton and non-planktonic organisms.

to the minimum retention of the net employed. Correlations between size and dry weight were established for the quantitatively significant species whose carbon, nitrogen and hydrogen contents were studied over the one-year period.

In this way it was possible to determine the seasonal variations in the quantitative composition of the zooplankton from three standpoints, namely, the number of organisms per cubic meter, the biomass and the elementary chemical composition.

Laboratory cultures were used to establish the development time, the turn-over time and the potential production of those species which are most important in quantitative terms (Copepoda). Their potential daily production in their natural habitat (expressed in mg of dry matter as m^3 per day) was determined on a seasonal basis.

The part played by zooplankton in the production and transfer of organic matter at the primary level of the marine food chain was analysed using information regarding the seasonal fluctuations in the biomass and the potential growth of the different constituents of the zooplankton, account being taken of the facts published by the Fiascherino team on phytoplankton and non-planktonic organisms.

to the minimum retention of the net employed. Correlations between size and dry weight were established for the quantitatively significant species whose carbon, nitrogen and hydrogen contents were studied over the one-year period.

In this way it was possible to determine the seasonal variations in the quantitative composition of the zooplankton from three standpoints, namely, the number of organisms per cubic meter, the biomass and the elementary chemical composition.

Laboratory cultures were used to establish the development time, the turn-over time and the potential production of those species which are most important in quantitative terms (Copepoda). Their potential daily production in their natural habitat (expressed in mg of dry matter as m^3 per day) was determined on a seasonal basis.

The part played by zooplankton in the production and transfer of organic matter at the primary level of the marine food chain was analysed using information regarding the seasonal fluctuations in the biomass and the potential growth of the different constituents of the zooplankton, account being taken of the facts published by the Fiascherino team on phytoplankton and non-planktonic organisms.

AVANT PROPOS.

Qu'il me soit permis d'exprimer ma profonde gratitude à tous ceux qui de près ou de loin m'ont aidé à mener à bien le présent travail.

Ma reconnaissance la plus vive s'adresse à Monsieur le Professeur Korringa qui en tant que Président du comité de gestion du laboratoire EURATOM - CNEN à Fiascherino a bien voulu me prodiguer ses conseils et ses critiques tout au long de cette étude. Je suis particulièrenent sensible à l'honneur qu'il me fait en acceptant de patronner cette thèse.

Je remercie vivement Monsieur le Docteur Ringelberg pour les suggestions et critiques précieuses qu'il m'a adressées au cours de la lecture du manuscrit.

Ma gratitude va également à Monsieur le Docteur M. Bernhard, directeur du laboratoire de Fiascherino qui, par ses conseils judicieux et sa rigueur scientifique,m'a aidé à concevoir et à réaliser ce travail.

Monsieur le Professeur F. Möller a bien voulu me faire bénéficier de sa particulière expérience dans les problèmes de statistiques, qu'il soit assuré de toute ma reconnaissance.

Ce travail a été également facilité par la compétence et l'aide de mes collègues de Fiascherino parmi lesquels je veux citer plus particulièrement les Docteurs Piro et Zattera.

Je remercie également Mademoiselle M.A. Laracca et Monsieur V. Fiore pour la collaboration technique, Monsieur M. Ghibaudo responsable de la construction de l'appareillage employé en mer.

Enfin je voudrais témoigner ma gratitude à mon épouse pour sa patience et l'aide qu'elle n'a cessé de me prodiguer, spécialement dans la préparation du manuscrit.

S O M M A I R E .

INTRODUCTION.

PREMIERE PARTIE: ETUDE DE LA COMPOSITION NUMERIQUE DU ZOOPLANCTON ET SES VARIATIONS SAISONNIERES. 11

Introduction. 11

I. Méthodologie et milieu. 13

A. Problème de l'échantillonnage quantitatif et recherches méthodologiques. 13

- Recherche d'un échantillonneur. 13
- Evitement du filet par les organismes (Avoidance). 15
- Passage des organismes à travers les mailles (Escapment). 19
- Méthode d'échantillonnage adoptée. 21
- Précision de la méthode. 24

B. Description des deux zones d'échantillonnage. 30

C. Stratégie d'échantillonnage et traitement des informations. 31

II. Exposé et discussion des résultats. 35

A. Le zooplancton de la zone de La Spezia. 35

- Composition faunistique. 35
- Comparaison avec d'autres régions méditerranéennes. Caractères biogéographiques de la zone de La Spezia. 40

B. Caractéristiques dimentionnelles du zooplancton. 45

- Composition du zooplancton en fonction de la taille des organismes 45
- Limitation des connaissances actuelles sur la composition numérique absolue du zooplancton méditerranéen. 51

C. Comparaison entre la zone de La Spezia et le Golfe de Tarante. 53

D. Variations saisonnières de la composition numérique du zooplancton en Mer Ligure. 59

- Les grands groupes zooplanctoniques. 59
- Les Copépodes. 65
- Les " Non Copépodes ". 68

Résumé et conclusions. 70

.../...

DEUXIEME PARTIE: ETUDE DE LA BIOMASSE ET DE LA COMPOSITION CHIMIQUE ELEMENTAIRE DU ZOOPLANCTON. LEURS VARIATIONS SAISONNIERES. 75

Introduction. 75

I. Matériel et méthodes: recherche des corrélations entre taille, poids sec et teneurs élémentaires. 77

A. Sélection et préparation des échantillons. 77

B. Mensuration des organismes. 78

C. Pesée des organismes. 78

D. Analyse du C , H , N . 79

II. Exposé et discussion des résultats. 85

A. Corrélation taille - poids pour les espèces importantes. 85

- Rapport longueur totale - longueur céphalothorax ches les Copépodes. 85

- Corrélation longueur - poids sec. 85

B. Dimensions et poids secs moyens des différentes espèces. Variations saisonnières. 101

- Etude comparative des espèces. 102

- Variations saisonnières chez les Copépodes. 105

C. Teneurs en Carbone et en Azote. 107

- Composition élémentaire des Copépodes et variations saisonnières 107

- Composition élémentaire de l'ensemble des groupes. 115

D. Transformation des données numériques en valeurs pondérales. 121

E. Composition pondérale du zooplancton. Variations saisonnières. 123

F. Composition chimique élémentaire. Variations saisonnières. 133

G. Comparaison La Spezia - Tarante, comparaison avec d'autres régions. 138

Résumé et conclusions. 146

.../...

TROISIEME PARTIE:

ETUDE DES RELATIONS TROPHIQUES AU NIVEAU DU ZOOPLANCTON.

LEURS VARIATIONS SAISONNIERES. 149

Introduction. 149

I. Rôle et importance des différentes espèces dans la chaîne alimentaire marine. 151

A. Nature des relations trophiques au niveau du plancton. 151

B. Importance écologique des espèces sur le plan trophique. 153

C. Modifications saisonnières dans les réseaux alimentaires. 162

II. La production du zooplancton. 170

A. Définitions et méthodes. 170

- Etude directe d'une population naturelle. 171

- Production potentielle individuelle des organismes. 172

B. Détermination des durées de recyclage (turn - over time) et de la productivité potentielle en laboratoire. 174

- Culture des Copépodes. 174

- Turn - over time et productivité en laboratoire. 175

- Comparaison avec les résultats de la littérature. 185

C. Production en milieu naturel. 187

III. Détermination quantitative des échanges entre niveaux trophiques dans la zone de La Spezia. 195

A. Modèle pour l'étude des relations trophiques. 195

B. Interaction herbivores - carnivores. 199

C. Relations herbivores - phytoplancton. 203

D. Discussion et comparaison à d'autres régions méditerranéennes. 208

Résumé et conclusions 210

CONCLUSIONS GENERALES. 214

RESUME.

SAMENVATTING.

I N T R O D U C T I O N .

Le présent travail s'inscrit dans le cadre des recherches effectuées par le Laboratoire de Fiascherino (Association CNEN - EURATOM) sur les problèmes de contamination radioactive du milieu marin.

Une évaluation précise des risques de contamination, radioactive ou conventionnelle, de la chaîne alimentaire marine requiert un certain nombre d'informations fondamentales. L'importance des différentes espèces dans la constitution quantitative des différents niveaux trophiques doit être déterminée, les principaux réseaux alimentaires assurant l'élaboration et le transfert de la matière organique doivent être caractérisés; enfin sont à définir le rôle et la part qui reviennent dans ces transformations à chacune des espèces écologiquement importantes.

Ces connaissances fixeront un cadre précis aux recherches ultérieures concernant l'influence des substances contaminantes sur le métabolisme des espèces critiques et sur l'accumulation ou le transfert éventuel de ces produits vers les espèces utilisables par l'homme.

Le premier niveau hétérotrophique de la chaîne alimentaire marine comprend un bon nombre d'espèces appartenant au zooplancton.

Qualitativement, le zooplancton de la Méditerranée est relativement bien connu; par contre, très peu de travaux ont été consacrés à des recherches quantitatives. On ne dispose, par exemple, que de données rares et fractionnaires sur le nombre d'organismes par unité de volume, sur leur biomasse ou leur composition chimique élémentaire, sur leur productivité, sur les variations saisonnières ou spaciales de ces paramètres, sur les échanges biologiques, chimiques ou énergétiques possibles entre zooplanctontes et autres composants du milieu marin.

Ce manque d'informations est une conséquence des nombreuses difficultés d'ordre méthodologique qui surgissent à chaque étape de la recherche, celles-ci concernent aussi bien les techniques en mer (appareillage et stratégie d'échantillonnage) que les techniques de recherche en laboratoire (détermination et comptage des organismes, cultures des espèces importantes, analyses de la biomasse ou de la composition chimique).

Au départ de ce travail nous nous sommes proposé un double but:

- d'une part contribuer, par l'étude approfondie de larges zones de mer, à une meilleure connaissance du zooplancton sous les différents aspects quantitatifs et trophiques énumérés ci-dessus;
- d'autre part, mettre au point un ensemble de méthodes et de techniques éprouvées qui faciliteront la recherche ultérieure dans ce domaine.

Dans une première partie seront exposés la méthode originale et les résultats expérimentaux relatifs à l'étude de la composition numérique du zooplancton et de ses variations saisonnières dans la zone de La Spezia (Mer Ligure) pour être ensuite comparés sous ces aspects au Golfe de Tarante (Mer Ionique).

La seconde partie traitera de la transformation de ces données numériques en valeurs pondérales; les variations saisonnières de la biomasse et de la composition chimique élémentaire du zooplancton y seront envisagées.

La troisième partie enfin, traitera du rôle du zooplancton dans l'ensemble de la chaîne alimentaire marine. L'importance écologique et trophique de chaque espèce sera déterminée à partir d'une synthèse des résultats exposés dans les deux premières parties. Les principaux réseaux alimentaires à travers lesquels s'élabore et se transforme la matière organique seront définis en fonction des saisons. La productivité des espèces qui occupent une place prépondérante dans ces réseaux sera déterminée au cours de recherches expérimentales en laboratoire.

L'ensemble des données relatives à l'abondance numérique, à la biomasse et à la productivité des espèces écologiquement importantes, analysées en fonction des réseaux alimentaires auxquels participent ces espèces, permettront une première estimation du mode et

des taux de transfert de la matière organique aux différents niveaux trophiques représentés dans le zooplancton méditerranéen.

PREMIERE PARTIE:

ETUDE DE LA COMPOSITION

DU ZOOPLANCTON ET SES VARIATIONS SAISONNIERES.

Au cours des cinquante dernières années, de nombreuses recherches ont été consacrées à la méthodologie de l'échantillonnage du zooplancton. Une mise au point de ce problème a été réalisée lors du symposium international organisé par le CSIRO (Commenwealth Scientific and Industrial Research Organisation) à Sidney en 1966 (ANONYMES 1969).

L'analyse et la discussion des résultats publiés jusqu'en 1966 montrent la nécessité d'intensifier les recherches d'ordre méthodologique , aucune méthode décrite ne garantissant à l'heure actuelle un échantillonnage absolument quantitatif du zooplancton.

La plupart des techniques ont été mises au point par des auteurs travaillant dans des mers relativement riches en zooplancton. La Méditerranée ayant de tout temps été considérée comme une mer pauvre, il semblait nécessaire d'y adopter des méthodes plus fines et plus précises, de manière à réduire l'incidence de l'erreur méthodologique sur le résultat expérimental. Nous nous sommes attachés à développer pour ce milieu des techniques de prélèvement et de comptage rigoureuses et à en déterminer la marge d'erreur possible.

Le zooplancton de la Méditerranée a été intensément étudié sur le plan de la systématique, de la biologie des espèces, de leur autoécologie et de leur biogéographie. Ces différents domaines ont fait l'objet de mises au point récentes (M.L.FURNESTIN 1968, 1971, J.MAZZA 1967, GAUDY 1970, E.GHIRARDELLI 1971, V.H.SKOLKA 1971, etc..) et des recherches de plus en plus poussées y sont consacrées. Différents auteurs ont appliqué des techniques quantitatives à l'étude de la composition relative du zooplancton et de l'écologie d'espèces isolées en fonction de certains paramètres physico-chimiques, géographiques ou biotiques du milieu. Ainsi GAUDY (1970) a étudié les variations saisonnières du zooplancton du golfe de Marseille, fournissant des données extrêmement précises sur la biologie des différentes espèces de

copépodes et notamment sur la succession des générations au cours du cycle annuel. MAZZA (1967) a rélisé une étude importante sur la biologie et les variations saisonnières du zooplancton en milieu pélagique; VIVES (1966) a étudié sous ces mêmes aspects le zooplancton des côtes de Castellon; GILAT, KANE et MARTIN (1965) celui des côtes de Monaco - Cap Martin; HURE et SCOTTO DI CARLO (1968) le zooplancton de Naples et de l'Adriatique.

Une série de travaux intéresse des zones de mer plus restreintes ou seulement certaines périodes du cycle annuel; ils permettent de comparer la composition relative du zooplancton dans les différentes zones du bassin occidental. Nous citerons: M.BERNARD (1955) et OMALY (1968) pour la région d'Alger, DELLA CROCE (1952,1959, 1963) et SERTORIO (1956) pour la Mer Tyrrhénienne, M.L.FURNESTIN (1960) en province océanique, MASSUTI (1942) pour les Baléares, VUCETIC (1957) pour l'Adriatique.Les régions orientales de la Méditerranée et la Mer Noire ont été étudiées par les auteurs de l'école de Sébastopol (voir revue dans SKOLKA 1971).

Ces travaux ont généralement été réalisés à l'aide de techniques de prélèvement classiques, engendrant des erreurs importantes dans l'estimation quantitative des différents composants du zooplancton. Ces erreurs, reconnues et signalées par les auteurs, étaient acceptées du fait de l'orientation même de leur recherche pour laquelle des valeurs relatives suffisaient.

Une détermination précise de la constitution numérique absolue du zooplancton de la Méditerranée en général, de sa partie occidentale en particulier, en rapport avec le cycle annuel des organismes, ne semble donc pas avoir été réalisée. Nous l'avons tentée dans ce travail, considérant deux volumes de mer importants: en Mer Ligure et en Mer Ionique.

I. METHODOLOGIE ET MILIEU.

A.Problème de l'échantillonnage quantitatif et recherches méthodologiques.

L'évaluation quantitative du zooplancton est tributaire d'un certain nombre de sources d'erreur que l'on peut résumer comme suit: (voir ANONYME 1969)

1) la mesure directe des masses d'eau filtrée est techniquement malaisée, on lui substitue généralement une estimation dont le degré de précision est difficile à apprécier;

2) en dessous d'une certaine taille les organismes devraient passer à travers les mailles du filet, cependant une partie de ces organismes se retrouve dans l'échantillon. Comme ils ne sont retenus que par simple hasard, ils ne peuvent être pris en considération lors du comptage;

3) il est connu que certains organismes peuvent échapper devant l'avancement de l'échantillonneur; il est nécessaire d'apprécier cette cause d'erreur et de la supprimer;

4) la répartition du zooplancton est hétérogène, en essaims; pour être représentatif, l'échantillonnage doit recouper systématiquement ces essaims;

5) les mailles du filet peuvent se combler, modifiant ainsi les caractéristiques de filtrage et de capture de l'appareil;

6) enfin les diverses opérations de division, de comptage et de mensuration des organismes peuvent introduire une erreur importante dans l'évaluation quantitative des populations.

Nous avons cherché un appareillage et une méthode d'échantillonnage qui réduisent au maximum les sources d'erreurs exposées ci-dessus. Ces recherches ont fait l'objet de plusieurs publications partielles (BERNHARD et NASSOGNE 1968, 1972, NASSOGNE et BERNHARD 1968, 1969). Nous les résumerons brièvement.

Recherche d'un échantillonneur.

L'échantillonneur mis au point (Delfino 1) consiste en un filet encastré dans un tube de polyéthylène dont le diamètre est progressivement réduit à la partie antérieure (FIG. 1 a). A la sortie postérieure du tube, un compteur électromagnétique permet d'enregistrer le nombre de révolutions accomplies par une hélice interne

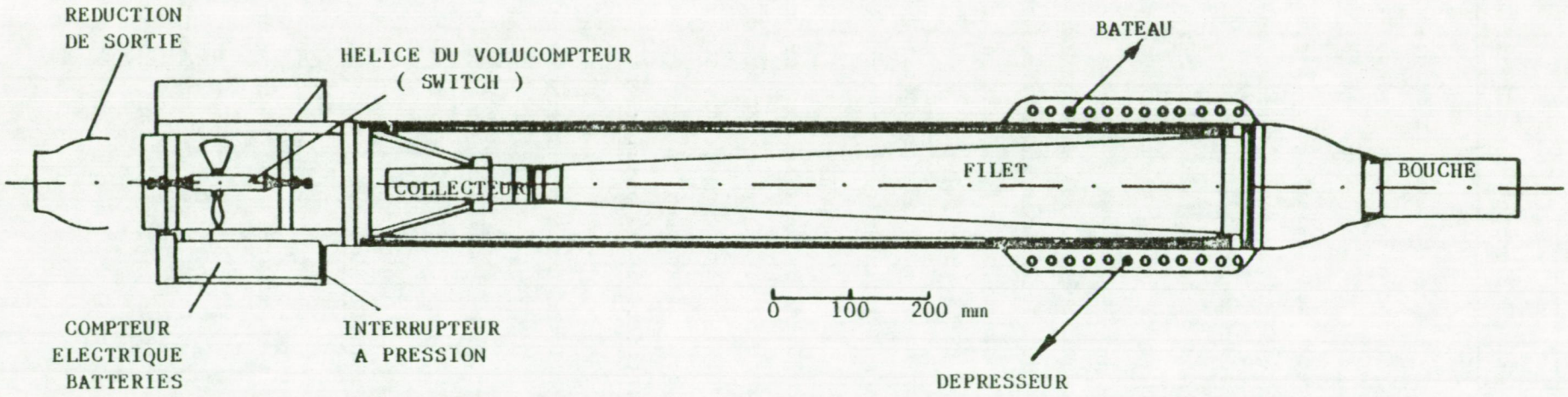


FIG. 1 a Schéma du Delfino I

et située en arrière du filet.

Les avantages de cet échantillonneur sont les suivants:

1) il permet d'échantillonner à de hautes vitesses de trait, jusqu'à 12 noeuds;

2) l'hélice couvre toute la section du tube et reçoit l'entièreté du flux;

3) elle ne reçoit que l'eau effectivement passée à travers le filet;

4) aucun obstacle en tête ou en queue de l'appareil ne peut influencer le passage de l'eau et la mesure du volume filtré;

5) ces appareils peuvent être rassemblés en batterie de 6, permettant ainsi la collection simultanée de plusieurs échantillons ou la comparaison simultanée de plusieurs types de filets (FIG. 1 b).

Ces appareils étalonnés en mer et en laboratoire, permettent une détermination à moins d'1 % près du volume d'eau filtrée. L'efficacité de filtration (1) reste constamment supérieure à 100 % pour les filets testés dont la dimension de mailles varie de 71 à 180 microns (TAB. I); ce fait est dû à l'effet de succion obtenu grâce à l'évasement en arrière de l'ouverture antérieure de l'appareil. Il peut être réduit ou amplifié en variant le diamètre de la sortie du tube.

A la vitesse de 7 noeuds et pour des distances de trait de 2 Km., aucun comblement (clogging) ne se produit avec les filets dont la dimension de mailles est de 71 µ ou plus. Il se produit généralement avec les filets de 20 et 53 µ (FIG. 2).

Evitement du filet par les organismes (Avoidance).

Une série d'expériences en mer a démontré qu'une augmentation de la vitesse de trait réduit la possibilité pour certains organismes d'échapper au filet. On a pu observer que le nombre d'organismes capturés par mètre cube filtré s'accroît régulièrement lorsque la vitesse passe de 2 à 4 - 5 noeuds (FIG. 3), pour atteindre un plateau qui se maintient jusqu'à 12 noeuds, vitesse maximum testée.

---

(1) Efficacité de filtration:

$$\frac{\text{section de la bouche du Delfino} \times \text{longueur du trait}}{\text{volume effectivement filtré}} \times 100$$

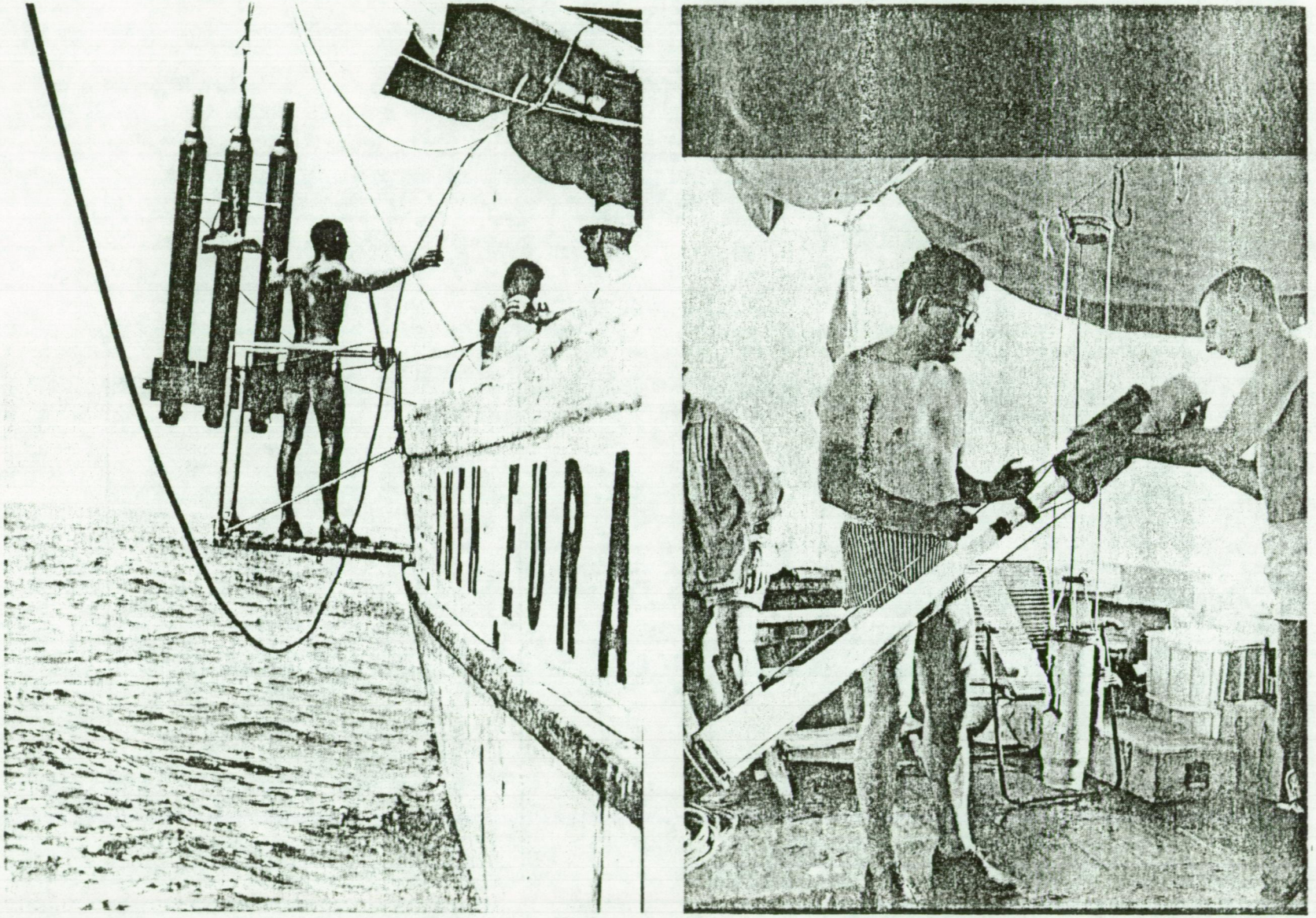


FIG. 1 b Largage d'une batterie de Delfino I. Partie interne de l'échantillonneur.

TAB. I Porosité,coefficient de filtration (en %) et réduction dans l'efficience de filtration (en %) du Delfino I muni de différents filets à 7 noeuds.

Dimension de la maille en μ	Porosité	Coefficient de filtration %	Réduction de l'efficience %
sans filet		137	
180	0,46	125,8	8,2
150	0,42	125,2	8,6
125	0,30	124,9	8,8
100	0,28	124,5	9,1
71	0,26	126,8	7,4
53	0,23	118,8	13,3
20	0,18	89,6	34,6

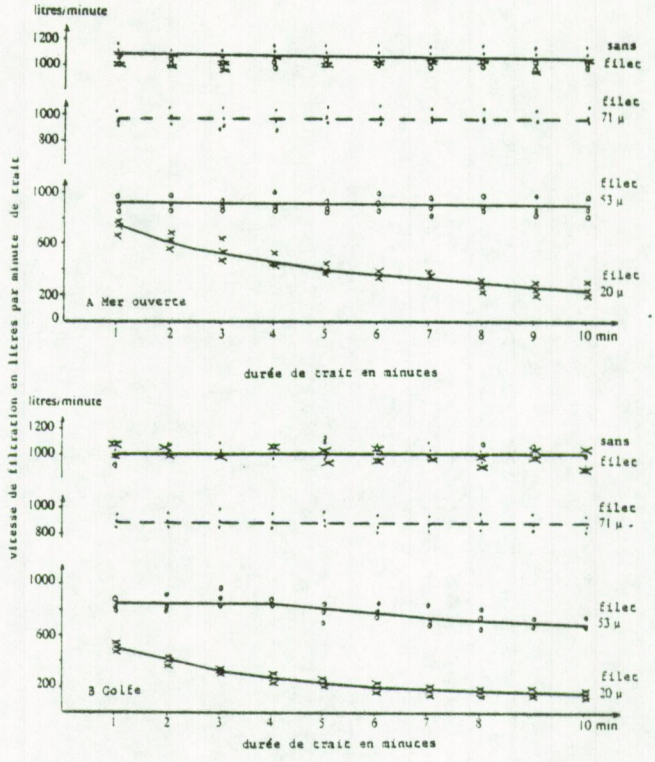


FIG. 2 Effet de l'entassement des filets de 21, 53 et 71 µ de vide de maille. Volume filtré : litres par unité de temps (minute) en fonction de la durée du trait (minutes).

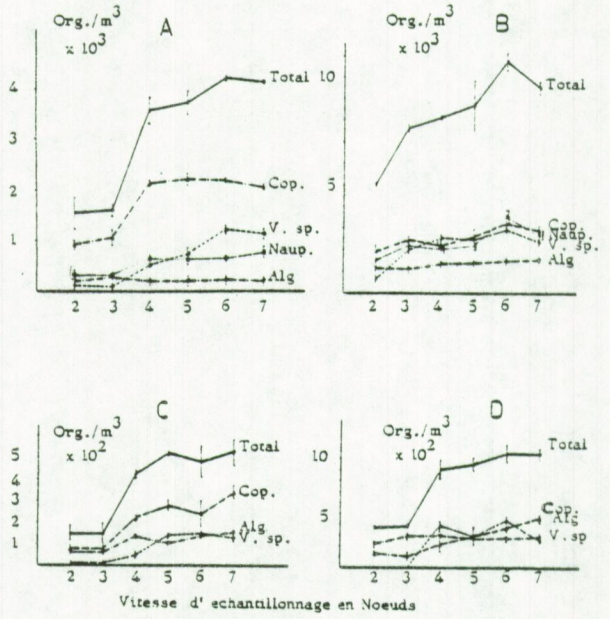


FIG. 3 Effet de la vitesse de trait sur l'échantillonnage du zooplancton total et de ses divers constituants: Copépodes (Cop.), Nauplii (Naup.), non Copépodes (V.sp .) et Algues (Alg.) retenus dans un filet de 71 µ.

A: organismes > 85 µ (29.IX.67) C: organismes > 200 µ (29.XI.67)

B: organismes > 85 µ (31. I.68) D: organismes > 200 µ (31. I.68)

Il est important de noter que 50 % seulement des organismes capturés à 7 noeuds se retrouvent dans les échantillons prélevés à 2 noeuds (FIG. 4), vitesse généralement adoptée pour les filets coniques traditionnels et certains échantillonneurs couramment employés, tel que le Clarke Bumpus.

Passage des organismes à travers les mailles. (Escapment)

Nous avons tenté de déterminer par filtration en laboratoire la taille minimum que devait avoir un organisme pour être certainement retenu par une dimension de maille déterminée. Nous ne sommes arrivés à aucun résultat reproductible; nous avons alors eu recours à l'expérimentation en mer pour définir avec précision le minimum de rétention d'une série de filets différents: 20, 53, 71, 100, 125, 150, 180, 200 µ de vide de mailles.

Dans ce but, des pêches simultanées ont été effectuées avec des filets de maille différente.

Lors de chaque trait, 2 filets d'une dimension de maille déterminée étaient comparés à 2 filets de 71 µ considérés comme filets standards de comparaison.

Lors du comptage des échantillons, les organismes ont été mesurés et répartis en différents groupes suivant leur largeur maximum: organismes plus larges que 30, 60, 85, 100, 150, 200, 250, 300 µ. Le nombre d'organismes dans le filet à tester était exprimé en % du nombre d'organismes rencontrés dans les filets standards de 71 µ. Pour chacun de ces groupes, on a pu déterminer quelle était la dimension maximale de la maille qui le retenait complètement.

Ainsi dans l'exemple fourni, (FIG. 5) on peut constater que les filets de 20, 53 et 71 µ retiennent la même proportion d'organismes > 85 µ; par contre, ces organismes sont moins nombreux dans les filets de 100 µ. Les filets de 20 à 125 µ retiennent la même proportion d'organismes > 200 µ.

Inversément pour chaque dimension de maille, il a été possible de déterminer la dimension minimale des organismes intégralement retenus ou en d'autres termes, son minimum de rétention. Pour l'exemple cité, on voit que la taille minimum de l'organisme retenu dans le filet de 71 µ est de 85 µ; le minimum de rétention du filet de 125 µ est de 200 µ.

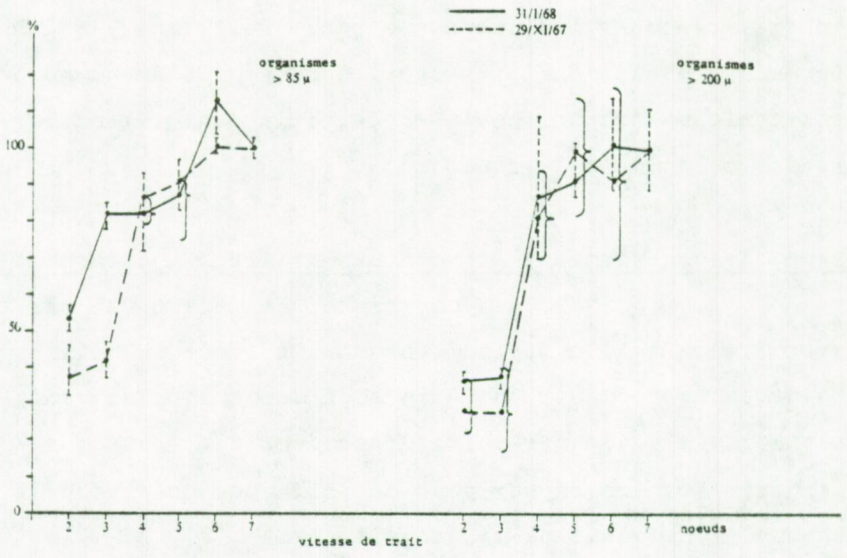


FIG. 4 Efficience relative d'échantillonnage en fonction de la vitesse de trait. Le nombre d'organismes échantillonnés aux différentes vitesses est exprimé en pourcentage du nombre d'organismes capturés à 7 Noeuds.

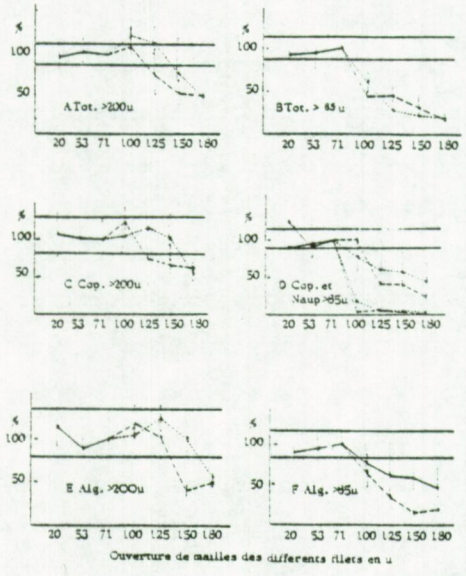


FIG. 5 Influence du vide de maille sur la rétention des organismes à 7 Noeuds. Le nombre d'organismes capturés par les différents filets est exprimé en pourcentage des organismes retenus dans les filets de 71 µ de vide de maille.

A et B : plancton total; C : Copépodes; D : Copépodes et Nauplii;

E et F : Algues.

Organismes > 85 µ (B - D - F) et > 200 µ (A - B - C)

– – – – – – – Sortie du 25. II.68

..... Sortie du 25.III.68

——————— Sortie du 19. IV.68

Pour l'ensemble des filets testés, la taille minimum de rétention est supérieure aux dimensions de la maille du filet.(FIG. 6) Ce phénomène s'explique par la compression des organismes sur le filet. La relation entre dimension de mailles et minimum de rétention est quasiment linéaire.

Ces expériences ont permis de mettre en évidence la place importante que les organismes de petites tailles occupent dans le plancton méditerranéen et par là la nécessité d'échantillonner à l'aide de filets à mailles étroites.

Le tableau II donne un exemple de la répartition des organismes suivant leur taille. On constate que plus de 90 % des organismes sont plus petits que 200 µ et peuvent en partie passer à travers les mailles d'un filet de 125 µ ou plus; 45 %, pour la plupart Nauplii de Copépodes, ont une taille inférieure à 85 µ et peuvent échapper aux filets à mailles de dimensions supérieures à 71 µ. 30 % des Nauplii n'atteignent pas 60 µ et ne peuvent être retenus que par des filets à mailles de 20 µ .

La largeur minimum des métazoaires du zooplancton est de 30 µ environ, largeur rencontrée uniquement dans les oeufs de Copépodes.

Méthode d'échantillonnage adoptée.

L'ensemble de ces recherches nous a conduit à adopter pour la suite du travail la méthode d'échantillonnage suivante: à chaque point de prélèvement une batterie de 6 "Delfino" est trainée horizontalement à la vitesse de 7 noeuds sur une distance de 2 Km., déterminée à l'aide d'une bouée portant un écran radar. Deux Delfino sont munis de filets de 20 µ, deux de filets de 71 µ, deux dépourvus de filets servent de contrôle. Le volume d'eau filtrée par chaque appareil est de 7 mètres cubes environ.

Au laboratoire, les échantillons sont subdivisés dans un cylindre de Gibbons (S.G.GIBBONS 1933); un sous-échantillon est porté par fractions successives dans la gorge d'un "Rotary counter" de Warren (GILAT, KANE et MARTIN 1965) et les organismes sont déterminés, mesurés et comptés sous le microscope à dissection muni d'oculaires calibrés.

Lors du comptage des échantillons prélevés à

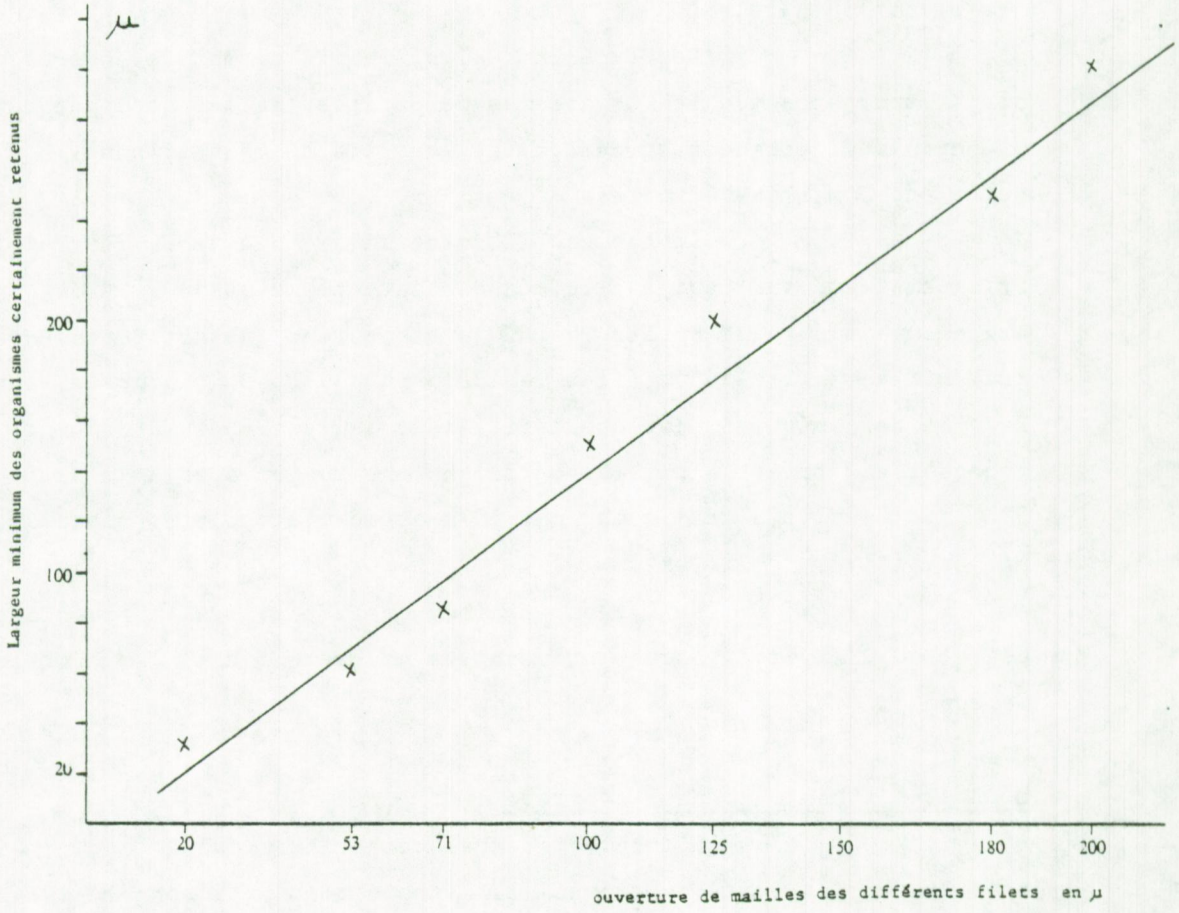


FIG. 6 Relation entre la dimension de vide de maille et la taille minimum des organismes certainement retenus dans le filet à 7 Noeuds.

TAB. II Distribution des organismes du plancton en fonction de leurs dimensions (Zone de La Spezia).

Mailles de 21 µ (19.IV.68)	Total > 30 µ		30 µ > org. < 60 µ		60 µ > org. < 85 µ		85 µ > org. < 200 µ		org. > 200 µ	
	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%
Copépodes	2.772	100	0	0	882	31,8	1.512	54,5	378	13,7
Nauplii	11.592	100	3.843	33,1	1.323	12	6.426	55,4	0	0
Non Copépodes	1.638	100	0	0	252	16	1.134	69,3	252	15,4
Algues	4.095	100	0	0	882	21,2	1.890	46,2	1.323	32,3
Total	20.097	100	3.843	19,1	3.339	16,6	10.962	54,6	1.953	9,7

Mailles de 71 µ (25.III.68)	Total > 85 µ		85 µ > org. < 150 µ		150 µ > org. < 200 µ		200 µ > org. < 250 µ		org. > 250 µ	
	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%
Copépodes	11.451	100	9.033	78,9	797	7	1.486	12,9	135	1,2
Nauplii	10.083	100	9.979	99	36	0,36	68	0,63	0	0
Non Copépodes	3.234	100	453	14	2.077	64,2	480	14,8	224	6,9
Algues	13.884	100	12.308	88,6	309	2,2	485	3,5	782	5,6
Total	38.652	100	31.773	82,2	3.219	8,3	2.519	6,5	1.141	2,95

Mailles de 21 µ (12.V.69)	Total > 30 µ		30 µ > org. < 60 µ		60 µ > org. < 85 µ		85 µ > org. < 250 µ		250 µ > org. < 300 µ		org. > 300 µ	
	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%
Copépodes	1.338	100	0	0	0	0	1.171	87,5	71	5,3	96	7,1
Nauplii	4.518	100	2.518	55,7	1.007	22,2	993	21,9	0	0	0	0
Non Copépodes	6.239	100	5.185	83,1	237	3,7	524	8,3	42	0,6	251	4
Algues	14.075	100	2.218	15,7	1.920	13,6	8.919	63,3	300	2,1	718	5,1
Total	26.171	100	9.921	37,9	3.165	12	11.607	44,3	413	1,5	1.065	4

Mailles de 71 µ (29.II.68)	Total > 85 µ		85 µ > org < 200 µ		org. > 200 µ	
	org/m^3	%	org/m^3	%	org/m^3	%
Copépodes	2.425	100	2.061	84,9	364	15
Nauplii	4.304	100	4.287	99,6	17	0,3
Non Copépodes	536	100	439	81,9	97	18
Algues	2.771	100	2.443	88,1	328	11,8
Total	10.038	100	9.232	91,9	806	8

l'aide de filets de 20 µ, les organismes sont répartis en 3 groupes: organismes >30 µ, >85 µ et > 200 µ. Pour les échantillons des filets de 71 µ, on distingue les organismes >85 µ et > 200 µ. Chaque prélèvement fournit donc 2 répétitions pour les organismes > 30 µ et 4 pour les organismes >85 µ et 200 µ.

La détermination a été effectuée au niveau de l'espèce lorsque la diagnose ne requérait pas de dissection ou l'usage d'un microscope plus précis que le microscope à dissection. Lorsqu'il s'agissait d'organismes peu importants sur le plan de l'étude quantitative, nous n'avons pas cherché à pousser la précision à ce niveau.

La détermination des Copépodes a été effectuée en suivant la clef simplifiée établie par NEUNES(1965a,b).Une clef pour la détermination rapide des Nauplii des Copépodes les plus importants a été partiellement établie et permet de déterminer le genre de la plupart des Nauplii.

La population en zooplancton est exprimée en nombre d'organismes par mètre cube d'eau filtrée, il est cependant évident que certaines espèces peu abondantes n'apparaissent pas dans nos relevés par suite du fractionnement de l'échantillon avant le comptage; elles n'interviennent d'ailleurs que très peu dans la composition quantitative qui nous intéresse ici.

Précision de la méthode.

Une étude statistique a été réalisée sur plusieurs séries de pêches effectuées dans la même masse d'eau à l'aide d'une batterie de 6 Delfino tractés entre 2 bouées portant un écran radar.

Les organismes échantillonnés ont été mesurés, comptés et répartis en 4 groupes: Nauplii de Copépodes, Copépodes, Non Copépodes et Algues. La variation entre échantillons a été étudiée statistiquement, en fonction des différentes sources d'erreurs possibles pour chacun des 4 groupes et pour le total (TAB. III a).

Exprimée sous forme de coefficient de variation de la moyenne, l'erreur globale sur l'estimation de la population au terme de toutes les opérations d'échantillonnage et de comptage fluctue entre 5 et 29 % suivant le groupe d'organismes considérés.

Ces valeurs sont faibles comparées aux erreurs obtenues lors de l'emploi de méthodes classiques dont le coefficient de

TAB. III a Détermination de l'erreur d'échantillonnage. Analyse de variance sur 29 traits effectués dans des masses d'eau différentes à l'aide de 2 delfino couplés portant des filets identiques (ouverture de maille variant de 21 à 200 µ, seuls ont été comptés les organismes de dimensions supérieures au minimum de rétention du filet).

Sources de variance	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Paramètre estimé σ	F (Snedecor)	Coeff. de var.sur résid. + filets
NAUPLII $\bar{X} = 532$						
Entre traits différents	32.887.746	28	1.174.562	1.083		
Entre 2 filets couplés	23.885	1	23.885	154	1,85 N.S.	
Résiduelle	361.272	28	12.902	113		
Résid. + filets couplés	385.157	29	13.281	115		21,6 %
COPEPODES $\bar{X} = 400$						
Entre traits différents	10.729.139	28	383.183	619		
Entre 2 filets couplés	2.941	1	2.941	54	0,78 N.S.	
Résiduelle	136.785	28	4.885	69		
Résid. + filets couplés	139.726	29	4.018	70		17,5 %
NON COPEPODES $\bar{X} = 291$						
Entre traits différents	6.812.807	28	243.314	493		
Entre 2 filets couplés	9.493	1	9.493	97	1,41 N.S.	
Résiduelle	188.101	28	6.717	81		
Résid. + filets couplés	197.594	29	6.813	83		28,5 %

Sources de variance	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Paramètre estimé σ	F (Snedecor)	Coeff. de var.sur résid. + filets
ALGUES $\bar{X}$ = 478						
Entre traits différents	14.592.308	28	521.153	721		
Entre 2 filets couplés	12.663	1	12.663	112	1,80 N.S.	
Résiduelle	196.302	28	7.010	83		
Résid. + filets couplés	208.965	29	7.205	85		17,8 %
TOTAL $\bar{X}$ = 1.670						
Entre traits différents	169.348.380	28	6.048.156	2.459		
Entre 2 filets couplés	119.529	1	119.529	345	2,23 N.S.	
Résiduelle	1.499.723	28	53.561	231		
Résid. + filets couplés	1.619.252	29	55.836	236		14,1 %

Conclusions:

1) aucune différence significative entre 2 filets tractés simultanément;

F 1,28, 0,90 : 2,89
0,95 : 4,20
0,99 : 7,64

2) l'erreur d'échantillonnage varie de 15,4 à 28,4 % du total suivant le groupe d'organismes considérés.

variation entre échantillons fluctue couramment de 40 à 300 % (CASSIE voir ANONYMES 1969, WIEBE 1968).

Nous avons cherché à définir parmi les sources d'erreurs possibles, celles qui plus importantes pourraient être partiellement éliminées. La variations entre les échantillons prélevés dans la même masse d'eau a différentes origines: une première origine est à rechercher dans l'imperfection de l'appareillage (mesures des masses d'eau filtrées, " avoidance ", " escapment ", " clogging ", etc...). Ces sources d'erreur affectent chaque échantillon d'une manière non systématique, accroissant ainsi la variabilité entre échantillons théoriquement identiques. Elles aboutissent à une sous-estimation de la population échantillonnée, mais ce taux de sous-estimation est variable d'un prélèvement à l'autre. Les recherches méthodologiques exposées précédemment avaient pour but de supprimer, ou tout du moins de réduire fortement, l'incidence de ces facteurs.

Le comptage des organismes constituant l'échantillon est la seconde source d'erreur possible. Une analyse statistique effectuée entre sous-échantillons d'un même prélèvement démontre qu'aucune différence significative n'apparaît entre eux(TAB.IIIb). La division de l'échantillon ne semble donc pas une source d'erreur probable. L'erreur résiduelle entre les sous-échantillons représente moins de 5 % de la moyenne générale; elle doit être attribuée au comptage lui-même et se situe entre les limites de confiance inférieures et supérieures déterminées par LUND et AL.(1958) en fonction du nombre total d'organismes comptés.

Si l'on soustrait de l'erreur globale la variabilité dûe au comptage(environ 5 %), on peut supposer que, vu la précision dans les techniques de prélèvement, la différence est à attribuer en majeure partie à la variabilité intrinsèque du milieu échantillonné qui semble ainsi constituer la source principale de variation constatée entre échantillons. Cette variabilité est dûe probablement à une hétérogénéité assez marquée dans la microdistribution des organismes.

Il apparaît nettement que les résultats obtenus par notre méthode soient difficilement comparables aux résultats obtenus par des méthodes plus classiques. Il ne semble pas possible de déterminer avec une précision acceptable des facteurs de correction

TAB. III b Analyse de l'erreur dûe à la division d'un échantillon et au comptage des organismes.

Division de l'échantillon.

Un échantillon a été divisé en quarts; 3 de ces aliquotes ont été divisées de nouveau en 8. Pour chacune de ces 3 aliquotes ($\frac{1}{4}$), 5 sous échantillons ($\frac{1}{32}$) ont été comptés.

Une analyse de variance a été effectuée en vue de déterminer la variation entre aliquotes ($\frac{1}{4}$) et entre sous échantillons ($\frac{1}{32}$).

Nombre d'organismes moyen $\overline{X}$ = 4.037

Source de Variance	Somme des Carrés	Degré lib.	Carré moyen	Paramètre estimé	F
Entre aliquotes	41.223	2	20.611	143	0,795 N.S.
Résiduelle	310.926	12	25.910	160	
Total	352.149	14	25.153	159	

Conclusions:

- coefficient de variation calculé sur le total CV = 3,96 %;
- différence entre aliquotes non significative ($F < 1$)

destinés à standariser les résultats indépendamment de la méthode; en effet, l'erreur inhérente à chacune des méthodes généralement employées en Méditérranée n'est pas systématique mais fluctue au gré des conditions du milieu.

Une lacune générale de ces méthodes est la méconnaissance du volume d'eau exactement filtré. Celui-ci ne dépend pas seulement de la distance sur laquelle a été traîné l'appareil mais il est influencé par l'entassement des mailles du filet qui varie d'une région à l'autre et d'une saison à l'autre en fonction de la richesse et de la nature du plancton et notamment du phytoplancton. Une autre lacune est la possibilité qu'ont les organismes d'éviter le filet: nos expériences démontrent que la quantité de zooplanctontes échantillonnés par mètre cube peut augmenter de 5 fois lorsque la vitesse passe de 2 à 4 - 5 noeuds. Ce coefficient ne peut cependant pas être adopté car lorsqu'on augmente la vitesse,la possibilité pour les organismes de passer à travers les pores du filet augmente également et les différents auteurs n'ont jamais tenu compte lors de leur comptage du minimum de rétention de l'appareil employé. Ajoutons enfin que généralement tous les organismes présents dans l'échantillon ont toujours été considérés dans leur totalité sans distinction de taille, même pour les plus petits qui n'étaient retenus qu'accidentellement.

NEUNES (1966) a tenté de définir expérimenta--lement les facteurs de correction dont devraient être affectés les résultats obtenus par des engins de pêche traditionnels comparés à un échantillonneur rapide qui fut le prototype du Delfino. Il retrouvait dans le Clarke Bumpus 30 % des organismes échantillonnés par le Delfino et 10 à 15 % seulement de ces organismes dans les filets coniques classiques. Ces valeurs varient probablement en fonction des conditions du milieu et ne peuvent représenter qu'un ordre de grandeur de la sous-estimation possible des populations zooplanctoniques échantillonnées à l'aide des techniques en usage en Méditerranée.

B. Description des deux zones d'échantillonnage.

Les caractéristiques géographiques, physiques et chimiques de la zone de La Spezia ont été décrites en détail par les différents chercheurs de notre laboratoire. La zone de Tarante est l'objet d'un programme détaillé de recherches (Rapports annuels 1959 à 1970 voir BERNHARD et AL.).Nous résumerons très brièvement ces données.

La salinité ne semble pas être un paramètre important dans la biologie du zooplancton: en effet elle fluctue de 37 à 38 °/oo dans les deux zones.

L'étude des courants, abordée en 1969, met en évidence l'existence de nombreux micro-courants locaux dont l'intensité et la direction fluctuent constamment. Ces micro-courants semblent revêtir une importance plus grande que les éventuels courants dominants dont l'existence n'est pas encore parfaitement définie.

L'évolution du phytoplancton a fait l'objet d'études approfondies au cours de plusieurs cycles annuels (BERNHARD et RAMPI 1965, 1967; BERNHARD, RAMPI et ZATTERA 1967, 1969). Ces auteurs, après avoir mis en évidence la très forte hétérogénéité dans la microdistribution du phytoplancton, ont étudié les fluctuations annuelles des espèces déterminables par la méthode de comptage optique d'UTERMOHL et des formes naines ou fragiles reconnaissables uniquement par une méthode de culture (Most Probable Number). Leurs résultats mettent en évidence une succession de périodes d'abondance, ne se répétant pas d'une manière absolument identique d'une année à l'autre. Il semble malaisé de définir un cycle annuel du phytoplancton. Nos propres observations obtenues par le comptage des algues retenues dans les filets conjointement au zooplancton montrent un maximum printanier au cours des mois de mars - avril, suivi d'une période d'appauvrissement en juillet - août; les mois d'octobre à décembre sont caractérisés par une seconde efflorescence assez nette. La population algale est ensuite fortement réduite durant les mois d'hiver (de décembre à février). Il ne s'agit évidemment que de formes phytoplanctoniques de grandes dimensions, plus larges que 30 µ, représentées par des espèces variées de Péridiniens, Coscinodiscus, Ceratium et Rhizosolenia.

L'évolution thermique de la zone de La Spezia est rèlativement comparable à ce qui a été observé en d'autres secteurs

de la Méditerranée: les mois de janvier et février coïncident avec le minimum thermique annuel qui d'une année à l'autre varie entre 12 et 15° C. La température superficielle s'élève au cours des mois de mars - avril durant lesquels elle dépasse généralement 16 ° C. Une température de 20 ° C est atteinte en juin - juillet et le maximum annuel, environ 23 °C, en août. Au cours de ces mois une stratification thermique apparaît mais seuls les mois d'août et septembre sont caractérisés par la présence d'une thermocline stable. Cette thermocline apparaît à une profondeur de 20 à 30 mètres en août et s'enfonce progressivement jusqu'à une soixantaine de mètres en octobre. D'octobre à décembre, la température s'abaisse lentement et la thermocline disparaît.

Les mesures effectuées contemporainement dans le golfe de Tarante et dans la zone de La Spezia laissent prévoir une évolution similaire bien que la température à Tarante soit légèrement supérieure aux températures de La Spezia.

C. Stratégie d'échantillonnage et traitement des informations.

Le facteur limitant de tout échantillonnage est principalement le facteur temps: temps passé en mer et surtout temps consacré au comptage des échantillons. Une extension de l'échantillonnage dans l'espace limite la possibilité de la répéter dans le temps et vice versa. L'orientation de ce travail n'était pas écologique, il s'agissait avant tout d'une étude quantitative globale du zooplancton que nous voulions généralisable à une portion de mer la plus large possible et considérée au cours d'un cycle annuel. Nous avons donc décidé d'étendre notre échantillonnage dans l'espace tout en réduisant la répétition dans le temps; limitant ainsi l'incidence de l'hétérogénéité du milieu marin sur nos résultats.

La zone retenue est située en mer ouverte en face des " Cinque Terre " (La Spezia) FIG. 7. Elle représente un quadrilatère de 20 Km. de côté entre les bathimétriques de 50 à 300 mètres. Les stations de prélèvements, une quinzaine, sont situées aux points d'intersection de parallèles et de perpendiculaires au rivage qui découpent ce quadrilataire en portions égales. A chaque station 3 profondeurs ont été retenues: 20, 50 et 100 mètres. Une campagne

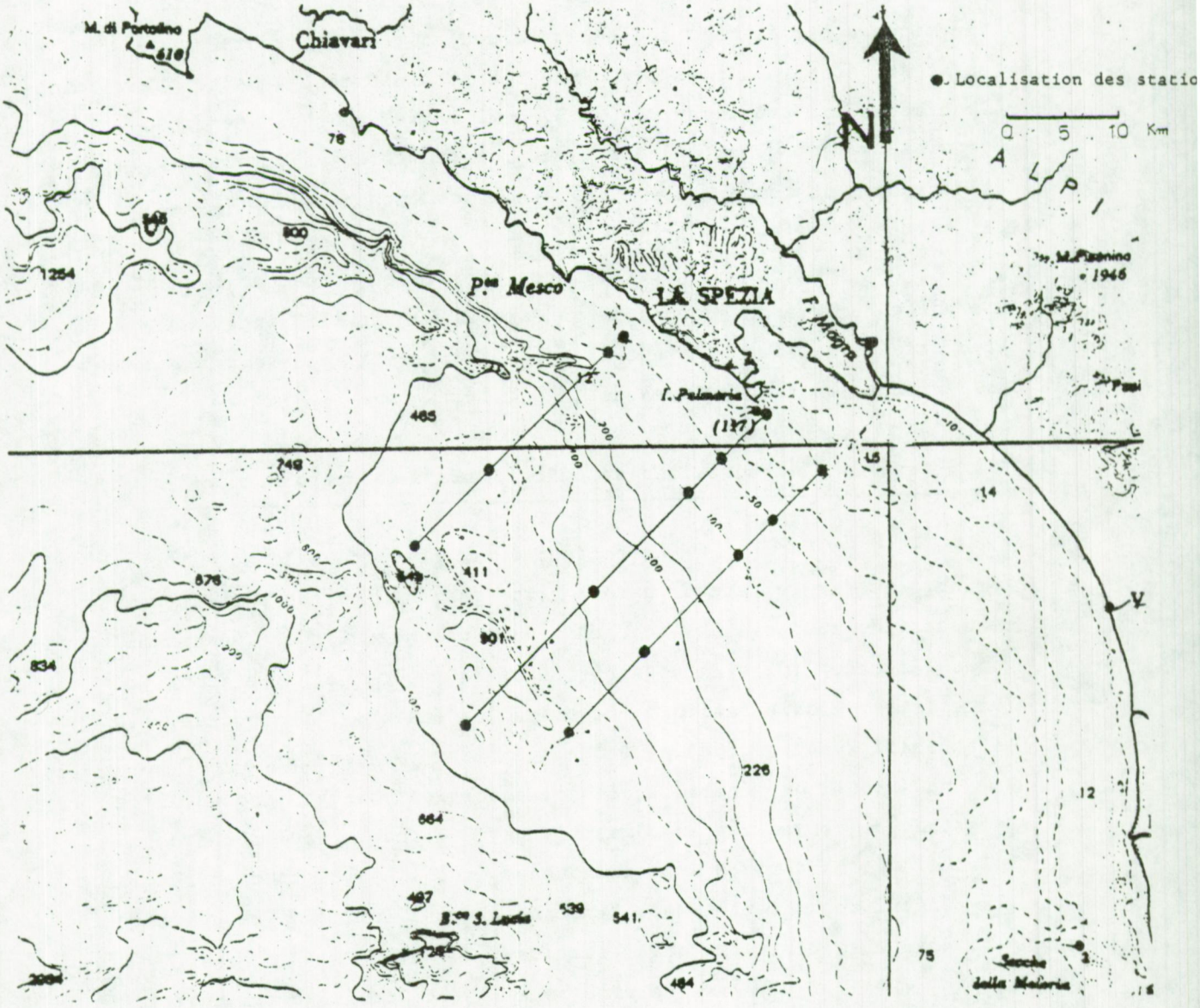


FIG. 7 Zone d'échantillonnage de La Spezia.

d'échantillonnage durait 3 à 4 jours et nécessitait le comptage de 150 à 200 échantillons.

Les campagnes effectuées sont au nombre de 12 elles se succèdent de deux en deux mois, de janvier 1968 à juillet 1969. Pour certaines d'entre elles, certaines stations ont dû être négligées. Plus de 400 prélèvements ont été ainsi effectués; chaque prélèvement a donné lieu en moyenne à 2 relevés pour les organismes plus larges que 85 et 200 µ (2 filets de 71 µ) et à 2 relevés pour les organismes plus grands que 30 µ (2 filets de 20 µ).

A titre de comparaison, une zone semblable a été par 2 fois échantillonnée dans le golfe de Tarante, en mer ionienne (FIG.8). La disposition et le nombre de stations sont comparables au quadrillage adopté à La Spezia. La plupart de ces campagnes s'inscrivaient dans le cadre d'une étude générale du laboratoire de Fiascherino sur les facteurs biologiques, physiques et chimiques de ces 2 zones.

Chacune des 12 campagnes d'échantillonnage comporte un nombre élevé de relevés. Au sein d'une même campagne de nombreux facteurs de variation peuvent influencer la répartition du zooplancton; sont notamment à envisager: la position géographique (latitude, longitude, profondeur), la localisation dans le temps (jour et heure). A ces facteurs extérieurs au milieu, s'ajoutent les facteurs internes tels que propriétés physiques et chimiques du milieu, les courants, etc...

L'élaboration d'un modèle mathématique complexe, permettant de définir l'influence de chacun des facteurs écologiques sur la répartition du zooplancton et surtout leurs interactions, est envisagée. Dans un premier stade, nous nous bornerons à considérer chaque campagne comme un ensemble d'échantillons prélevés dans un volume hétérogène dont l'hétérogénéité se répète d'une campagne à l'autre. Pour chaque campagne ont été déterminées,au niveau de l'espèce et des groupes de taille d'une même espèce, les valeurs moyennes de leur abondance, de leur présence et de leur dominance caractérisées par leurs limites de variation et leur déviation standard.

Les paramètres que nous employons pour caractériser les populations de zooplancton doivent être interprétés dans leur acceptation suivante:

- l'abondance moyenne exprime le nombre moyen d'individus par mètre cube,

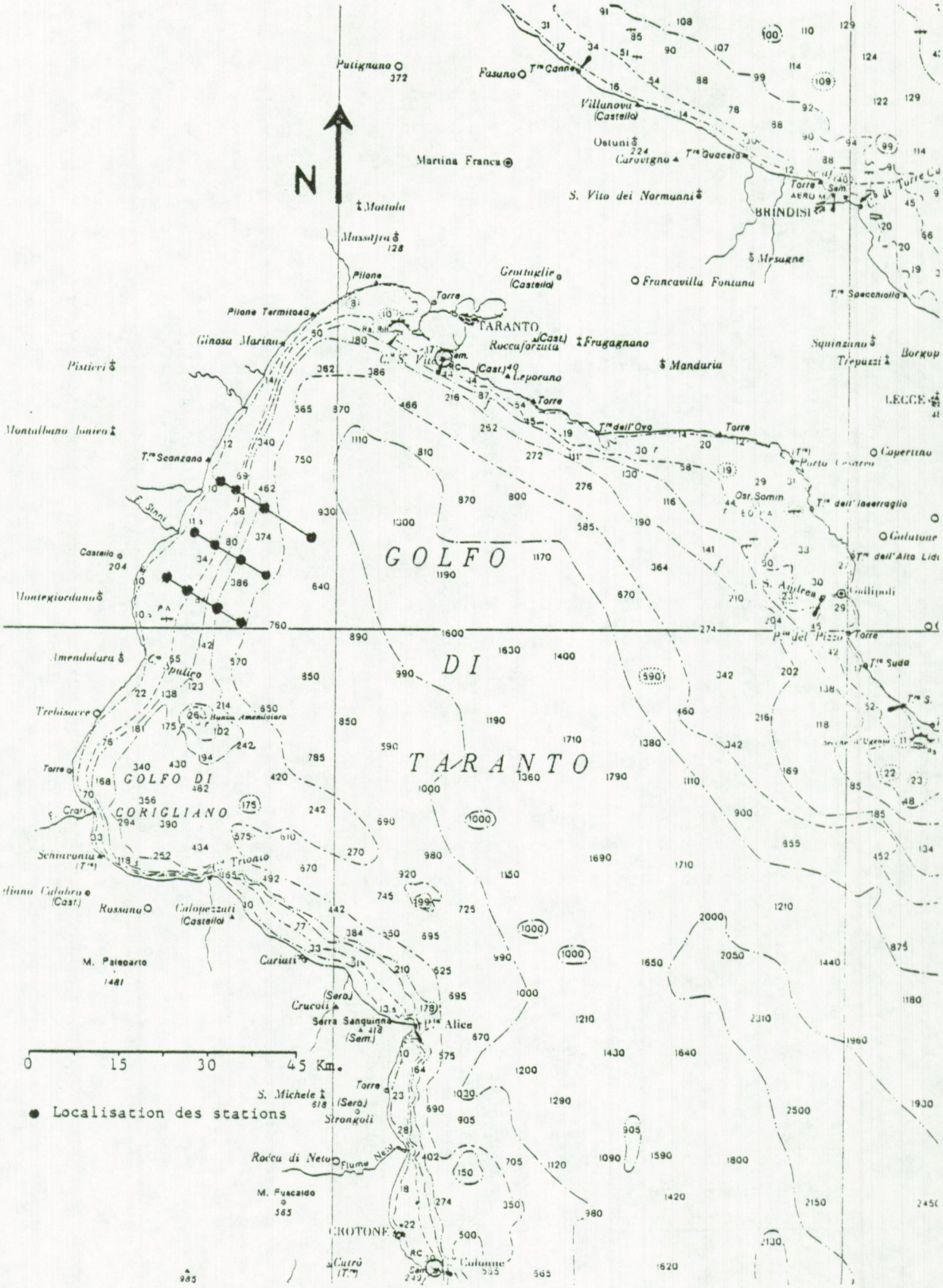


FIG. 8 Zone d'échantillonnage dans le Golfe de Tarante.

calculé sur l'ensemble des relevés d'une même campagne;

- le pourcentage de fréquence exprime le pourcentage de prélèvements d'une même campagne dans lesquels l'espèce est présente;
- la dominance relate le pourcentage que représentent les organismes d'une même espèce donnée dans l'ensemble de la population (dominance moyenne) ou dans un groupe d'espèces (dominance moyenne partielle).

II. EXPOSE ET DISCUSSION DES RESULTATS.

A. Le zooplancton de la zone de La Spezia.

Composition faunistique.

Un examen de l'ensemble des relevés permet de caractériser faunistiquement la zone étudiée en mer ligurienne.
Le tableau IV donne la liste des espèces rencontrées avec pour chacune d'elles l'abondance moyenne maximum (Nbr d'org./m^3) et le pourcentage maximum de fréquence observés au cours de l'ensemble des campagnes.

Les Copépodes dominent les autres groupes; 42 espèces ont été dénombrées et se répartissent en 22 familles. DELLA CROCE (1952) signalait pour la même région 22 familles et 56 espèces. La plus importante de ces familles est celle des Pseudocalanidae (3 espèces). Clausocalanus arcuicornis est constamment le plus dense tout au long de l'année et Ctenocalanus vanus quoique moins important en nombre est une espèce pérenne. Les Paracalanidae sont représentés par 4 espèces parmi lesquelles Calocalanus styliremis se distingue comme dominante et pérenne. Les Centropagidae (3 espèces) fournissent une espèce dominante: Centropages typicus; les Oithonidae (3 espèces) et les Corycaeidae (3 espèces) ont chacun une espèce dominante tout au long de l'année: Oithona helgolandica et Corycaeus clausi. A certaines époques les Oithonidae sont quantitativement représentés par Oithona nana que nous n'avons généralement pas distingué de Oithona helgolandica. Les Oncaeidae dont nous n'avons pas distingué les deux espèces lors du comptage (Oncaea mediterranea et media) constituent une des familles importantes et par sa densité et par sa présence quasi permanente dans les relevés. L'importance de ces 2 espèces et des Oithonidae a été sous-estimée par certains auteurs, à cause peut-être de leur petite taille qui leur

TAB. IV Liste des espèces relevées dans le zooplancton de La Spezia et de Tarante avec leur dominance et leur fréquence maxima. (+ = moins de 20 organismes par mètre cube ou moins de 10 % de fréquence)

		Nbre/m^3 max.	Fréquence max.%	Remarques.
PROTOZOAIRES.				
Acanthaires	Var. sp. indét.	2.400	100	pérenne
Radiolaires	Aulacantha scolymantha. Haeck	+	+	pérenne
	Cannobelos cavispicula. Haeck	+	+	"
Foraminifères	Globigerina bulloïdes. d'Orbigny	600	100	pérenne
	Orbulina universa. d'Orbigny	+	+	"
Tintinnides	Tintinnopsis sp.	10.000	100	pérenne
	Codonella sp.	+	+	"
	Favella sp.	+	+	"
COELENTERES.				
Siphonophores	Sulculeolaria quadrivalvis. Blainville	+	+	rare
	Hippopodius hippopus	+	+	"
	Muggiaea kochi. Will	+	+	pérenne
	Lensia conoïdea. Kef et Ehlers	+	+	"
	" subtilis. Chun	+	+	IV - VI 1969
	Chelophyes appendiculata. Eschs	+	+	pérenne
	Rosacea cymbiliformis. Delle Chiaje	60	22	VI 1968
	Abilopsis tetragona. Otto	+	+	pérenne
	Bassia bassensis. Qu. et G.	+	+	rare
	Monophyes irregularis. Claus	+	+	"
	Sphaeronectes kollikeri. Huxley	+	+	"
	Halistemma rubra. Vogt	+	+	X - XII 1968
	Liriope tetraphylla. Cham. et Eysenhard	+	+	pérenne
	Aglaura hemistoma. Peron et Lesueur	+	+	"
	Eudoxoides spiralis. Bigelon	"	"	"
	Diphyes dispar. Cham. etEysenhard	+	+	rare
POLYCHAETES.				
	Lopadorhinchus sp.	+	+	VII 1968
	Tomopteris larvae	180	100	pérenne
	Hesione sp.	+	100	"
CRUSTACES.				
Cladocères	Penilia avirostris. Dana	+	60	pérenne
	Podon intermedius. Lilljeborg	30	50	"
	Evadne spinifera. Muller			
	" tergestina. Muller	644	100	pérenne
Ostracodes	Conchoecia addoni. Brad. et Norm	+	+	VI 1969
	" curta. Lubbock	+	+	pérenne
	Cyprus larvae	+	+	VI 1969
	Balanus larvae	+	+	pérenne
Decapodes larvae	Pandalina sp.	+	+	VI 1969
	Palaemon sp.	+	+	rare

		Nbre/m^3 max.	Fréquence max. %	Remarques.
COPEPODES.				
Calanidae	Calanus helgolandicus. Claus	30	100	pérenne
	" gracilis. Dana	+	+	XII 1968
	" minor. Claus	+	+	III- XII 1968
				I - IV 1969
Eucalanidae	Eucalanus elongatus. Dana	+	+	pérenne
	Mecynocera clausi. J.C.Thompson	+	+	XII 1968 à VI 1969
Paracalanidae	Paracalanus parvus. Claus	40	52	pérenne
	Calocalanus parvo. Dana	+	+	"
	" plumulosus. Claus	+	+	rare
	" styliremis. Giesbrecht	313	100	pérenne
Pseudocalanidae	Clausocalanus arcuicornis	4.900	100	pérenne
	" furcatus	+	100	"
	Ctenocalanus vanus. Giesbrecht	162	75	"
Aetideidae	Euaetidus giesbrechti. Clève	+	+	rare XII 1968
Euchaetidae	Euchaeta marina . Prestandrea	+	+	rare
	" acuta. Giesbrecht	+	+	"
Temoridae	Temora stylifera. Dana	132	90	pérenne
	" longicornis. Muller	+	+	rare
Metridiidae	Pleuromamma abdominalis. Lubbock	+	+	rare
	" gracilis. Claus	+	+	"
Centropagidae	Centropages typicus. Kroer	1.000	100	pérenne
	" violaceus. Claus	+	+	XII 1968, VI 1969
	Isias clavides. Boeck	+	+	rare
Lucicutiidae	Lucicutia flavicornis . Claus	+	+	XII 1968
Heterorhabdidae	Heterorhabdus ind.	+	+	rare
Candaciidae	Candacia armata. Boeck	+	+	pérenne
Pontellidae	Anomalocera patersoni. Templeton	+	+	rare
	Labidocera wollastoni. Lubbock	+	+	XII 1968
Acartiidae	Acartia clausi. Giesbrecht	500	100	pérenne
Oithonidae	Oithona helgolandica. Claus	4.600	100	pérenne
	" plumifera. Baird	+	+	"
	" nana. Giesbrecht	+	+	rare
Ectinosomidae	Microsetella rosea. Dana	1.139	100	pérenne
Macrosetellidae	Macrosetella gracilis. Dana	+	+	I - IV 1969
Tachydiidae	Euterpina acutifrons. Dana	1.100	100	pérenne
Clytemnestridae	Clytemnestra rostrata. Brady	+	+	rare
Oncaeidae	Oncaea mediterrannea. Claus)	635	100	pérenne
	" media. Giesbrecht	+	+	pérenne
Sapphirinidae	Sapphirina sp.	+	+	VII - X 1968
	Copilia mediterrannea. Claus	+	+	X 1968 - IV 1969
Corycaeidae	Corycaeus clausi. Dahl	141	100	pérenne
	" furcifer. Claus	+	+	rare
	Corycella rostrata. Claus	+	+	pérenne

		Nbre m^3 max.	Fréquence max. %	Remarques.
GASTEROPODES.				
	Limacina inflata	165	100	pérenne
	" trachyformis	28	+	VI 1968 IV - XII 1969
	" bulloides	+	+	VII 1968 - VI 1969
	Cavolina inflexa. Rang	+	+	rare
	Creseis acicula. Rang	202	100	pérenne
	" nationalis	+	+	rare
	Peraclis reticulata. d'Orbigny	+	+	rare
	Veliger Gasteropodes	+	+	pérenne
	" Lamellibranches	328	100	"
ECHINODERMES.				
	Larvae Ophiopluteus	20	60	pérenne
	" Echinopluteus	+	+	"
CHAETOGNATHES.				
	Sagitta enflata .Grassi, Quoy et Grimard	61	51	pérenne
	" bipunctata " " "			
	" maxima. Quoy et Grimard	+	+	VI 1969
	" ind.	+	+	VI 1969
CHORDES.				
Appendiculaires	Oikopleura dioica. Fol	626	100	pérenne
	Fritillaria borealis. Lohm	+	40	pérenne
Thaliacés	Thalia democratica. Forskal	+	+	X 1968
	Salpa maxima. Forskal	+	+	rare
	Doliolum mulleri. Krohn	+	60	pérenne
	" gegenbauri. Ulganin	+	+	rare
LARVES DIVERSES.				
	Euphausia	+	+	pérenne
	Sergestes	+	+	"
	Brachyure	+	+	"
	Actinotrocha	+	+	rare VI 1969

permettait de passer à travers les mailles des filets employés.

Certaines familles, bien que représentées par une seule espèce, présentent une certaine importance dûe aux coefficients d'abondance et de présence qu'elles atteignent; c'est le cas des Temoridae (Temora stylifera), des Acartidae (Acartia clausi), des Echinosomidae (Microsetella rosea), des Tachydae (Euterpina acutifrons). On remarquera que les Calanidae (3 espèces) et les Eucalanidae (2 espèces) ne constituent jamais qu'une faible fraction de la faune. La plupart des autres familles sont représentées par des espèces rares et souvent saisonnières, elles ne prennent qu'une faible part à la constitution quantitative du zooplancton de notre zone.

Les Protozoaires constituent, après les Copépodes, le second groupe important. Les Acanthaires, dont les différentes espèces n'ont pu être distinguées, sont constamment présents dans les pêches et atteignent à certaines périodes des pourcentages de présence et de densité élevés. Il en va de même pour les Foraminifères, représentés surtout par une espèce: Globigerina bulloides et les Tintinnidés avec différentes espèces du genre Tintinnopsis. Ces organismes très petits, sont les plus abondants à certaines périodes de l'année; ces périodes d'abondance étant différentes d'un organisme à l'autre.

Les Coelentérés (Polyméduses et Siphonophores) comportent de nombreuses espèces; aucune d'entre elles cependant n'occupe une place prépondérante dans la constitution quantitative du zooplancton. Les unes sont pérennes, comme Muggiaea kochi, Chelophyes appendiculata, Abilopsis tetragona, Liriope tetraphylla et Aglaura hemistomia, les autres sont rares ou fortement localisées dans le temps et l'espace.

Les Polychaetes sont présents tout au long de l'année; seules les larves de Tomopteris sp. et Hesione sp. prennent une part significative à la constitution du plancton.

Parmi les Cladocères (4 espèces pérennes) Evadne tergestina et Evadne spinifera dominent en abondance et en présence; Penilia avirostris et Podon intermedius sont peu abondants.

Les Gastéropodes doivent leur importance sur le plan quantitatif à 2 espèces sur les 7 rencontrées: Limacina inflata et Creseis acicula; elles se rencontrent à chaque saison et peuvent atteindre des densités et des pourcentages de présence relativement élevés. Les veligères de Lamellibranches sont également à considérer

pour les mêmes raisons

Parmi les Chaetognathes (4 espèces dénombrées) seuls Limacina inflata et L. punctata sont pérennes et numériquement importants à certaines périodes.

Oikopleura sp. est le seul Chordé qui soit rencontré en permanence dans les pêches en quantités significatives. Fritillaria borealis (Appendiculaire) et Doliolum mullerii (Thaliacée) sont pérennes mais toujours en nombre restreint et peu fréquents.

Parmi les autres groupes zoologiques, les Ostracodes (2 formes pérennes: Conchoecia haddoni et larves de Balanus), les Décapodes, les Echinodermes (larves d'Ophiopluteus et d'Echinopluteus et les divers types de larves (Euphausia, Sergestes, Brachyures) ne sont que rarement rencontrés et toujours en petit nombre.

Les oeufs et larves de Poissons sont fréquemment rencontrés dans les relevés mais n'abondent quantitativement qu'à certaines périodes de l'année.

Comparaison avec d'autres régions méditerranéennes. Caractères biogéographiques de la zone de La Spezia.

A partir de ces observations nous tenterons de caractériser l'individualité faunistique de nos deux zones par comparaison avec d'autres régions de la Méditerranée. GAUDY (1970) donne un tableau récapitulatif de la composition relative du zooplancton dans 3 zones néritiques: les côtes de Castellon (VIVES 1966), la zone de Monaco - Cap Martin (GILAT , KANE et MARTIN 1965) et le golfe de Marseille (GAUDY 1970)(TAB. V.) Ce tableau, complété de nos résultats, montre une dominance absolue des Copépodes qui avec les Appendiculaires et les Cladocères constituent la fraction la plus importante du zooplancton de ces régions. Ces valeurs sont à rapprocher (GAUDY 1970) d'observations effectuées précédemment en Méditerranée occidentale (DELLA CROCE 1952 , SERTORIO 1956, MASSUTI 1942, YAMAZI 1964).

Comme à Castellon, les Mollusques pélagiques occupent à La Spezia une place plus importante qu'à Monaco ou Marseille avec notamment Limacina inflata , L. bipunctata et Creseis acicula indiquant par là une influence pélagique plus apparente. La localisation très précise dans le temps des Cladocères accentue cette idée, mais ils

n'atteignent jamais les valeurs constatées par DELLA CROCE (1959) FURNESTIN (1960) SOENEN (1969) et EHRARD (1967) pour des zones plus pélagiques.

Le nombre d'espèces parmi les Copépodes paraît relativement faible dans notre région en comparaison avec les observations effectuées ailleurs par les différents auteurs repris ci dessous.

Auteurs:	Region:	Nbre d'espèces:
MASSUTI 1942	Majorque	60
DELLA CROCE 1952	La Spezia	56
M.L.FURNESTIN 1960	Est de la Corse	69
GAUDY 1962	Marseille	67
HURE et SCOTTO DI CARLO 1968	Naples	149
TARDIEU 1967	Côtes occident. Corse et Sardaigne	74
VIVES 1966	Castellon	67
GAUDY 1970	Marseille	110

Il faut remarquer que notre travail n'était pas orienté vers une définition systématique complète qui ne peut être obtenue que par la recherche des espèces les plus rares au cours d'une série de prélèvements effectués tout au long de l'année.On peut voir en effet que de 1962 à 1970, la liste des Copépodes du golfe de Marseille (GAUDY) a été complétée, grâce à cette recherche des formes rares, de 43 espèces non observées dans une première analyse faunistique (TAB. V).

La composition faunistique globale du groupe des Copépodes de la zone de La Spezia est comparée aux autres régions dans le tableau VI. Seules sont considérées les régions étudiées cycliquement pour au moins une année. On observe que de nombreuses espèces sont communes à l'ensemble des zones reprises dans le tableau. Toutefois Clausocalanus arcuicornis est plus important à La Spezia, tout comme dans les zones côtières de la Ligurie ou de Castellon, et se rapproche des valeurs signalées par DELLA CROCE et MAZZA pour l'ensemble du bassin occidental. Paracalanus, important dans d'autres régions, est généralement mal représenté là où domine Clausocalanus. Centropages typicus semble moins abondant dans la zone de La Spezia et ne présente pas cette dominance accentuée qu'il démontre à Marseille notamment. Par contre, Oncaea var.sp. et Oithona var.sp. y atteignent des abondances et des fréquences remarquables comme dans la zone d'Alger

TAB V Pourcentages ou ordres d'importance des principaux composants de la communauté de Copépodes néritiques. Tableau de GAUDY (1970) complété et modifié.

	ESPECES (1):										
LOCALISATION:	C.h.	P.p.	C.s.	C.t.	C.k.	T.s.	A.c.	O.s.	On.s.	Co.s.	M.r.
Marseille (2)	3,6	10,8	18,7	24,9	+	9,2	11,1	+	+	+	
Marseille (3)	2,1	13,9	18,8	22,2	+	13,8	14,1	+	+	+	
Castellon (4)	0,6	+	35	7,5	+	9,6	0,3	+	+	+	
Monaco (5)	1,9	+	34	12		+	21	+	+	+	
La Spezia (6)			34,1	16,6		17,5	8,8	+	+	+	
Gênes (7)		15	5,3	1,9		+	+	+			
Mer Ligure (8)		1,3	42,5	15,7		8,9	8,4				
Bas tyrrhén (9)		3	2	7		12		4	1		
Naples (10)		13,2	15	7		5,3	14,4	+	+	+	
Alger (11)	5,3	15,2	26,2	3,6		3,7		22,1	9,3	5,5	
Minorque (12)		4		+			+	1			
Adriatique S. (13)	1,1	3,4	12,7	2,4		7,6	0,5	0,3			
" S.côtier (14)	5	7,5		9,4		10,6	11,2				
" " central (15)	9,5	11,4	43,3*		0,9		1,6				
Mer Noire (16)	6	3	4		5		2	1			
La Spezia (17)	+	+	24	7,5	+	0,4	4,7	33	11,3	1,2	10

(1)C.h. = Calanus helgolandicus
P.p. = Paracalanus parvus
C.s. = Clausocalanus sp. arcuicornis + furcatus
C.t. = Centropages typicus
C.k. = Centropages kroyeri
T.s. = Temora stylifera
A.c. = Acartia clausi
O.s. = Oithona sp. (helgolandica + nana)
On.s. = Oncaea sp.
Co.s. = Corycaeus sp.
M.r. = Microsetella rosea

(2) GAUDY - 1965
(3) GAUDY - 1967
(4) VIVES - 1966
(5) GILAT et al. - 1965
(6) DELLA CROCE - 1952
(7) SERTORIO - 1956
(8) DELLA CROCE - 1959
(9) DELLA CROCE - 1963
(10,13,14) HURE et SCOTTO DI CARLO - 1968
(11) BERNARD - 1958
(12) MASSUTI - 1968
(15) VUCETIC - 1957
(16) MARGINEAU
(17) NASSOGNE - 1972

Chiffres soulignés: ordre d'importance.

* : Pseudocalanus elongatus remplacant Clausocalanus sp., les deux genres étant des Pseudocalanidae.

TAB. VI Importance des principaux constituants du plancton néritique.
Tableau de GAUDY (1970) complété. (en % du total)

	GOLFE DE MARSEILLE	CASTELLON	CAP MARTIN	LA SPEZIA
Copépodes	81	55	80	75,1
Appendiculaires	5,3 : 0 à 44	19	4 : 0 à 17,9	2,2 : 1,7 à 33
Cladocères	4,1 : 0 à 38	7	8 : 0 à 75,9	9 : 0 à 64
Autres organismes (par ordre d' importance)	oeufs de poissons larves crust. chaetognathes	larves crust. chaetognathes	larves crust. chaetognathes	protozoaires Oikopleura chaetognathes

et la basse Tyrrhénienne. Il faut rapprocher cette observation des données publiées pour des zones de mer ouverte où ces deux genres avec Corycaeus clausi atteignent des dominances importantes (FURNESTIN 1960, GIRON 1963, TARDIEU 1967, EHRARD 1967, MAZZA 1967). Remarquons enfin que dans nos relevés apparaissent certaines espèces généralement signalées comme espèces d'eau plus profonde (MAZZA 1967), c'est le cas de Microsetella rosea, Ctenocalanus vanus, Calocalanus pavo, etc...

Cette première analyse suggère la possibilité d'inclure la zone de La Spezia dans la liste des régions ayant une composition faunistique de communauté néritique, telle que définie par GAUDY 1970, avec toutefois une tendance pélagique assez bien marquée. Les genres ou les espèces caractéristiques appartiennent à un nombre limité de familles (Pseudocalanidae, Centropagidae, Temoridae, Acartiidae, Oncaeidae, etc...). La liste de ces familles et leur nombre restreint peuvent être caractéristiques d'un milieu néritique mondial comme le démontre GAUDY (1970) s'appuyant sur des résultats collectionnés par BJORBERG (1963), GAUDY (1963 - 1967), GAUDY et SEGUIN (1964). L'explication de cette particularité devrait être recherchée suivant HUTCHINSON (1951) dans le fait que " la présence d'un nombre limité de familles renfermant chacune des représentants aux caractéristiques morphologiques bien différentes, permet la meilleure exploitation du biotope ". Toutefois la prédominance de Clausocalanus arcuicornis, Oithona sp. et Oncaea sp. au détriment des autres espèces, atteste dans notre zone, un caractère pélagique qui atténue son appartenance complète au milieu néritique type.

Sur la base des caractères biogéographiques des différentes espèces du zooplancton méditerranéen (M.L.FURNESTIN 1968) il apparaît que le caractère pélagique et halophyle de la zone de La Spezia, déjà souligné par la présence de Clausocalanus arcuicornis, Oithona nana et Oithona helgolandica, est affirmé par la présence d'un certain nombre d'espèces qui, sans être quantitativement prépondérantes, se rencontrent dans les relevés. Citons Sulculeolaria quadrivalvis, Abilopsis tetragona, Aglaura hemistoma parmi les Coelentérés; Thalia democratica et Salpa maxima pour les Thaliacés; les Gastéropodes Creseis acicula et Cavolina inflexa; le Chaetognathe Sagitta bipunctata qui comme dans le sud de la mer tyrrhénienne est en équilibre avec Sagitta inflata.

Ce caractère pélagique - halophyle est cependant atténué par la présence d'espèces côtières ou peu halophyles telles que Calanus minor, Paracalanus parvus, Ctenocalanus vanus, Euterpina acutifrons, Sagitta setosa et S. enflata.On rencontre peu de larves et d'oeufs de Poissons.

Par rapport à la mer tyrrhénienne au sud, aux golfes de Gênes et du Lion au nord, le zooplancton de notre zone est relativement pauvre tant en nombre d'espèces que probablement en nombre d'individus au mètre cube quoique peu de données permettent une comparaison valable.

Cette pauvreté semble indiquer une appartenance nettement plus méditerranéenne, à l'écart des grands transports atlantiques. L'examen de la liste des espèces confirme cette observation; en effet les espèces qui peuvent être considérées comme faisant l'objet d'un transport actuel par les courants atlantiques ne sont présentes qu'en densité réduite: Paracalanoidés, Ctenocalanus vanus, Centropages violaceus, Isias clavipes, Lucicutia flavicornis, Eucalanidés.
Par contre, contrairement à ce qui a été observé dans les zones à appartenance méditerranéenne moins marquée, les espèces atlantiques considérées comme adaptées(Centropages typicus, Temora stylifera, Oithona nana, etc...) ne sont jamais dominantes en nombre bien que mieux représentées que les précédentes.

B. Caractéristiques dimentionnelles du zooplancton.

Composition du zooplancton en fonction de la taille des organismes.

Dans les études quantitatives du zooplancton, la taille des organismes a rarement été considérée, spécialement en Méditerranée. De ce paramètre devrait cependant dépendre le choix de l'échantillonneur; il est par ailleurs indispensable de déterminer l'importance numérique des organismes les plus petits et souvent les plus nombreux qui peuvent passer à travers les mailles des échantillonneurs traditionnels.

Une étude de ce genre a été réalisée à partir des moyennes calculées sur l'ensemble des échantillons récoltés par des filets de 20 et 71 µ lors de la campagne de décembre 1968 (FIG. 9).

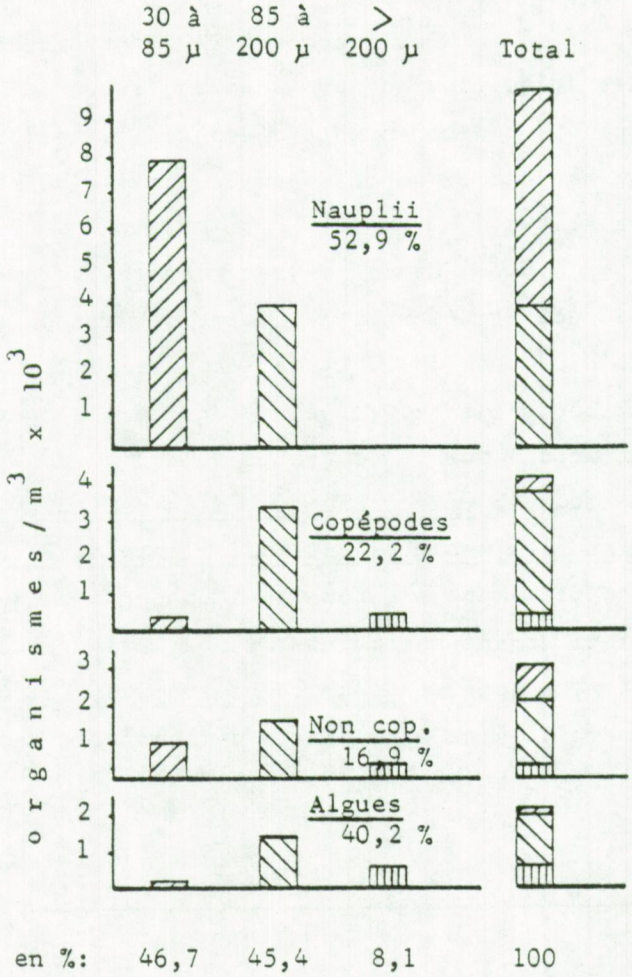


FIG. 9 Répartition des différents constituants du plancton (Nauplii, Copépodes, non Copépodes et Algues) en différents groupes de taille: organismes entre 30 et 85 µ, organismes entre 85 et 200 µ, organismes > 200 µ. Les moyennes sont calculées sur 23 prélèvements effectués en décembre 1968 à La Spezia.

Pour chaque espèce et pour chaque groupe d'espèces, on a établi une distinction entre organismes $> 30\ \mu$, organismes $> 85\ \mu$ et organismes $> 200\ \mu$.

Considérant d'abord les organismes dans leur ensemble on remarque que les zooplanctontes $> 200\ \mu$ sont peu nombreux et ne représentent que les 26 % du zooplancton total $> 30\ \mu$ et les 19 % du total $> 85\ \mu$. Ces organismes ne sont intégralement retenus que par des filets, généralement peu employés, dont la largeur de maille est inférieure ou égale à $125\ \mu$.

Les organismes dont la largeur se situe entre $30\ \mu$ (minimum) et $85\ \mu$ sont à 81 % constitués de Nauplii de Copépodes, ceux-ci représentant 71 % de l'ensemble des Nauplii. Ils constituent par ailleurs les 36 % du zooplancton total. Les organismes dont la largeur est supérieure à $85\ \mu$, intégralement échantillonnés par le filet de $71\ \mu$, constituent donc la portion la plus importante du zooplancton. Ils représentent 64 % du total et comprennent l'ensemble des espèces responsables de la diversité faunistique de la zone.

On peut de plus constater que dans chacun des groupes considérés, la dominance des Copépodes et de leur Nauplii, qui ensemble représentent un pourcentage toujours supérieur à 50 %, s'affirme nettement. Ces observations, obtenues sur l'ensemble des relevés, se vérifient également lorsque les échantillons sont groupés en fonction de la profondeur à laquelle ils ont été prélevés (FIG. 10).

Ces résultats sont détaillés au niveau de l'espèce à la figure 11. Trois espèces dominent le groupe des copépodes: Clausocalanus arcuicornis, Oncaea mediterranea et Oithona helgolandica. Elles se retrouvent dans chaque relevé et constituent environ les 80 % de l'ensemble des copépodes $> 30\ \mu$ et 85 % des copépodes $> 85\ \mu$. Seuls dans ce groupe, Oncaea et Euterpina peuvent avoir des tailles inférieures à $85\ \mu$.

Parmi les Nauplii, deux types dominent: les stades juvéniles de Clausocalanus arcuicornis et le groupe des indéterminés parmi lesquels sont classés les Nauplii d'Oithona et d'Oncaea.

Ainsi trois espèces de Nauplii, représentant environ 80 % du total de ces derniers, appartiennent aux trois espèces qui dominent le groupe des Copépodes. Nauplii et Copépodes appartenant à

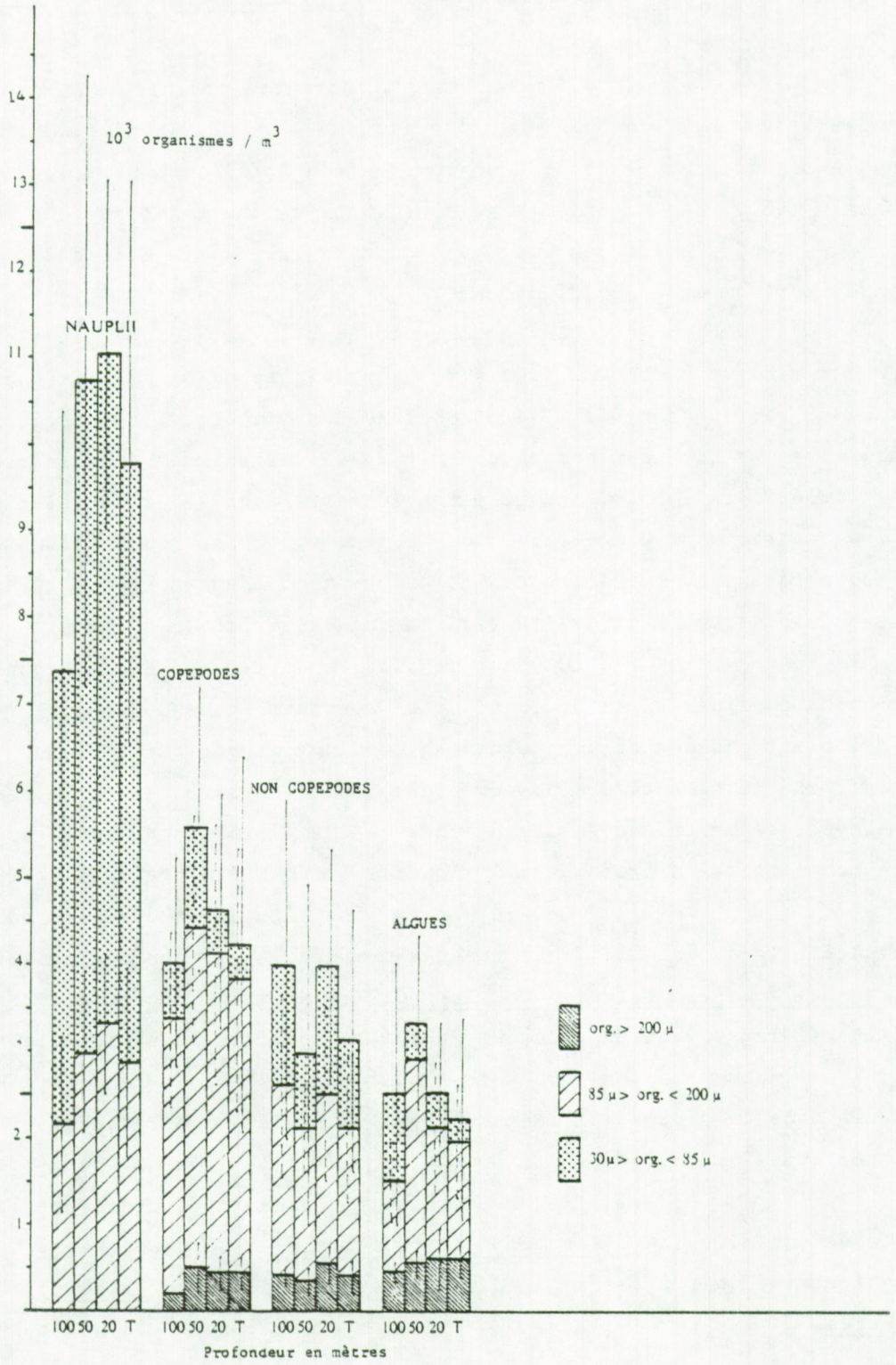


FIG. 10 Répartition des différents constituants du plancton (Copépodes, Nauplii, non Copépodes et Algues) en fonction de la profondeur. Moyennes calculées sur 23 prélèvements effectués en décembre 1968 à La Spezia. (T = moyennes calculées sur l'ensemble des relevés aux 3 profondeurs)

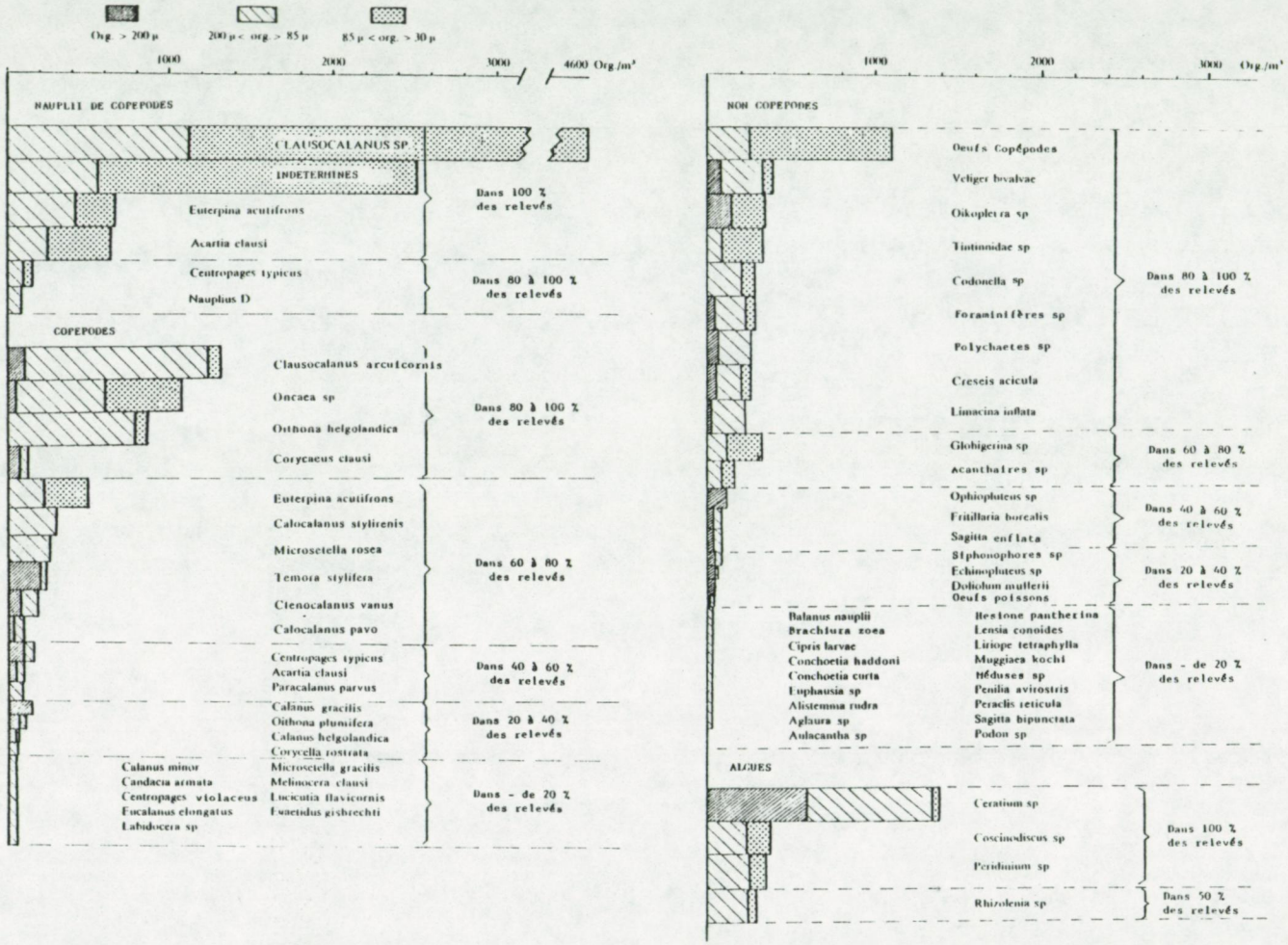


FIG. 11 Composition spécifique relative du zooplancton en décembre 1968 à La Spezia. Pour chaque espèce, sont considérés les organismes entre 30 et 85 µ, entre 85 et 200 µ et > 200 µ de largeur; la fréquence est exprimée en % des relevés dans lesquels l'espèce est présente.
(Moyennes calculées sur 23 prélèvements)

ces trois espèces, dont le pourcentage de présence est 100, constituent 70 % environ de l'ensemble du zooplancton et plus de 80 % de l'ensemble des copépodes > 30 µ.

Envisageant seulement les organismes > 85 µ, ces trois espèces représentent encore les 55 % environ de l'ensemble du zooplancton et plus des 75 % de la totalité des copépodes.

Parmi les espèces " Non Copépodes " qui, comme nous l'avons vu, ne représentent numériquement parlant qu'une part réduite du zooplancton (17 % des organismes > 30 µ et 20 % des organismes > 85 µ), une dizaine seulement a un pourcentage de présence voisin ou égal à 100 %. Elles représentent 80 % environ des " Non Copé--podes " si on envisage les organismes > 30 µ et 90 % si l'on s'en tient aux organismes > 85 µ. Les espèces présentes pouvant avoir une taille inférieure à 85 µ sont peu nombreuses, il s'agit principalement de Protozoaires (Acanthaires, Tintinnides et Foraminifères).

Il est intéressant de noter que dans l'ensemble, les espèces à pourcentage de présence faible sont également des espèces à dominance numérique relativement peu importante. Il faut cependant tenir compte de ce que notre méthode de comptage peut ignorer les organismes peu abondants, nous amenant à sous-estimer pour ceux-ci les pourcentages de présence.

Limitation des connaissances actuelles sur la composition numérique absolue du zooplancton méditerranéen.

La première estimation que nous venons de faire, nous permet d'illustrer les raisons pour lesquelles il est permis de penser que le zooplancton méditerranéen n'a jamais été dénombré dans sa totalité. La plupart des pêches y ont généralement été effectuées avec des filets à mailles > 125 µ; ces filets ne peuvent retenir dans leur totalité que les organismes > 200 µ. Les organismes plus petits qui s'y trouvent représentent une part difficilement appréciable de la population, une portion plus ou moins importante ayant pu passer à travers les mailles.

Ces organismes > 200 µ ne représentent qu'un faible pourcentage de l'ensemble du zooplancton, en outre les méthodes classiques n'en garantissent pas l'échantillonnage complet. La plupart des espèces constitutives du zooplancton méditerranéenont des largeurs

variant de 85 à 200 µ et ne peuvent être intégralement échantillonnées que par un filet à mailles de 71 µ ou plus étroites. Ce type de filet a rarement été employé bien que différents travaux aient de longue date attiré l'attention sur l'importance dans la composition du zooplancton des organismes de pareilles dimensions. LOHMAN (1908) démontrait déjà que près de la moitié de la biomasse annuelle du plancton au large de Kiel consistait en organismes qui, non retenus par un filet de 333 µ, se retrouvent dans un filet de 76 µ de vide de mailles. HANSEN et ANDERSEN (1962) comparant des filets de 64 et 330 µ observent qu'une large fraction des organismes capturés par des bouteilles puis filtrés sur un filet de 64 µ, échappent au filet à larges mailles. On ne retrouve dans ceux-ci que 64 % des non copépodes, 34 % des copépodes, 19 % des non crustacés et 0,03 % des nauplii. BEERS et STEWARD (1964, 1969) ont étudié le microzooplancton (animaux passant à travers les mailles de 202 µ) dans le courant de Californie et le Nord - Est du Pacifique. La biomasse de ces organismes, Nauplii et Protozoaires, constitue 10 à 30 % de la biomasse totale, ce qui représente des valeurs numériques élevées. Ces résultats ont été obtenus à partir de prélèvements effectués par une pompe immergée, filtrés ensuite à bord sur des filets à mailles étroites; les biomasses étaient mesurées par volumétrie. Ces organismes bien que relativement peu importants en biomasse, pourraient, grâce à leur nombre, assurer une exploitation intensive du phytoplancton (ADAMS et STEELE 1962). Ils pourraient constituer, comme le suggère STEEMAN - NIELSEN (1966), un niveau particulier qui n'a jamais été considéré dans la chaîne alimentaire marine. Leur importance serait accrue du fait de l'activité métabolique des organismes les plus petits qui est proportionnellement plus élevée (ZEUTHEM 1947, JOHANNES 1964).

Ces différentes observations nous ont amenés à considérer les organismes dont las dimensions sont supérieures à 85 µ.

Les organismes < 85 µ, en majorité Nauplii de Copépodes et Protozoaires, n'ont jamais été numériquement estimés alors que leur nombre par mètre cube est important par rapport à l'ensemble du zooplancton. Leur dénombrement par les méthodes exposées précédemment ne peut toutefois être considéré comme rigoureusement exact. En effet, les filets à mailles de 21 µ sont généralement comblés après quelques minutes de trait et ce comblement modifie les caractéristiques de

filtrage. Ces petites formes, premiers stades naupliens et protozoaires, sont de plus difficilement déterminables. Les comptages et les mensurations nécessitent des techniques microscopiques différentes des techniques de routine. Leur biomasse confrontée à la biomasse des organismes > 85 µ est négligeable.

L'étude quantitative des organismes de dimension inférieure à 85 µ n'a donc pas été systématiquement abordée ici. La mise au point d'une méthode spéciale d'échantillonnage et de comptage est actuellement en cours.

C. Comparaison entre la zone de La Spezia et le golfe de Tarante.

Sur le plan de la composition faunistique, le golfe de Tarante ne se distingue pas de la zone étudiée à La Spezia. Les mêmes espèces ont été relevées lors des campagnes jumelées effectuées dans les deux régions. La part que prend chacun des grands groupes dans la constitution du zooplancton (Nauplii, Copépodes et autres espèces) est comparable (FIG.12 TAB VII).

Toutefois de légères divergences apparaissent dans la dominance au niveau des espèces (FIG. 13). La différence entre les deux zones se marque par contre assez nettement sur la plan de la constitution quantitative. Pour les deux campagnes successives, on constate que le nombre d'organismes par mètre cube est sensiblement plus élevé dans les échantillons de Tarante.

Parmi les copépodes, les espèces dominantes sont identiques. La participation de Clausocalanus arcuicornis est prépondérante à Tarante (31 et 45 % de dominance partielle), elle est moins accentuée à La Spezia (14 et 34 %) au profit d'autres espèces principalement Microsetella rosea (juillet et septembre) et Centropages typicus (juillet) peu abondants à Tarante. Par contre, on peut voir que Calocalanus styliremis (8 % à La Spezia en septembre) représente 2,6 % du nombre des copépodes de Tarante à cette date.

Parmi les espèces " non copépodes " une différenciation plus nette apparaît entre les deux zones. A Tarante, les Cladocères Penilia avirostris et Evadne spinifera dominent durant les deux campagnes. Limacina inflata (18 et 11 %) Sagitta sp. (11 et 8 %) dominent alors qu'elles ne sont jamais abondantes à La Spezia.

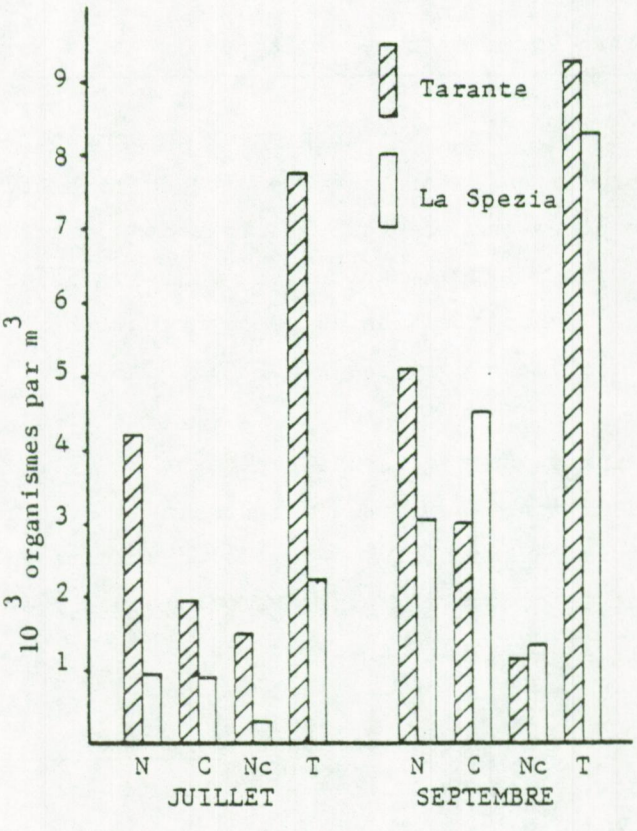


FIG. 12 Composition numérique du zooplancton. Comparaison entre la zone de La Spezia et le Golfe de Tarante. Les moyennes sont calculées sur plus de 20 échantillons.

(N = Nauplii, C = Copépodes, Nc = Non Copépodes, T = total)

TAB. VII Composition numérique du zooplancton. Comparaison entre les zones de La Spezia et de Tarante.($\bar{X}$ en nombre d'organismes/m^3 = moyennes calculées sur plus de 25 échantillons par campagne.
Dr = Dominance relative en % ; Da = Dominance absolue en % ; - = espèce absente ; + = moins de 5 organismes/m^3.

		JUILLET 68.		SEPTEMBRE 68.	
		TARANTE.	SPEZIA.	TARANTE.	SPEZIA.
NAUPLII.	$\bar{X}$	4.201	960	5.037	3.051
	Dr. %	54,6	44,2	54,4	34,4
COPEPODES.	$\bar{X}$	1.943	924	2.991	4.500
	Dr. %	25,3	42,5	32,9	50,7
NON COPEPODES.	$\bar{X}$	1.506	288	1.164	1.328
	Dr. %	19,6	13,3	12,6	15
TOTAL.	$\bar{X}$	7.693	2.172	9.258	8.879
	Dr. %	100	100	100	100
COPEPODES.					
Clausocalanus a.	$\bar{X}$	1.334	164	2.211	1.467
	F	100	100	100	100
	Dr	31,3	14	46,4	34
	Da	17,3	7,55	23,9	16,52
Oithona sp.	$\bar{X}$	1.328	355	1.643	1.262
	F	100	100	100	100
	Dr	31,07	32	34,2	30
	Da	17,26	16,34	17,5	14,21
Oncaea sp.	$\bar{X}$	469	103	300	126
	F	100	90	100	80
	Dr	10,97	9	6,3	3
	Da	6,09	4,74	3,2	1,41
Euterpina a.	$\bar{X}$	72	+	249	79
	F	65	10	100	50
	Dr	1,7	+	5,2	1,5
	Da	0,94		2,7	0,88
Acartia c.	$\bar{X}$	+	21	+	73
	F	13	75	10	100
	Dr	+	2	+	1,5
	Da	+	0,96	+	0,82
Microsetella r.	$\bar{X}$	171	133	41	750
	F	100	100	60	100
	Dr	4	12	0,9	17
	Da	2,22	6,12	0,4	8,44

		JUILLET 68.		SEPTEMBRE 68.	
		TARANTE.	SPEZIA.	TARANTE.	SPEZIA.
Centropages t.	$\bar{X}$	36	256	39	57
	F	34	80	35	70
	Dr	0,84	23	0,8	1,3
	Da	0,47	11,78	0,4	0,64
Calocalanus sp.	$\bar{X}$	25	16	127	313
	F	22	80	90	100
	Dr	0,6	1,5	2,6	8
	Da	0,33	0,73	1,4	3,52
Corycaeus c.	$\bar{X}$	177	16	38	19
	F	100	80	63	40
	Dr	4,14	1,5	0,8	0,5
	Da	2,3	0,73	0,4	0,21
Ctenocalanus v.	$\bar{X}$	472	16	24	78
	F	100	60	52	75
	Dr	11,05	1,5	0,5	2
	Da	6,14	0,73	0,26	0,87
Temora s.	$\bar{X}$	66	+	70	70
	F	65	+	80	90
	Dr	1,6	+	1,5	1,5
	Da	0,86	+	0,75	0,78
Paracalanus sp.	$\bar{X}$	123	-	49	-
	F	100	-	65	-
	Dr	2,9	-	1,02	-
	Da	1,6	-	0,53	-
Eucalanus sp.	$\bar{X}$	-	-	12	-
	F	-	-	25	-
	Dr	-	-	0,2	-
	Da	-	-	0,13	-
PROTOZOAIRES.					
Acantharia sp.	$\bar{X}$	+	13	4	115
	F	+	50	12	75
	Dr	-	4,4	0,43	11
	Da	-	0,59	0,04	1,29
Tintinnidés sp.	$\bar{X}$	13	80	28	+
	F	25	80	60	+
	Dr	0,73	27	3,02	+
	Da	0,17	3,68	0,3	+
Foraminifères sp.	$\bar{X}$	81	21	34	138
	F	80	75	60	90
	Dr	4,53	7	3,67	14
	Da	1,05	0,96	0,37	1,55
COELENTERES.					
Siphonophores sp.	$\bar{X}$	+	7	20	42
	F	30	60	58	70
	Dr	+	2,3	2,16	4
	Da	+	0,32	0,22	0,47

		JUILLET 68.		SEPTEMBRE 68.	
		TARANTE.	SPEZIA.	TARANTE.	SPEZIA.
POLYCHAETES.					
Varie specie	$\bar{X}$	18	+	24	21
	F	43	20	50	60
	Dr	1	+	2,59	2
	Da	0,23	+	0,26	0,23
CLADOCERES.					
Evadne s.	$\bar{X}$	70	+	55	22
	F	65	+	55	20
	Dr	3,92	+	5,94	2
	Da	0,91	+	0,59	0,24
Penilia a.	$\bar{X}$	1.010	-	39	-
	F	100	-	75	-
	Dr	56,46	-	4,21	-
	Da	13,13	-	0,42	-
GASTEROPODES.					
Creseis a.	$\bar{X}$	34	108	5	418
	F	53	75	20	90
	Dr	1,90	36	0,54	41
	Da	0,44	4,97	0,05	4,70
Limacina sp.	$\bar{X}$	319	14	105	40
	F	100	75	75	100
	Dr	17,83	4,7	11,33	4
	Da	4,15	0,64	1,13	0,45
Veliger	$\bar{X}$	+	7	150	23
	F	+	60	90	35
	Dr	+	2,3	16,19	2
	Da	+	0,32	1,62	0,25
CHAETOGNATHES.					
Sagitta sp.	$\bar{X}$	197	+	70	+
	F	55	+	60	+
	Dr	11,01	+	7,55	+
	Da	2,56	+	0,76	+
APPENDICULAIRES.					
Oikopleura sp.	$\bar{X}$	43	34	290	170
	F	55	75	100	100
	Dr	2,40	11	31,29	17
	Da	0,56	1,56	3,13	1,91
VERTEBRES.					
Oeufs de poissons.	$\bar{X}$	48	+	103	46
	F	67	85	100	65
	Dr	2,68	+	11,1	4,2
	Da	0,62	+	1,12	0,51

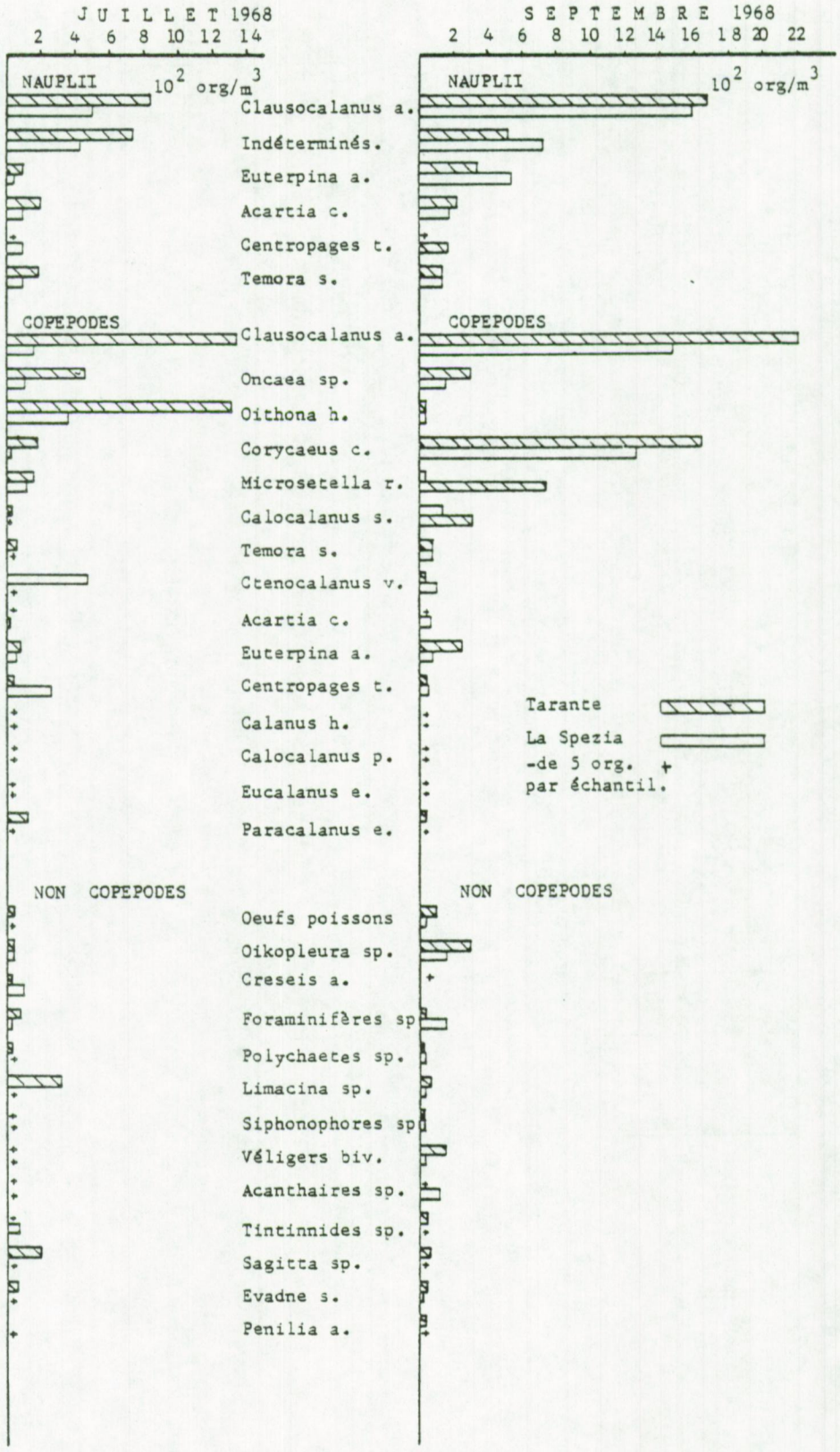


FIG. 13 Composition numérique du zooplancton. Comparaison entre la zone de La Spezia et le Golfe de Tarante au niveau de l'espèce. Moyennes calculées sur plus de 20 échantillons.

Par contre, les Foraminifères et Creseis acicula peu nombreux à Tarante, dominent à La Spezia au cours des deux campagnes; les Acanthaires et les Tintinnides y sont également plus abondants.

Bon nombre d'espèces ne démontrent aucune préférence pour l'une ou l'autre zone.

Ces différences, tant qualitatives que quantitatives, ne semblent pas suffisamment marquées que pour considérer les deux zones comme deux entités faunistiquement différentes, du moins à la lumière des seules campagnes qui y ont été menées. Le caractère néritique semble pourtant plus marqué à Tarante comme le suggère l'importance accrue des Cladocères et la réduction dans la dominance des Mollusques plus pélagiques tels Creseis acicula.

D. Variations saisonnières de la composition numérique du zooplancton en mer ligure.

Les valeurs moyennes concernant l'abondance, la fréquence, la dominance absolue et relative de chaque espèce ou de chaque groupe d'espèces sont indiquées dans le tableau VIII.

Les graphiques des figures 14 et 15 illustrent les variations saisonnières de l'ensemble du zooplancton et des différents groupes d'organismes. La part qu'occupe chaque groupe dans l'ensemble apparaît dans la figure 16.

Les grands groupes zooplanctoniques.

La densité totale du zooplancton varie, suivant les saisons, de 3.000 à 26.000 organismes par mètre cube.

Les populations les plus denses apparaissent durant les mois de mars à mai et d'octobre à décembre; les plus pauvres au cours de certains mois d'été : juin à septembre et de certains mois d'hiver : décembre à février.

Si l'on considère la dominance moyenne de ces différents groupes (FIG. 16), on observe que les Copépodes dans leur ensemble (formes adultes et Nauplii) constituent tout au long de l'année plus des 75 % du zooplancton total. La dominance moyenne du groupe " Non Copépodes " est ainsi généralement inférieure à 25 % avec un minimum de 8 % en mars 1968. Une exception apparaît en février 69,

TAB. VIII Variations saisonnières dans l'abondance ($\bar{X}$ en nombre/m^3), la fréquence (F en %), les dominances relatives (Dr en %) et absolues (Da en %), des différents groupes et des différentes espèces constituant le zooplancton de La Spezia. (Moyennes calculées sur plus de 25 échantillons par campagne; + = moins de 5 organismes comptés; σ = écart type.)

		1968.								1969.						
		JANVIER.	FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	EXTREMES.		MOYENNES.
NAUPLII.	$\bar{X}$	2.795	3.155	12.704	15.548	8.288	960	3.051	2.870	1.789	9.191	2.342	547	547	- 15.548	5.103
	σ	544	1.679	3.460	8.837	4.070	770	1.566	1.087	1.013	2.780	1.680	284			
	Dr. %		56,79	47,94	61,93	77,49	44,19	34,36	32,89	36,47	40,67	29,56	22,34	22	77	45,77
COPEPODES.	$\bar{X}$	2.686	1.725	11.688	6.789	1.549	924	4.500	3.815	2.071	1.590	4.583	1.619	924	- 11.688	3.628
	σ	539	805	4.174	2.846	838	785	1.636	1.605	1.305	435	2.699	167			
	Dr. %		31,05	44,11	27,04	14,48	42,54	50,68	43,72	42,22	7,03	57,85	66,13	7	66	32,54
NON COPEPODES.	$\bar{X}$		675	2.105	2.765	858	288	1.328	2.039	1.045	11.816	997	282	282	- 11.816	2.016
	σ		185	400	795	711	387	1.381	930	481	2.090	773	129			
	Dr. %		12,15	7,94	11,01	8,02	13,25	14,95	23,37	21,30	52,28	12,58	11,51	8	52	18,08
TOTAL.	$\bar{X}$		5.555	26.497	25.102	10.695	2.172	8.879	8.724	4.905	22.597	7.922	2.448	2.172	- 26.497	11.148
ALGUES.	$\bar{X}$	2.542	2.542	15.417	8.446	5.960	439	1.508	1.971	2.096	2.979	3.558	1.083	439	- 15.417	
	σ		746	5.075	3.007	3.392	338	1.316	702	1.738	776	2.759	901			
COPEPODES.																
Clausocalanus a.	$\bar{X}$	957	257	4.984	404	132	164	1.467	1.171	610	217	951	408	132	- 4.984	976
	F	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		100
	Dr. %	35	16	46	6	9	14	34	34	30	13	22	29	6	46	24
	Da. %		4,62	18,80	1,60	1,23	7,55	16,52	13,42	12,43	0,96	12	16,66	0,96	18,8	8,75
Oithona sp.	$\bar{X}$	665	1.137	3.389	4.600	495	355	1.262	775	394	358	1.047	375	355	4.600	1.237
	F	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		100
	Dr. %	24	71	31	68	35	32	30	22	19	21	24	26	19	71	33
	Da. %		20,46	12,79	18,32	4,62	16,34	14,21	8,88	8,03	1,58	13,21	15,31	1,58	20,46	11,09
Oncaea sp.	$\bar{X}$	635	46	28	12	35	103	126	582	529	68	180	240	12	- 635	215
	F	100	100	10	20	70	90	80	100	100	60	90	100	10	100	76
	Dr. %	23	3	0,5	0,2	2,5	9	3	17	26	4	4,5	17	0,2	26	11,3
	Da. %		0,82	0,10	0,04	0,32	4,74	1,41	6,67	10,78	0,30	2,27	9,80	0,1	10,8	1,92
Euterpina a.	$\bar{X}$	+	54	1.115	579	45	+	79	255	106	217	180	25	+	- 1.115	221
	F	10	100	100	100	50	10	50	70	100	100	100	50	10	100	70
	Dr. %	+	3	10	8	3	+	1,5	7	5,2	13	4,5	1,9	+	13	5
	Da. %		0,97	4,20	2,30	0,42	+	0,88	2,92	2,16	0,96	2,27	1,02	+	2,92	1,98

		1968.								1969.						
		JANVIER.	FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	EXTREMES.		MOYENNES.
Acartia c.	$\bar{X}$	66	43	60	67	26	21	73	31	60	519	38	68	21	- 519	53
	F	75	100	55	80	20	75	100	60	20	100	60	60	20	100	67
	Dr. %	3	2,5	0,5	1	2	2	1,5	1	3	34	1	5	0,5	34	4,7
	Da. %		0,77	0,22	0,26	0,24	0,96	0,82	0,35	1,22	2,29	0,47	2,77	0,22	2,77	0,47
Microsetella r.	$\bar{X}$			1.139	50	684	133	750	175	157		478	120	0	- 1.139	309
	F			100	50	80	100	100	70	100		100	100	0	100	66
	Dr. %			10,3	1	48	12	17	5	7,8		12	8,5	0	48	10
	Da. %			4,29	0,27	6,39	6,12	8,44	2	3,20		6,03	4,90	0	8,44	2,77
Centropages t.	$\bar{X}$	+	40	230	1.019	104	256	57	68	56	136	961	64	+	- 1.019	249
	F	70	100	85	100	80	80	70	50	80	100	100	60	50	100	249
	Dr. %	+	2,2	2	15	7	23	1,3	2	3	7	23	4,5	+	23	7,5
	Da. %	+	0,72	0,86	4,05	0,97	11,78	0,64	0,77	1,14	0,60	12,13	2,61	+	12,13	2,23
Calocalanus sp.	$\bar{X}$	295	29	152	+	+	16	313	147	136	50	148	51	+	- 313	111
	F	100	100	85	70	70	80	100	70	90	100	100	90	70	100	88
	Dr. %	10	1,5	1,3	+	+	1,5	8	3,5	7	4	3,2	4	+	10	3,7
	Da. %	+	0,52	0,57	+	+	0,73	3,52	1,68	2,77	0,22	1,86	2,08	+	3,52	0,99
Corycaeus c.	$\bar{X}$	57	21	141	+	+	16	19	118	25	+	28	52	+	- 141	40
	F	100	100	85	40	40	80	40	100	50	+	70	90	40	100	66
	Dr. %	10	1,5	1,3	+	+	1,5	8	3,5	7	4	3,2	4	+	10	3,7
	Da. %		0,37	0,53	+	+	0,73	0,21	1,35	0,50	+	0,35	2,12	+	2,12	0,35
Ctenocalanus v.	$\bar{X}$	+	+	+	+	+	16	78	125	5	52	162	35	+	- 162	40
	F	+	+	+	+	+	60	75	70	10	60	70	70	+	75	41
	Dr. %	+	+	+	+	+	1,5	2	3	0,3	4	4	2,5	+	4	1,3
	Da. %	+	+	+	+	+	0,73	0,87	1,43	0,10	0,23	2,04	1,42	+	1,42	0,35
Temora s.	$\bar{X}$			12	+	+	+	70	132	+	+	+	+		- 132	18
	F			15	+	+	+	90	90	+	+	+	+	+	90	10
	Dr. %			0,1	+	+	+	1,5	3	+	+	+	+	0	3	0,4
	Da. %			0,04	+	+	+	0,78	1,51	+	+	+	+	0	1,51	0,16
PROTOZOAIRES.																
Acantharia s.	$\bar{X}$		+	233	2.410	+	13	115	57	75	+	+	+	+	- 2.410	269
	F		+	50	100	+	50	75	70	100	+	75	100	+	100	52
	Dr. %		+	12,2	89,2	+	4,4	11	3,3	9,2	+	+	+	+	89	11
	Da. %		+	1,10	9,60	+	0,59	1,29	0,65	1,52	+	+	+	+	9,60	2,41
Tintinnidés sp.	$\bar{X}$		+	+	+	+	80	+	+	+	10.165	470	+	+	- 10.165	893
	F		+	+	+	+	80	+	+	+	100	90	+	+	100	21
	Dr. %		+	++	+	+	27	+	+	+	94	47	+	+	94	14
	Da. %		+	+	+	+	3,68	+	+	+	44,98	5,93	+	+	44,98	8,01
Foraminifères sp	$\bar{X}$		4,85	670	53	+	21	138	178	200	37	+	20	+	- 670	164
	F		100	100	50	+	75	90	100	100	80	+	100	+	100	72
	Dr. %		91	35,2	2	+	7	14	10,4	24,5	+	+	10,5	+	35,2	18
	Da. %		8,73	2,52	0,21	+	0,96	1,35	2,04	4,07	0,16	+	0,81	+	8,73	1,47

		1968.								1969.						
		JANVIER.	FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	EXTREMES.		MOYENNES.
COELENTERES.																
Siphonophores sp.	$\bar{X}$		+	80	41	+	7	42	22	+	+	+	+	+ -	80	17
	F		+	50	55	+	60	70	40	30	+	50	50	+	70	40
	Dr. %		+	4	1,7	+	2,3	4	1,4	+	+	+	+	+	4	1
	Da. %		+	0,30	0,16	+	0,32	0,47	0,25	+	+	+	+	+	0,47	0,15
Polychaetes sp.	$\bar{X}$		+	8	+	18	+	21	241	88	+	+	+	+ -	241	35
	F		15	15	+	30	20	60	100	100	+	+	30	+	100	34
	Dr. %		+	0,5	+	1,5	+	2	14,2	10,8	+	+	+	+	14,2	2,9
	Da. %		+	0,03	+	0,16	+	0,23	2,76	1,79	+	+	+	+	2,8	0,31
CLADOCERES.																
Evadne s.	$\bar{X}$				48	644	+	22	+	+	+	+	72	+ -	644	71
	F				40	100	+	20	+	30	+	+	70	+	100	23
	Dr. %				1,8	64	+	2	+	+	+	+	37,8	+	64	9
	Da. %				1,19	6,02	+	0,24	+	+	+	+	2,94	+	6,02	0,63
GASTEROPODES.																
Creseis a.	$\bar{X}$		6	31	25		108	418	202	+	+	+	+	+ -	418	72
	F		60	40	25		75	90	100	+	+	+	+	+	100	35
	Dr. %		1	1,6	1	36	41	11,8	+	+	+	+	+	+	418	72
	Da. %		0,10	0,11	0,09		4,97	4,70	2,31	+	+	+	+	+	4,97	0,64
Limacina sp.	$\bar{X}$		5	163	42	165	14	40	68	73	+	48	28	+ -	165	58
	F		50	100	50	65	75	100	100	100	100	80	100	50	100	83
	Dr. %		1	8,5	1,7	16	4,7	4	4	8,9	+	4,5	14,7	+	16	5
	Da. %		0,09	0,61	0,16	1,54	0,64	0,45	0,77	1,48	+	0,60	1,14	+	1,54	0,52
Veliger	$\bar{X}$		12	94	+	72	7	23	328	310	156	318	36	+ -	328	123
	F		75	65	+	60	60	35	100	100	90	60	80	+	100	65
	Dr. %		2	5	+	7	2,3	2	19	38	+	32	19	+	38	11
	Da. %		0,21	0,35	+	0,67	0,32	0,25	3,75	6,32	0,69	4,01	1,47	+	6,32	1,10
CHAETOGNATHES.																
Sagitta sp.	$\bar{X}$		+	24	18	+	+	+	61	+	+	+	+	+ -	61	10
	F		+	40	35	+	+	+	50	+	+	+	+	+	50	12
	Dr. %		+	1,3	0,8	+	+	+	3,5	+	+	+	+	+	3,5	0,2
	Da. %		+	0,09	0,07	+	+	+	0,69	+	+	+	+	+	0,7	0,8
APPENDICULAIRES.																
Oikopleura sp.	$\bar{X}$		18	626	44	78	34	170	332	69	222	184	33	18 -	626	164
	F		100	100	50	65	75	100	100	100	100	80	100	50	100	88
	Dr. %		3,5	33	1,7	8	11	17	19,5	8,4	2	18	17,3	1,7	33	12
	Da. %		0,32	2,36	0,17	0,72	1,56	1,91	3,80	1,40	0,98	2,32	1,34	0,17	3,8	1,44
VERTEBRES.																
Oeufs de poissons.			+	+	+	+	+	46	16	+	558	13	+	+ -	558	57
	F		50	65	50	20	85	65	30	+	100	25	50	+	100	49
	Dr. %		+	+	+	+	+	4,2	1	+	5,2	1	+	+	5,2	1
	Da. %		+	+	+	+	+	0,51	0,18	+	2,46	0,16	+	+	2,5	0,5

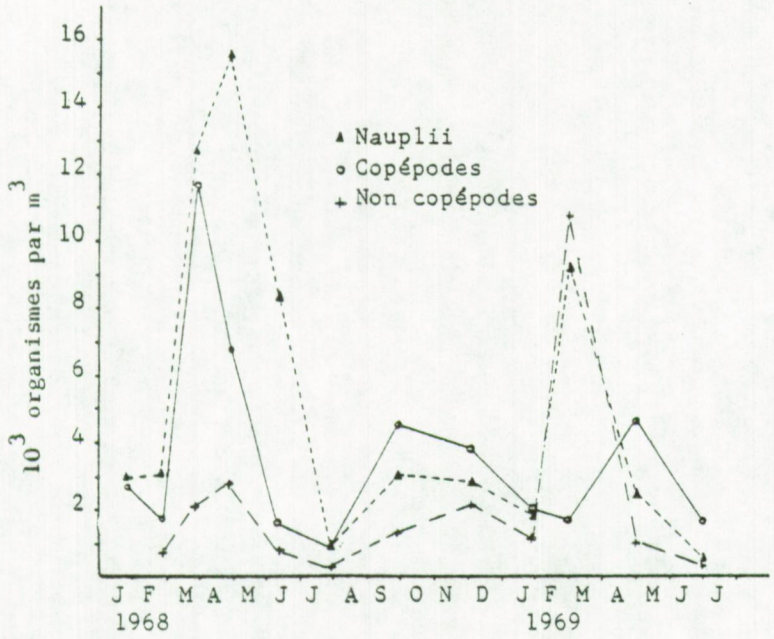


FIG. 14

Variations saisonnières dans la composition numérique du zooplancton de La Spezia. Moyennes saisonnières du nombre d'org/m^3 calculées sur l'ensemble des échantillons de chaque campagne.

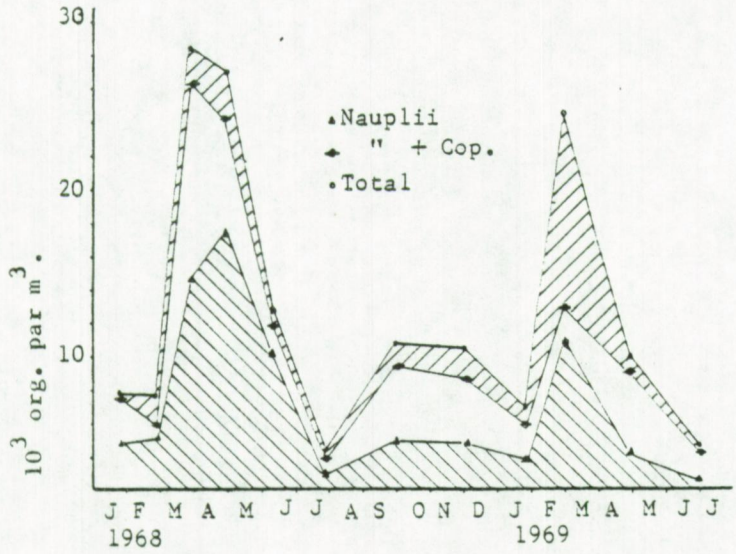


FIG. 15

Variations saisonnières dans la composition numérique relative moyenne du zooplancton de La Spezia (valeurs cumulatives).

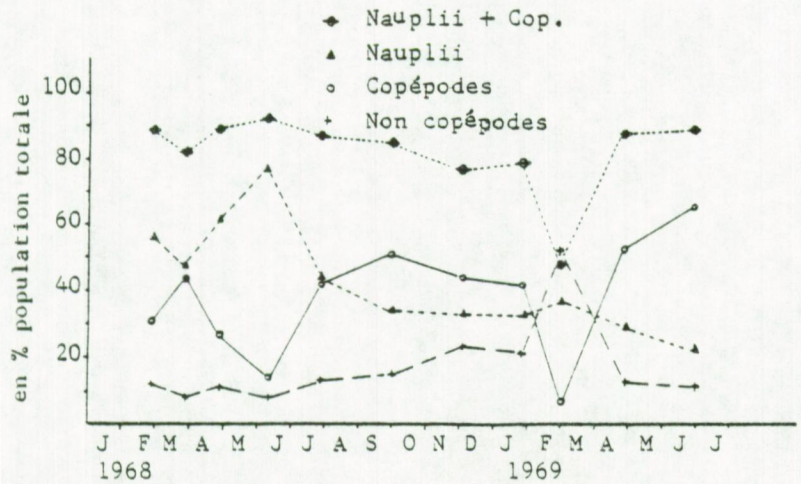


FIG. 16

Variations saisonnières dans la dominance relative moyenne des Nauplii, Copépodes et Non Copépodes constituant le zooplancton de La Spezia.

exception dûe à une éclosion massive d'une seule espèce de Tintinnopsis sp.

Au cours des deux périodes printanières, les Nauplii dominent les Copépodes alors qu'une situation inverse prévaut au cours de autres saisons. Cependant, le fait que les Nauplii se retrouvent en nombre important tout au long de l'année, témoigne en faveur d'une reproduction permanente des Copépodes. Ce fait vérifie les résultats acquis en laboratoire (NASSOGNE 1969). GAUDY (1970) étudiant la succession des générations de 6 espèces de Copépodes dans le golfe de Marseille, met lui aussi en évidence l'apparition successive de 5 à 6 générations au cours d'un cycle annuel avec cependant des dominances absolues de chaque espèce liées aux facteurs saisonniers physiques ou biotiques du milieu.

Les graphiques de la figure 17 permettent une analyse plus détaillée de la constitution quantitative du zooplancton au niveau de l'espèce. Seules y figurent les espèces ou groupes d'espèces quantitativement représentées dans les relevés.

Les Copépodes.

Parmi les copépodes, deux espèces ont un pourcentage de présence de 100 % tout au long de l'année : Clausocalanus arcuicornis et Oithona helgolandica. Elles représentent, à elles seules, suivant la saison, 45 à 87 % de l'ensemble des copépodes. Leur densité s'accroît sensiblement au cours des mois de mars - avril et d'octobre à décembre, atteignant de 3.000 à 5.000 individus par mètre cube; elle est par contre fortement réduite durant l'été bien que la dominance partielle d'Oithona se maintienne à des valeurs plus fortes, voisines de 30 %. Ces deux maxima annuels, au printemps et en automne, sont également signalés par HURE et SCOTTO DI CARLO (1968) pour la région de Naples et l'Adriatique, par GAUDY (1970) pour le golfe de Marseille et par VIVES (1966) pour Castellon.

D'une région à l'autre, l'époque à laquelle apparaît le maximum varie légèrement mais ces variations peuvent être, à notre avis, simplement attribuables à des différences de périodicité dans les relevés.

L'évolution saisonnière d'Euterpina acutifrons est comparable mais la dominance partielle de ce copépode ne dépasse jamais 13 % et sa densité 1.100 organismes par mètre cube. Le pourcentage

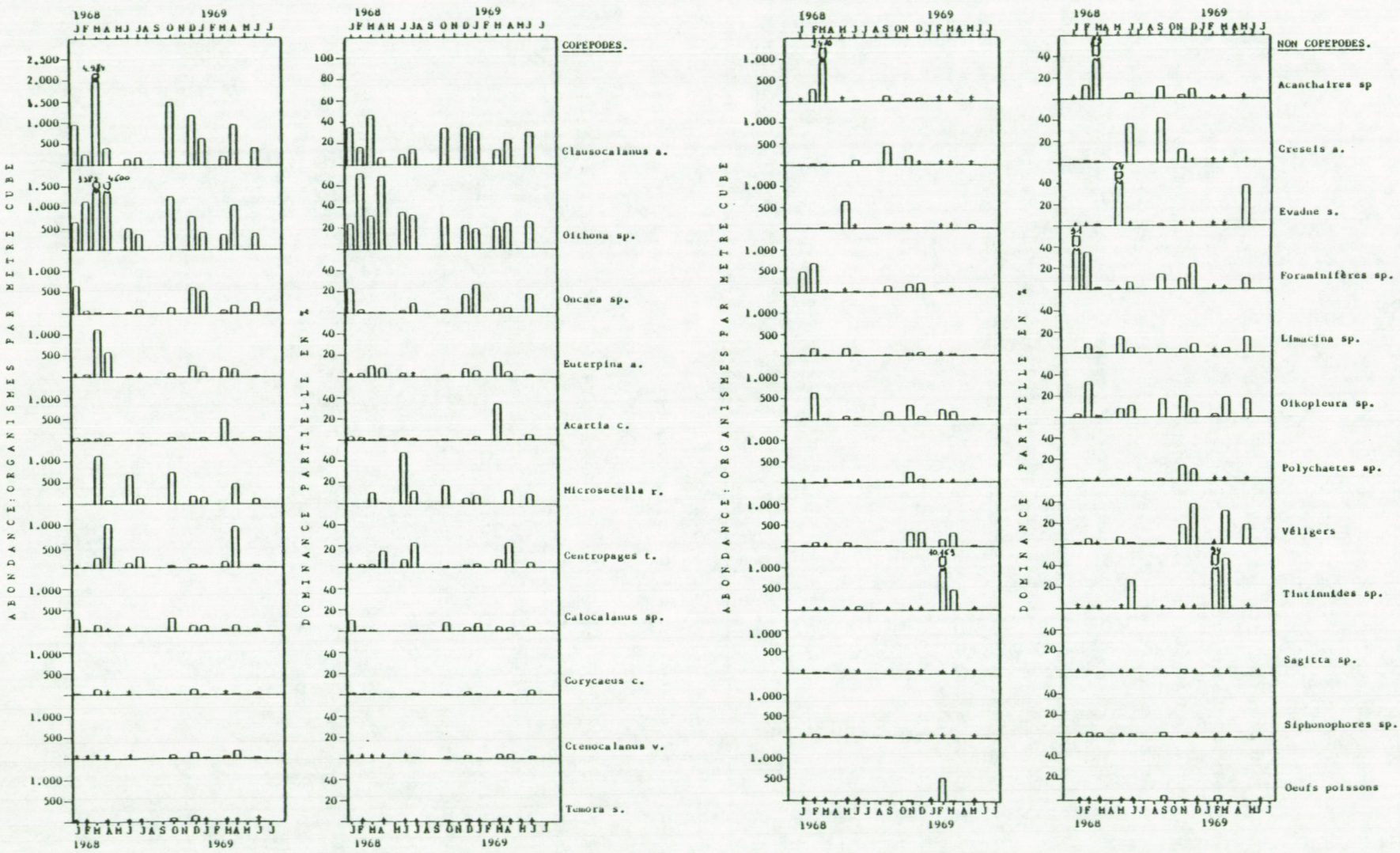


FIG. 17 Variations saisonnières dans l'abondance et la dominance relative moyennes des différentes espèces constituant le zooplancton de La Spezia. (+: moins de 5 organismes par échantillon)

de présence se maintient à 100 % durant les mois de janvier à avril mais se réduit fortement au cours des autres mois.

Oncaea sp., bien que fréquemment considéré comme forme printanière ou automnale (HURE et SCOTTO DI CARLO 1968), domine au cours des mois de décembre et janvier, n'atteignant toutefois que des densités de 500 organismes par mètre cube et une dominance partielle de 26 % maximum (janvier 1969). On constate pour cette espèce une relation étroite entre le pourcentage de présence et la densité: le pourcentage de présence est inférieur à 100 % uniquement aux moments où la densité montre des valeurs inférieures à 100 organismes par mètre cube. Il est permis de penser que ces valeurs faibles de présence sont un effet de la dilution de l'échantillon avant comptage qui pourrait éliminer les espèces peu abondantes dans le sous-échantillon. Il est probable que Oncaea soit toujours présent dans chacun des relevés mais en très faible densité.

L'influence saisonnière apparaît très bien dans le cas de Centropages typicus qui au cours des deux années successives démontre une densité accrue (1.000 org/m^3) et une dominance partielle de 23 % au cours des mois d'avril alors que la température de l'eau s'élève sensiblement. En dehors de cette période, ce Copépode est peu abondant, généralement moins de 250 org./m^3 bien que son pourcentage de présence se maintienne à des valeurs généralement proches de 100 %. L'époque d'apparition des maxima dans la dominance de Centropages typicus est plus tardive à Marseille (GAUDY 1970) et à Naples (HURE et SCOTTO DI CARLO 1968). Un maximum apparaît en mars à Castellon (VIVES 1966) et en juillet - août en Adriatique (HURE et SCOTTO DI CARLO 1968).

Acartia clausi, toujours peu nombreux (100 org/m^3 environ), constitue généralement moins de 5 % de la population en copépodes; une exception est apparue en mars 1969 où 500 Acartia par mètre cube constituaient 34 % des copépodes. Son pourcentage de présence, sauf rares exceptions, reste cependant relativement élevé tout au long de l'année. Un second maximum apparaît en juillet, comme il a été généralement observé pour d'autres zones.

La densité de Microsetella rosea varie d'une manière irrégulière entre des valeurs de 0 à 1.100 individus par mètre cube. Cette espèce peut prendre une part importante dans la

constitution numérique de la population en copépodes: jusqu'à 48 % (juin 1968); en dehors des périodes de disparition totale (janvier, février 1968 à mars 1969) son pourcentage de présence est élevé, atteignant souvent 100 %. Le fait que cette espèce soit généralement considérée comme non superficielle (HURE et SCOTTO DI CARLO 1968) pourrait expliquer le manque de périodicité dans ses variations saisonnières.

La densité de Calocalanus styliremis varie de 0 à 400 individus par mètre cube et ne constitue jamais plus de 10 % des copépodes; par contre son pourcentage de fréquence est toujours supérieur à 70 %. Ces résultats ne permettent toutefois pas d'établir une relation précise entre variations et saisons.

Seules ces 8 espèces ont atteint une densité de 250 org/m^3 et une dominance partielle supérieure à 10 % au cours de l'une ou l'autre campagne.

Deux autres espèces, Corycaeus clausi et Ctenocalanus vanus ne dépassent jamais les 150 individus par mètre cube et ont des dominances partielles maxima de 10 et 4 % respectivement. La densité de ces deux copépodes ne permet pas d'attribuer une signification aux valeurs généralement élevées de leur pourcentage de présence.

Les " Non Copépodes ".

Les autres espèces se rencontrent en nombre peu élevé tout au long de l'année et en abondance et présence variables, souvent basses suivant la saison. Il faut noter que leur somme est négligeable et ne représente jamais plus de 2 à 3 % du nombre total des copépodes échantillonnés. Ils n'ont pas été pris en considération dans les graphiques.

Il semble difficile d'établir des variations saisonnières parmi les espèces " Non Copépodes " qui dans leur ensemble constituent généralement moins de 20 % du zooplancton total.

Les espèces représentatives sont peu nombreuses: une dizaine sur la quarantaine d'espèces déterminées. D'une campagne à l'autre, la physionomie du zooplancton change et ne se répète pas d'une année à l'autre. La dominance d'une espèce semble donc un phénomène temporaire et casuel.

Sagitta, Polychaetes et Siphonophores se rencontrent toujours en quantités inférieures à 250 org/m^3 et ne représentent jamais plus des 5 % du groupe.Ils sont rarement présents dans la totalité des relevés d'une campagne. Sagitta et Siphonophores n'apparaissent en nombre représentatif qu'en mars - avril et décembre. Les Polychaetes atteignent leur maximum d'abondance au cours des mois d'hiver (décembre et janvier).

L'abondance très réduite de ces animaux dans nos relevés ne permet pas de comparaison avec des résultats obtenus au cours de recherches axées sur la biologie de ces espèces.
Acantharia sp., Veliger de bivalves et oeufs de poissons ont une importance aussi restreinte que les précédents tout au long de l'année sauf lors d'une seule campagne. Acantharia sp. atteint 2.400 individus par mètre cube, soit une dominance partielle de 89 % et une présence de 100 % en avril 1968. Dans les relevés de mars 1969, on rencontre une moyenne de 500 oeufs de poissons/m^3 (dominance partielle de 5 %). Les Veligers de bivalves sont plus nombreux (maximum de 350 org/m^3) entre décembre 1968 et janvier 1969, allant jusqu'a constituer 38 % du groupe " non copépodes ".

Oikopleura sp. et les Foraminifères sont des organismes plus importants en densité, en dominance partielle et en pourcentage de présence tout au long de l'année. Excepté au cours des mois d'été, les Foraminifères se retrouvent dans la totalité des relevés; on en dénombre 500 par mètre cube environ au cours des mois de février et mars 1968 durant lesquels ils constituent respectivement 91 et 35 % du groupe. Ces valeurs ne se retrouvent pas en 1969 où comme pour les autres mois de l'année, ces organismes sont en nombre plus réduit (moins de 250 org/m^3) et représentent moins des 10 % du groupe.

Oikopleura se rencontre à raison de 600 org/m^3 en mars 1968 (33 % de dominance partielle) alors qu'il atteint à peine 250 org./m^3 les autres mois. Sa dominance partielle et son coefficient de présence demeurent pourtant assez importants tout au long de l'année, sauf en janvier et décembre 1968 et 1969.

Creseis sp. est bien représenté durant les mois de juillet, octobre et décembre 1968 alors que peu nombreux les autres mois.

Evadne sp. semble caractériser le plancton du mois de juin durant lequel sa dominance partielle, très basse les autres mois, atteint respectivement 64 et 38 % en 1968 et 1969.

Les Cladocères qui ont été étudiés en détail dans le golfe de Marseille (LEVEAU 1965) sont considérés comme des formes estivales ou automnales. Nos résultats confirment ces observations bien que ces fornes néritiques soient peu abondantes à La Spezia.

Limacina sp., dont le nombre d'organismes par mètre cube se maintient aux environs de 200 (moins de 5 % du groupe), prend une dominance partielle d'environ 15 % au cours du mois de juin. Les Tintinnides occupent une faible place dans le zooplancton sauf durant les mois de décembre 1968 à avril 1969. Ils constituent respectivement 94 et 47 % du groupe au cours des mois de mars et avril 1969.

RESUME ET CONCLUSION.

Le nouveau type d'échantillonneur à grande vitesse, les techniques originales de prélèvement et de comptage qui ont été mises au point, réduisent fortement les sources traditionnelles d'erreurs dans l'évaluation quantitative du zooplancton. L'erreur sur ce dénombrement est caractérisée par un coefficient de variation inférieur à 28 %. Cette précision requiert la mensuration des organismes lors du comptage.

L'étude de la répartition des organismes suivant la taille montre que les animaux les plus petits ont une largeur de 30 µ; que 35 % de l'ensemble du zooplancton a une largeur variant de 30 à 85 µ. Ce sont des Nauplii et des Protozoaires dont la faible biomasse peut être négligée. Les organismes dont la largeur dépasse 85 µ ne peuvent être retenus que par des filets à ouverture de maille égale ou plus grande que 71 µ.

Les filets généralement employés en Méditerranée ont une ouverture de maille supérieure à 125 µ et ne retiennent donc avec certitude que les organismes supérieurs à 200 µ; ceux-ci ne représentent que quelques pour-cents de la population totale.

Les données obtenues au cours de ces recherches méthodologiques démontrent donc que le zooplancton de la Méditerranée

a toujours été largement sous-estimé pour deux raisons:

- les moyens de pêche employés laissaient échapper un grand nombre d'organismes;
- les organismes les plus petits n'étaient pas échantillonnés.

De plus, aucun des échantillonneurs utilisés ne fournissait une mesure directe des volumes d'eau filtrée. La méthode décrite ici suppose un trait horizontal du Delfino sur une distance de 2 Km., elle ne permet pas de mettre en évidence l'hétérogénéité dans la distribution du zooplancton constatée par certains auteurs (WIEBE 1968) mais non décrite quantitativement. Il est donc souhaitable de poursuivre les recherches méthodologiques; des études sont en cours afin de modifier le " continuous Hardy sampler " décrit par HARDY (1936) de manière à prélever quantitativement des échantillons successifs sur des distances de quelques mètres. Cet appareil, grâce au renouvellement permanent de la surface filtrante,permettra l'étude quantitative des organismes les plus petits (variant de 35 à 85 μ) dans des conditions de filtrage exemptes du" clogging " fréquemment constaté dans les filets à ouverture de maille inférieure à 71 μ.

Des informations plus précises sur la microdistribution de l'ensemble du zooplancton,étudiée parallèlement à la microdistribution du phytoplancton, permettront de détailler au niveau de l'espèce l'ensemble des niches écologiques constituant les différents niveaux trophiques du plancton.

L'évolution saisonnière dans la distribution numérique du zooplancton a été déterminée à partir de l'analyse de 150 à 200 échantillons par campagne; ces échantillons couvrent une zone de mer de plus de 400 Km^2. Douze campagnes ont été effectuées à La Spezia; deux campagnes effectuées à Tarante montrent une composition similaire du plancton dans les deux zones.

Deux maxima apparaissent au printemps et en automne; deux minima s'intercallent entre ces deux saisons, en hiver et en été. Copépodes et Nauplii constituent toujours plus des 75 % des organismes présents avec un maximum de 92 %. Les Nauplii, proportionnel-lement plus nombreux que les copépodes (stades copépodites réunis) au printemps, sont cependant présents tout au long de l'année, représentant au minimum 25 % de la population.

Parmi les copépodes, Clausocalanus arcuicornis et Oithona helgolandica dominent tout au long de l'année (45 à 87 % du total). Seules 8 espèces atteignent une dominance partielle de 10 % à l'une ou l'autre des saisons; il s'agit de Oncaea sp., Oithona helgolandica Centropages typicus, Acartia clausi, Microsetella rosea, Euterpina acutifrons, Calocalanus styliremis, Clausocalanus arcuicornis.

Parmi les " non copépodes ", les Protozoaires dominent (Acanthaires, Foraminifères et Tintinnides). Creseis acicula, Evadne spinifera, Limacina var.sp. Oikopleura sp. et les veligers de Lamellibranches peuvent constituer une fraction assez importante de ce groupe. Les Sagitta, Siphonophores et Polychaetes sont relativement peu nombreux.

L'évolution saisonnière des différentes espèces est décrite.Bien que ce travail ne soit pas orienté vers une étude autoécologique qui, pour les espèces à faible dominance requiérrait l'échantillonnage et le comptage d'un plus grand nombre d'organismes, on peut observer que les informations recueillies ici corroborent les observations réalisées par les différents auteurs sur l'écologie des espèces les plus importantes de notre plancton.

Un fait cependant est à remarquer: Tant par la dominance relative des différents groupes zoologiques que par la liste des espèces qui peuvent constituer une fraction importante du zooplancton, les régions néritiques méditerranéennes sont assez comparables à la Province Océanique. La différence entre ces deux biotopes se marque probablement plus au niveau de la composition faunistique qualitative qu'au niveau de la composition quantitative et des espèces dominantes. Il apparaît ainsi que les espèces écologiquement importantes sur le plan des relations trophiques sont identiques dans l'ensemble du bassin, bien que leur abondance en valeur absolue ou relative varie.

La composition faunistique du zooplancton des 2 zones étudiées ici démontre leur caractère néritique. On observe toutefois une influence pélagique plus marquée à La Spezia qu'à Tarante. Les 2 régions sont à l'abri des grands courants d'origine atlantique; elles sont par ce fait relativement pauvres en espèces.

Ces constatations sont vérifiées par les données concernant la composition quantitative du zooplancton au cours du cycle annuel. L'importance relative de chaque espèce au cours des

différentes saisons est comparable aux valeurs déterminées pour les différentes zones néritiques étudiées en Méditerranée. Nos observations rejoignent la définition d'ensemble que GAUDY (1970) a fournie pour le plancton néritique méditerranéen et confirment l'hypothèse de BJORBERG (1963) concernant les communautés néritiques de Copépodes considérées à l'échelle mondiale, ce qui montre la possibilité de généraliser à l'ensemble de la Méditerranée les résultats qui seront exposés ultérieurement au sujet de la transformation des données numériques en biomasse ou au sujet des relations trophiques caractérisant les niveaux planctoniques.

DEUXIEME PARTIE:

ETUDE DE LA BIOMASSE ET DE LA COMPOSITION ELEMENTAIRE DU ZOOPLANCTON. LEURS VARIATIONS SAISONNIERES.

L'étude de la composition pondérale de l'ensemble du zooplancton au cours des saisons n'a jamais fait l'objet de recherches intensives en Méditerranée occidentale. Certains auteurs (LOHMAN 1889, JESPERSEN 1923 , WIRZ et BEYELER 1954 , VUCETIC 1961 etc...) ont effectué des mesures volumétriques globales sur des échantillons prélevés en filet conique. La comparaison de leurs résultats démontre que la biomasse du zooplancton (poids par unité de volume d'eau) décroît d'ouest en est. Suivant les résultats de JESPERSEN (M.L.FURNESTIN 1968), si l'on prend comme unité les quantités de plancton de la région nord occidentale (golfe de Gênes), on a 0,3 à 0,5 pour le bassin oriental, 2 à 3 pour les côtes algéro-tunisiennes, 5 pour la mer ibérique contre 5 à 20 pour l'Atlantique tempéré et 20 à 30 pour l'Atlantique septentrional.

Cette méthode d'estimation de la biomasse totale par volumétrie est tributaire de toutes les erreurs décrites précédemment à propos des techniques classiques d'échantillonnage. De plus, des mesures effectuées sur l'ensemble des organismes ne peuvent être prises en considération pour une étude précise des relations trophiques au sein du plancton.

Des évaluations pondérales ont été effectuées en Adriatique et en Mer Noire (VUCETIC 1961 ,SHMELEVA 1965, etc) ou en Méditerranée occidentale (BERNARD 1968, DEVEZE 1959, MAZZA 1964, GAUDY 1970). De nombreux auteurs, la plupart appartenant à l'école de Sébastopol (SKOLKA 1971, GREZE 1970, PETIPA et AL. 1970), se sont intéressés à la composition numérique et pondérale du zooplancton de la Méditerranée orientale.

Ces résultats ne suffisent pas à fournir une vue précise de la constitution et des variations saisonnières de la biomasse

du zooplancton en Méditerranée pour l'un ou l'autre des motifs suivants:

- les déterminations de biomasse n'ont souvent été effectuées qu'à certaines périodes de l'année,
- elles ne concernent parfois que des espèces isolées, ou
- elles sont effectuées sur du zooplancton global,
- les corrélations taille-poids employées par certains auteurs ont généralement été établies à partir de mesures volumétriques ou de pesées effectuées sur le poids frais des animaux;
- les erreurs sur l'échantillonnage en mer se répercutent sur les estimations de la biomasse dans laquelle ne sont généralement pas inclus les organismes les plus petits.

Nous avons tenté de développer une méthode permettant une détermination précise du poids sec des différentes espèces présentes à partir d'une mesure optique. Certains auteurs (MARSHALL et ORR 1966, HEINLE 1966, ROBERTSON 1968,etc) ont établi les équations de corrélation entre poids sec et longueur de certains copépodes non méditerranéens. Nous avons étendu ce travail à l'ensemble des espèces planctoniques les plus importantes en Méditerranée.

La taille moyenne, le poids sec moyen et les teneurs moyennes en Carbone, Azote et Hydrogène, (éléments qui n'ont jamais été considérés en Méditerranée) ont été déterminés en fonction des saisons. Ces relations, pour la plupart généralisables à l'ensemble du plancton méditerranéen, ont permis de transformer en biomasse l'ensemble des données relatives à la composition numérique du zooplancton exposées dans la première partie. La composition numérique et les variations saisonnières du zooplancton sont ainsi déterminées à l'échelle de l'espèce.

I. MATERIEL ET METHODES: RECHERCHE DES CORRELATIONS ENTRE TAILLE, POIDS SEC ET TENEURS ELEMENTAIRES.

A. Sélection et préparation des échantillons.

Les mesures et analyses destinées à cette étude ont été réalisées à partir d'échantillons de plancton fraîchement récoltés ou conservés dans de l'eau de mer contenant 2 % de formaline neutralisée (BERNHARD 1967). Ce mode de conservation n'incide pas significativement sur les caractéristiques étudiées et est préférable à la dessication ou au freezing (FUDGE 1968).

Lorsque les analyses doivent être effectuées sur des échantillons collectifs, sans distinction d'espèce ou de taille des organismes, le plancton est filtré puis lavé sur toile de nylon (dimension de maille : 20 μ) avant d'être introduit dans des récipients d'aluminium préalablement tarés.

Pour l'étude des corrélations taille - poids, les organismes d'une même espèce sont tout d'abord isolés sous le microscope à l'aide d'une pipette de Pasteur,puis passés deux fois dans de l'eau de mer filtrée et enfin dans de l'eau distillée. Ce dernier lavage n'altère pas significativement les caractéristiques chimiques des animaux (OMORI 1969) et évite la formation de petits cristaux salins que nous avons observés lorsque le séchage suivait immédiatement le lavage à l'eau de mer.

Les représentants d'une même espèce sont alors mesurés puis répartis en lots de même taille dans des petits récipients d'aluminium lavés à l'acétone, exposés durant 24 heures à une température de 450 ^{o}C. puis tarés et conservés sur une platine d'aluminium dans des boîtes de Petri contenant du gel de silice.

Les opérations de tri et de répartition des organismes sont longues et ne permettent pas une évaluation précise du poids frais, évaluation qui n'a été effectuée que dans les cas d'échantillons non triés préalablement.

Les boîtes de Petri contenant les échantillons sont placées dans une étuve à 70 ^{o}C jusqu'à stabilisation du poids sec qui survient au bout de 15 à 18 heures maximum. Ce mode de dessication donne des teneurs en eau semblables aux valeurs obtenues par dessication

au four à 105 °C (LOVEGROVE 1962) tout en évitant le risque d'une modification éventuelle de la teneur en Carbone, Azote et Hydrogène dûe à une température plus élevée.

B. Mensuration des organismes.

Les mesures de longueur sont réalisées à l'aide d'un micromètre oculaire adapté au microscope à dissection; l'approxima-tion admise dans la mesure est de l'ordre du pour-cent de la longueur à déterminer. On peut voir (TAB. XIII) que le coefficient de variation de la longueur moyenne au sein d'un même groupe dépasse rarement 5 %.

Pour l'ensemble des espèces " non copépodes " leur plus grande dimension a été considérée. Elle correspond à la dimension longitudinale maximum entre extrémités antérieure et postérieure du corps chez Limacina sp., Oikopleura sp., Polychaetes sp., Sagitta sp. et Cladocères divers, à la hauteur maximum du cône chez les Gastéropodes ou à la hauteur maximum de la coupole chez les Siphonophores. Pour les oeufs de Poissons et les Veligers leur plus grand diamètre a été pris en considération.

Pour les copépodes et copépodites réunis, la longueur du céphalothorax a été choisie: c'est la distance entre la pointe du rostre et la limite extrême du dernier segment thoracique. Elle permet une mesure précise de l'animal.

Différents auteurs ayant considéré la longueur totale du copépode, nous avons déterminé pour chaque espèce le rapport entre longueur totale et longueur du céphalothorax, de manière à permettre une comparaison des résultats.

Pour les nauplii de copépodes la longueur totale a été retenue.

C. Pesée des organismes.

Les pesées ont été effectuées suivant deux méthodes.

1.- Pour les organismes isolés dont on désirait établir la corrélation taille - poids, nous avons employé une électrobalance de Kahn dont la sensibilité est 10^{-4} mg. Les récipients d'aluminium sont

préalablement tarés à vide en mesurant la différence de poids entre deux d'entre eux, le plus léger sert de référence et subit les mêmes traitements dans la même boîte de Petri.

Les variations de poids au cours du temps ne sont jamais significatives pourvu que ces récipients soient conservés dans leur boîte de Petri en présence du gel de silice et le tout maintenu en dessicateur.

La variation de lecture entre les différentes pesées de récipients vides ou contenant l'échantillon sec ne dépasse jamais plus de 0,5 à 0,6 µg. L'erreur relative ainsi commise lors de la pesée est de l'ordre de quelques dixièmes de % par rapport à la quantité de matière analysée.

2.- Pour les échantillons de plancton mixte, sur lesquels il s'agissait de déterminer la teneur en eau en plus du poids sec, du C, N et H, les pesées ont été effectuées sur une balance de Mettler dont la sensibilité atteint le µg avec une variabilité de $\pm$ 5 µg. Comme les échantillons sont toujours constitués de plus de 2,5 mg, l'erreur relative sur la pesée est insignifiante.

D. Analyse du C , H , N.

Le carbone, l'azote et l'hydrogène ont été mesurés par chromatographie en phase gazeuse (C H N analyser modèle 85 de la firme Hewlett Packard).

Les courbes d'étalonnage de l'appareil ont été effectuées à partir de l'acétylamide pour des teneurs en C, H et N proches des teneurs à déterminer dans les échantillons. Un exemple de ces courbes d'étalonnage est donné dans le figure 18. On observe qu'à l'atténuation maximum, les coefficients de régression de la quantité de l'élément sur la hauteur des pics sont supérieurs à 0,98; la variance des hauteurs non expliquée par l'équation de régression est inférieure à 7 % pour les 3 éléments.

L'erreur de lecture de la hauteur des pics est de l'ordre du quart de millimètre; elle correspond à l'atténuation la plus faible à 0,09 µg de N, à 0,04 µg de C et à 0,02 µg de H.

Ces valeurs ne représentent que quelques dixièmes de % des teneurs en C, H et N du plus petit des échantillons.

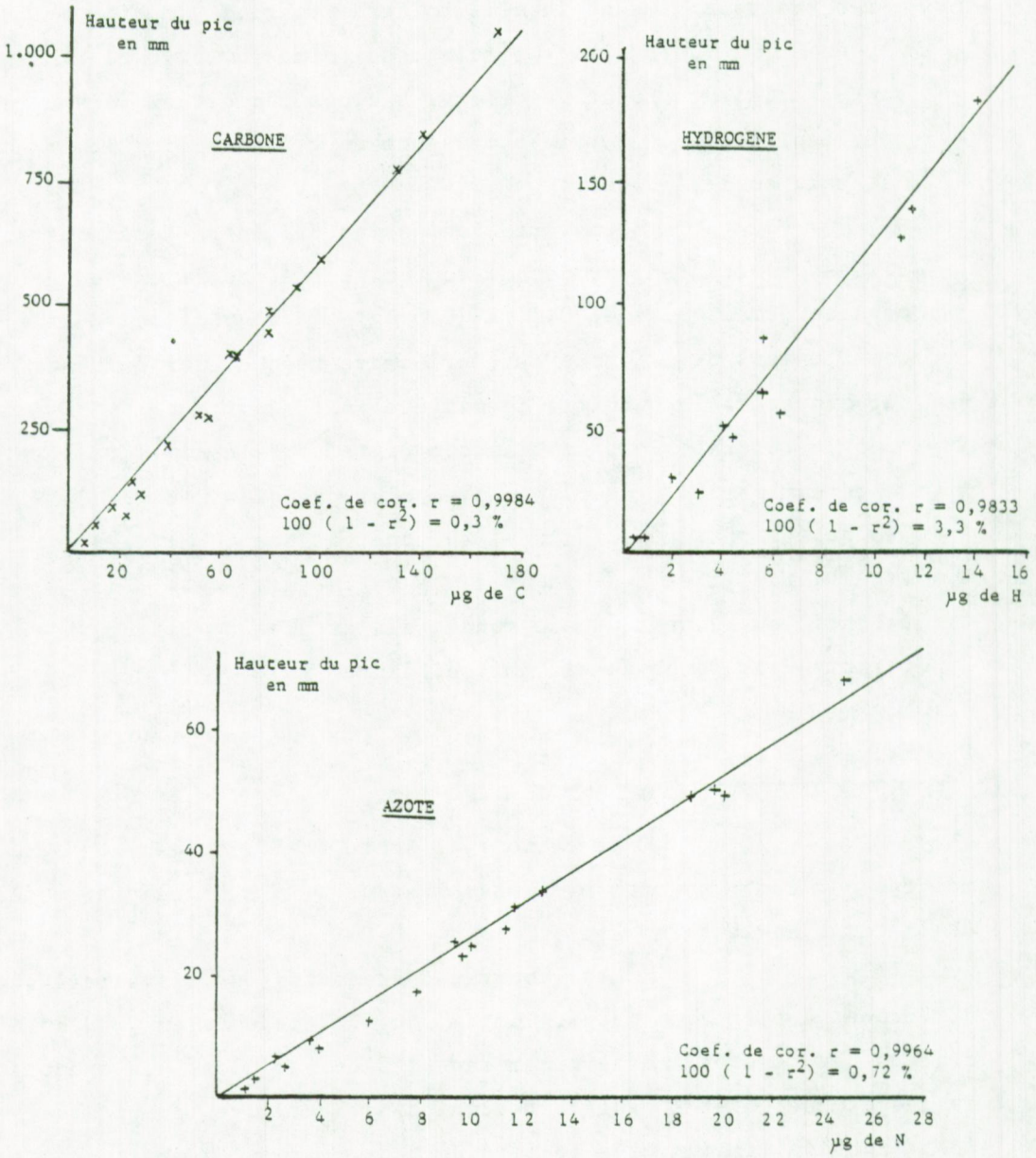


FIG. 18 Courbes d'étalonnage pour la détermination du Carbone, de l'Azote et de l'Hydrogène par chromatographie gazeuse. (Substance analysée: Acétylamide)

à des atténuations plus fortes, l'incidence de cette erreur est encore réduite.

La précision des mesures a été déterminée de la manière suivante: une série de mesures ont été effectuées sur des " Blank ", c'est à dire des récipients contenant le catalyseur. Pour chacun des 3 éléments, une hauteur moyenne et son écart type ont été ainsi déterminés. Afin d'établir la quantité pondérale minimum d'échantillon à analyser, nous avons calculé à partir des courbes d'étalonnage, le poids de chaque élément correspondant à la hauteur moyenne du " Blank " et de son écart type (TAB. IX).

Pour chaque élément, on a alors calculé le poids sec approximatif du zooplancton qui contiendrait la quantité de l'élément correspondant à la valeur de l'écart type du Blank et à la hauteur de 1 mm. de pic. Ces calculs ont été effectués en supposant une composition élémen-taire du zooplancton approximative: 40 % de C, 10 % de N et de H (TAB. X).

On a considéré comme poids minimum d'échantillon analysable la quantité de matière sèche contenant au moins 2 fois les quantités d'élément correspondantes à la hauteur de l'écart type.

Cette quantité minimum analysable varie d'un élément à l'autre; elle est de 6 - 7 µg de matière sèche pour le C et le N et de 15 µg pour le H. En pratique, nous avons analysé des échantillons généralement supérieurs à 15 µg.

A partir des valeurs de l'écart type calculées pour chacun des éléments et de la constitution élémentaire approximative du zooplancton, on a déterminé, pour des poids croissants de l'échantillon, l'influence de la valeur de l'écart type sur la précision de l'estimation de la teneur de chaque élément. A cet effet la quantité de l'élément correspondant à la valeur de l'écart type a été exprimée en % de la quantité de l'élément théoriquement présent (TAB. XI. FIG. 19).

On peut voir que pour les échantillons dépassant 50 µg, comme la plupart de nos échantillons, le coefficient de variation est inférieur à 5 - 6 % pour le carbone et l'azote, il atteint cependant 15 % pour l'hydrogène dont l'écart type du Blank est plus important. Pour cet élément, il faut analyser une quantité de matière sèche supérieu-re à 150 µg afin de réduire le pourcentage de variabilité à la valeur acceptable de 5 - 6 %.

Ceci explique le fait que pour les échantillons

TAB. IX Détermination du C, du H et du N par chromatographie gazeuse. Expression de la valeur du Blank et de son écart type en µg de C, de H et de N.

	Valeur du Blank $\pm\sigma$ en mm.	1 mm haut. de pic = en µg.	1 µg d'élément = en mm. de haut,	Valeur du Blank et de σ en µg.
N	2,25 $\pm$ 0,7 mm	0,373 µg N	2,65 mm	8,39 $\pm$ 0,261 µg N
C	36,5 $\pm$ 7,5 mm	0,1598 µg C	6,23 mm	5,85 $\pm$ 1,2 µg C
H	77 $\pm$ 10 mm	0,0765 µg H	13,06 mm	5,89 $\pm$ 0,765 µg H

TAB. X Détermination du C, du H et du N par chromatographie gazeuse. Expression de l'écart type du Blank et de la hauteur de pic en µg de matière sèche de zooplancton.

Equivalent en poids sec de zooplancton (40 % C, 10 % N, 10 % H)

	de l'écart type du Blank	de 1 mm. de hauteur de pic
N:	$\frac{0,261 \times 100}{10} = 2,61$ µg	$\frac{0,373 \times 100}{10} = 3,73$ µg
C:	$\frac{1,2 \times 100}{40} = 3$ µg	$\frac{0,1598 \times 100}{40} = 0,4$ µg
H:	$\frac{0,765 \times 100}{10} = 7,65$ µg	$\frac{0,0765 \times 100}{10} = 0,76$ µg

TAB. XI Détermination du C, du H et du N par chromatographie gazeuse. Incidence de l'écart type du Blank sur le % d'erreur réalisé au cours des déterminations effectuées sur des quantités croissantes de matière sèche de zooplancton.

Mat.sèche en µg.	µg de N.	Erreur en µg.	Erreur en %	µg de C.	Erreur en µg.	Erreur en %	µg de H.	Erreur en µg.	Erreur en %
7	0,70	0,26	38	2,80	1,2	42	0,70	0,765	110
14	1,40	"	19	5,60	"	21	1,40	"	54,6
21	2,10	"	12	8,40	"	13	2,10	"	36,4
28	2,8	"	9	11,20	"	10	2,80	"	27,3
42	4,1	"	6	16,4	"	7	4,10	"	18
50	5	"	5	20	"	6	5	"	15
100	10	"	2,5	40	"	3	10	"	7

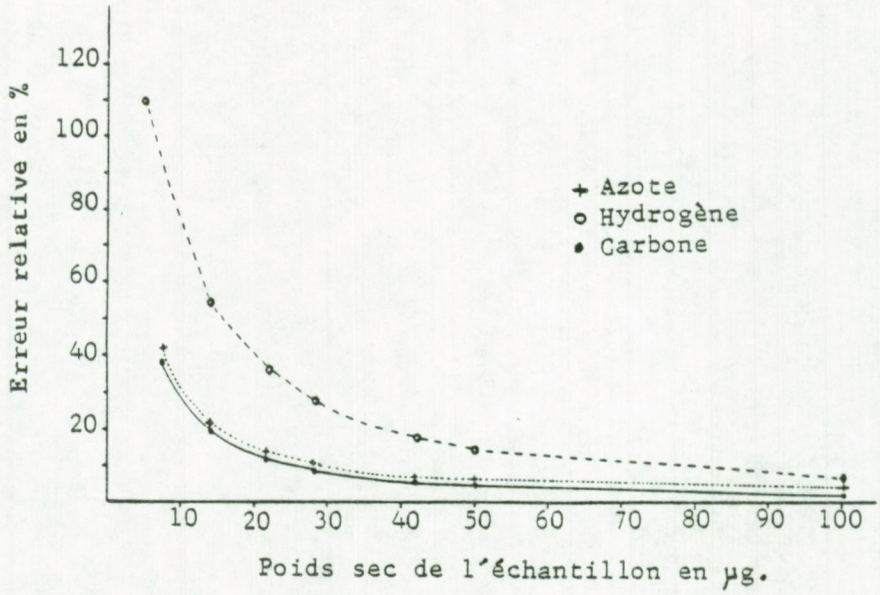


FIG. 19 Erreur relative dans la détermination du Carbone, de l'Azote et de l'Hydrogène par chromatographie gazeuse en fonction du poids sec de zooplancton constituant l'échantillon analysé.

comportant des organismes sélectionnés par espèce et par taille, les teneurs en H n'ont pu être exprimées.

II. EXPOSE ET DISCUSSION DES RESULTATS.

A. Corrélation taille - poids pour les espèces importantes.

Rapport longueur totale - longueur céphalothorax chez les copépodes.

Pour chaque espèce de copépodes le rapport longueur totale - longueur céphalothorax a été établi à partir de mesures effectuées sur une centaine d'individus (TAB. XII). Ce rapport est caractéristique de l'espèce et relativement constant, comme le démontrent les valeurs très faibles de l'écart type.

Nos valeurs diffèrent légèrement de celles renseignées par DEEVEY (1960) pour les deux espèces identiques considérées: Temora et Centropages. Cela peut s'expliquer par le fait qu'il ne considère que les femelles alors que nos mesures portent sur l'ensemble des deux sexes et des différents stades copépodites. Il est évident qu'une généralisation du rapport à un ensemble d'espèces (CUSHING et VUCETIC 1963) engendre une erreur appréciable qui se répercutera sur les calculs ultérieurs du poids sec et des teneurs élémentaires.

Corrélation longueur - poids sec.

Les résultats des mesures de poids sec et de longueur des différents organismes sont reportés dans le tableau XIII.

Les poids secs sont exprimés en µg et les longueurs en mm/10. En vue du calcul des équations de régression du poids sec sur la longueur, ces valeurs ont été transformées suivant le raisonnement exposé par ROBERTSON (1968). On a cherché à rendre la relation entre poids sec et longueur approximativement linéaire.

HUXLEY (1932) a établi que lorsque deux propriétés d'un organisme augmentent à des taux différents, la relation entre les valeurs des deux parties peut être exprimée par l'équation

$$Y = B X^{K}$$

où Y et X sont les dimensions respectives des deux parties, B une

TAB. XII Rapport entre longueur totale (Lt) et longueur du céphalothorax (Lc) chez les Copépodes. (n = nombre d'observations, σ = écart type.)

COPEPODE.	n.	Lc. CEPHALOTHORAX / Lt. TOTAL.	σ
Oithona h.	56	0,6411	0,0529
Calocalanus s.	40	0,8320	0,0244
Clausocalanus a.	40	0,7509	0,0360
Centropages t.	37	0,7345	0,0244
Ctenocalanus v.	35	0,7795	0,0173
Temora s.	36	0,7023	0,0412
Oncaea sp.	33	0,6824	0,0300
Corycaeus c.	40	0,6407	0,0538
Euterpina a.	100	0,7001	0,0321
Acartia c.	50	0,7210	0,0423
Microsetella r.	-	1	-

TAB. XIII Longueur (L) et poids secs (en µg) correspondants déterminés pour les espèces les plus importantes du zooplancton. (n = nombre d'organismes dans l'échantillon, σ = écart type, N°= numéro de l'échantillon.)

N°échantillon	Date	n.	L. µ.		σ µ.	Poids sec µg.
Clausocalanus a.						
21	25.11.68	18	273	±	60	1,23
22	"	28	406		27	1,54
23	"	19	491		26	3,01
2	"	20	623		-	5,43
24	"	29	604		16	5,53
25	"	1	700		56	7,20
82	22. 4.69	13	628		40	4,97
83	"	16	767		36	7,25
84	"	20	945		60	11,39
91	22. 7.69	12	654		55	5,60
92	"	20	792		25	8,66
93	"	20	983		50	11,51
155	2.10.68	10	691		35	7,90
156	"	10	745		13	9,73
Ctenocalanus v.						
39	22.11.68	5	304	±	23	1,20
40	"	31	420		29	1,42
41	"	52	482		12	2,71
42	"	18	562		89	4,06
122	22. 4.69	20	502		15	1,71
123	"	10	586		18	2,60
124	"	20	691		15	4,55
125	"	20	739		18	5,73
139	2.10.68	10	432		13	1,36
140	"	10	507		20	2,41
Calocalanus s.						
43	25.11.68	59	280	±	40	0,48
44	"	35	378		34	1,00
109	22. 4.69	20	376		35	0,65
110	"	20	467		23	1,30
111	"	20	528		16	1,76
115	22. 7.69	20	453		31	1,21
116	"	20	542		13	1,58

N° échantillon	Date	n.	L. µ.		σ µ.	Poids sec µg.
Calocalanus s.						
145	2.11.68.	10	371	±	18	0,81
146	"	10	452		11	1,29
Centropages t.						
33	25.11.68	7	278	±	33	0,57
34	"	34	461		40	2,28
35	"	46	586		53	4,59
36	"	40	773		46	10,66
85	22. 4.69	10	798		30	10,28
86	"	11	960		40	14,60
87	"	12	1.052		25	16,90
97	22. 7.69	11	627		35	4,75
98	"	8	770		25	10,63
99	"	11	984		39	17,82
153	2.10.68	20	869		58	8,45
154	"	20	996		31	10,10
Corycaeus c.						
14	25.11.68	26	410	±	53	4,80
15	"	22	563		31	5,54
16	"	20	651		15	11,15
17	"	10	758		32	13,00
18	"	8	866		51	14,00
103	22. 8.69	10	461		45	5,42
104	"	10	646		65	9,62
105	"	10	916		37	16,24
149	2.10.68	10	506		29	6,20
150	"	10	678		47	6,43
Oncaea sp.						
26	25.11.68	73	289	±	54	1,12
27	"	21	396		36	3,49
28	"	3	610		53	9,88
47	"	111	275		34	10,05
48	"	7	444		38	4,50

N° échantillon	Date	n.	L. µ.		σ µ.	Poids sec µg.
Oncaea sp.						
106	22. 8.69	20	313	±	14	1,06
107	"	15	389		27	2,03
108	"	20	440		15	2,21
129	22. 4.69	20	191		14	-
130	"	20	247		14	-
131	"	20	315		22	0,93
157	2.10.68	10	313		16	1,23
158	"	12	377		16	2,10
Temora s.						
29	25.11.68	20	296	±	45	2,08
30	"	30	453		35	3,96
31	"	41	547		33	6,49
32	"	31	682		69	12,87
100	22. 7.69	10	571		41	6,36
101	"	10	727		35	13,55
102	"	10	909		54	20,25
147	2.10.68	10	776		51	13,75
148	"	12	970		35	23,00
Acartia c.						
3	25.11.68	20	692	±	37	6,80
4	"	20	725		56	4,96
5	"	20	689		33	6,30
6	"	20	674		46	5,05
132	22. 4.69	20	414		54	0,85
133	"	14	636		40	3,55
134	"	20	811		55	5,96
141	2.10.68	15	313		25	0,48
142	"	10	401		28	1,09
Euterpina a.						
7	25.11.68	50	246	±	21	0,64
8	"	50	261		18	0,70
9	"	50	263		14	0,75

N° échantillon	Date	n.	L. µ.		σ u.	Poids sec µg.
Euterpina a.						
11	25.11.68	50	245	±	18	0,60
12	"	50	297		11	0,78
119	22. 4.69	20	321		21	1,23
120	"	20	402		20	1,79
121	"	20	459		22	1,90
137	2.10.68	10	307		22	1,45
138	"	10	387		23	2,18
Oithona h.						
19	25.11.68	40	224	±	23	0,58
45	"	58	197		18	0,52
88	22. 4.69	14	418		10	1,00
89	"	16	480		20	1,10
90	"	20	543		20	1,38
94	22. 7.69	20	427		19	0,89
95	"	20	482		20	1,16
96	"	20	541		21	1,36
136	2.10.68	10	358		16	1,13
Microsetella r.						
37	25.11.68	96	293	±	25	0,44
38	"	20	393		39	0,68
128	12. 7.69	20	427		17	1,06
Nauplii.						
56	25.11.68	90	70	±	12	0,038
57	"	200	144		21	0,088
58	"	120	232		41	0,181
50	"	220	172		21	0,147
193	"	300	201		52	0,168
194	"	300	201		52	0,165
195	"	300	163		37	0,167
196	"	300	192		5	0,194

N°échantillon	Date	n.	L. µ.		σ µ.	Poids sec µg.
Limacina sp.						
64	25.11.68	34	148	±	32	0,85
65	"	49	315		70	2,36
66	"	10	504		68	13,92
67	"	1	875		26	51,93
182	"	6	485		91	9,59
183	"	6	521		49	12,55
184	"	6	486		76	8,35
185	"	6	478		89	9.56
186	"	6	531		81	14,62
187	"	6	465		73	9,73
Creseis sp.						
59	25.11.68	42	671	±	157	0,90
60	"	60	1.417		191	3,22
61	"	20	2.270		230	7,31
62	"	4	3.250		129	16,27
63	"	4	4.400		673	40,57
167	"	10	3.560		292	25,30
168	"	10	3.720		322	25,94
169	"	10	3.630		340	24,52
170	"	10	3.600		316	32,03
Veliger sp.						
73	25.11.68	38	107	±	19	0,20
74	"	270	172		37	0,66
75	"	106	274		42	1,71
188	"	20	251		18	1,40
189	"	20	223		17	1,17
190	"	20	227		19	1,07
191	"	20	233		24	1,03
192	"	20	237		26	1,19

N°échantillon	Date	n.	L. µ.		σ µ.	Poids sec µg.
Oikopleura sp.						
76	25.11.68	26	1.273	±	413	1,90
77	"	48	2.340		155	3,44
78	"	61	2.880		158	6,23
81	"	33	4.130		209	18,56
171	"	8	3.612		210	11,96
172	"	8	3.537		496	13,23
173	"	8	3.687		327	14,37
174	"	8	3.487		295	9,08
175	"	8	3.612		372	10,35
Polychaetes sp.						
68	25.11.68	11	302	±	93	1,36
69	"	28	790		13	1,85
71	"	28	2.370		275	7,87
72	"	2	4.600		332	25,60
176	"	6	2.500		400	15,58
177	"	6	2.600		490	16,87
178	"	6	2.266		270	6,37
179	"	6	2.216		250	11,21
180	"	6	2.133		120	9,91
181	"	6	2.350		360	12,77
Sagitta sp.						
52	25.11.68	1	13.000	±	-	138,00
53	"	1	14.500		-	148,00
54	"	1	10.500		-	71,60
55	"	1	7.800		-	26,30
151	"	1	10.600		-	62,16
159	"	1	11.000		-	75,20
161	"	1	10.600		-	72,30
162	"	1	11.200		-	84,30
163	"	1	10.400		-	63,00
164	"	1	10.600		-	67,50
165	"	1	10.800		-	72,60
166	"	1	11.000		-	68,50

constante et K le rapport de croissance entre les deux parties.

Dans notre cas, Y sera le poids et X la longueur de l'animal; si l'on admet que K est relativement constant et si l'on considère les logarithmes de la longueur et du poids, l'équation qui en résulte est linéaire:

$$\log Y = \log B + K \log X$$

Ces valeurs logarithmiques ont servi à établir les graphiques de la figure 20. Les équations de régression et les valeurs du coefficient de corrélation (r) sont reprises dans le tableau XIV pour les différentes espèces.

Le pourcentage de la variance du poids non expliqué par la régression a été calculé par la formule:

$$V\ \% = 100\ (\ 1 - r^2)$$

Ces pourcentages sont également repris dans le tableau XIV.

ROBERTSON (1968) a déterminé les corrélations taille - poids pour 6 espèces de Calanoidae atlantiques. Les coefficients de variation fluctuent de 0,805 à 0,879; le pourcentage de la variance du poids non expliqué par la régression variait de 22 à 35,2 %.

A partir des mesures effectuées par MARSHALL NICHOLLS et ORR (1934) et des siennes (1968), ROBERTSON avait démontré que le fait de séparer les sexes et le stade 5 du stade 6 chez Calanus permettait d'accroître la valeur du coefficient de régression par rapport au coefficient obtenu à partir de l'ensemble de ces stades.

Les coefficients de régression que nous obtenons sont plus élevés que ceux de ROBERTSON et rejoignent ceux qui ont été calculés à partir des données de MARSHALL NICHOLLS et ORR. Les pourcentages de variance du poids sec non expliqués par la régression sont inférieurs aux valeurs calculées par ROBERTSON.

Cette plus grande précision est probablement expliquée par le fait que nous avons employé une méthode de pesée et de mesure beaucoup plus sensible.

La comparaison entre les données obtenues pour deux espèces : Acartia clausi et Temora longicornis par ROBERTSON (1968) et les nôtres est intéressante. Les équations de régression sont sensiblement identiques bien que l'ensemble des organismes prélevés en Méditerranée soient nettement de plus petite taille que leur correspondant de l'Atlantique (FIG. 21 et 22).

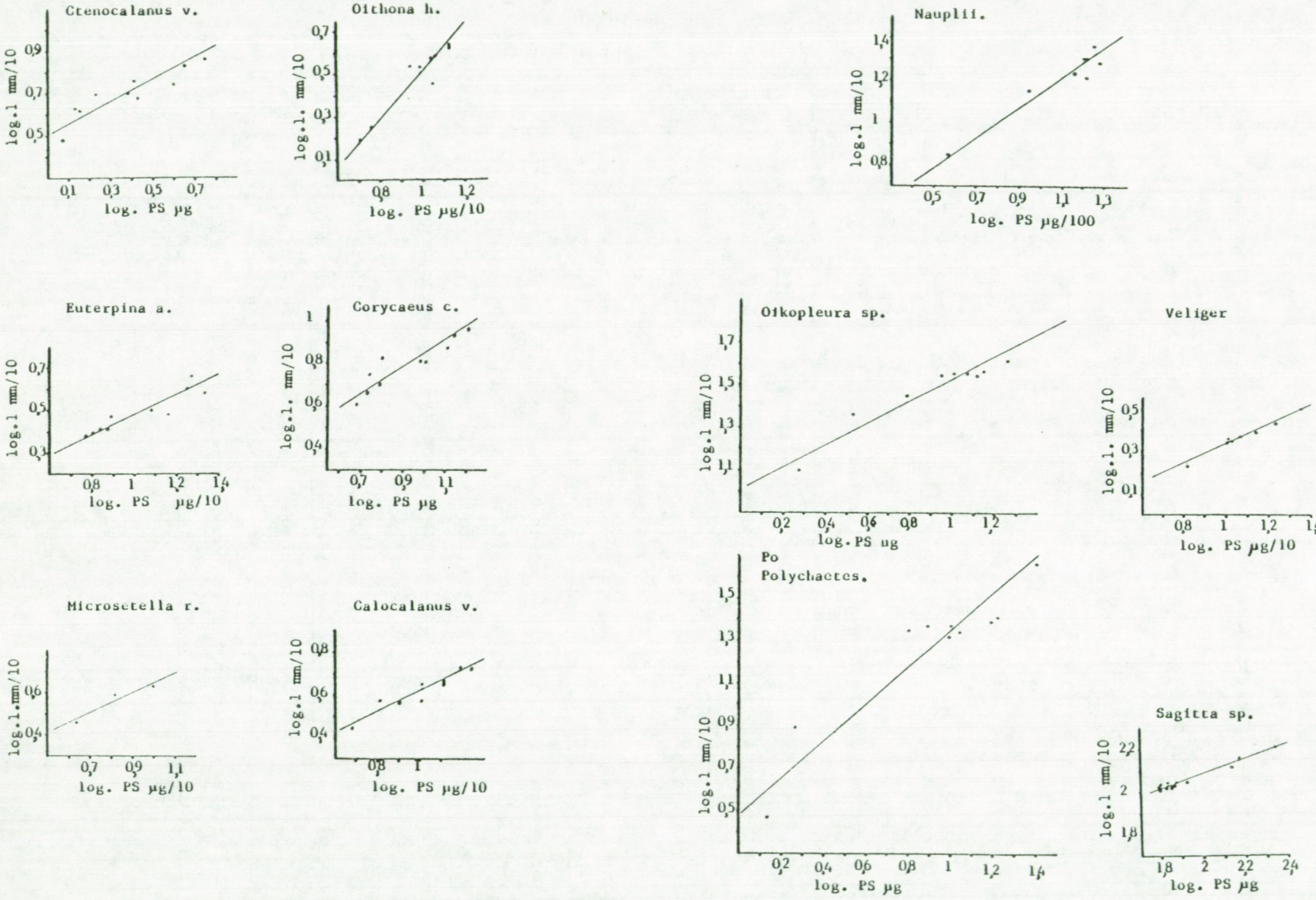


FIG. 20 Relations entre le logarithme du poids sec et le logarithme de la longueur établies pour les principales espèces du zooplancton.
(P.S. = poids sec; l = longueur)

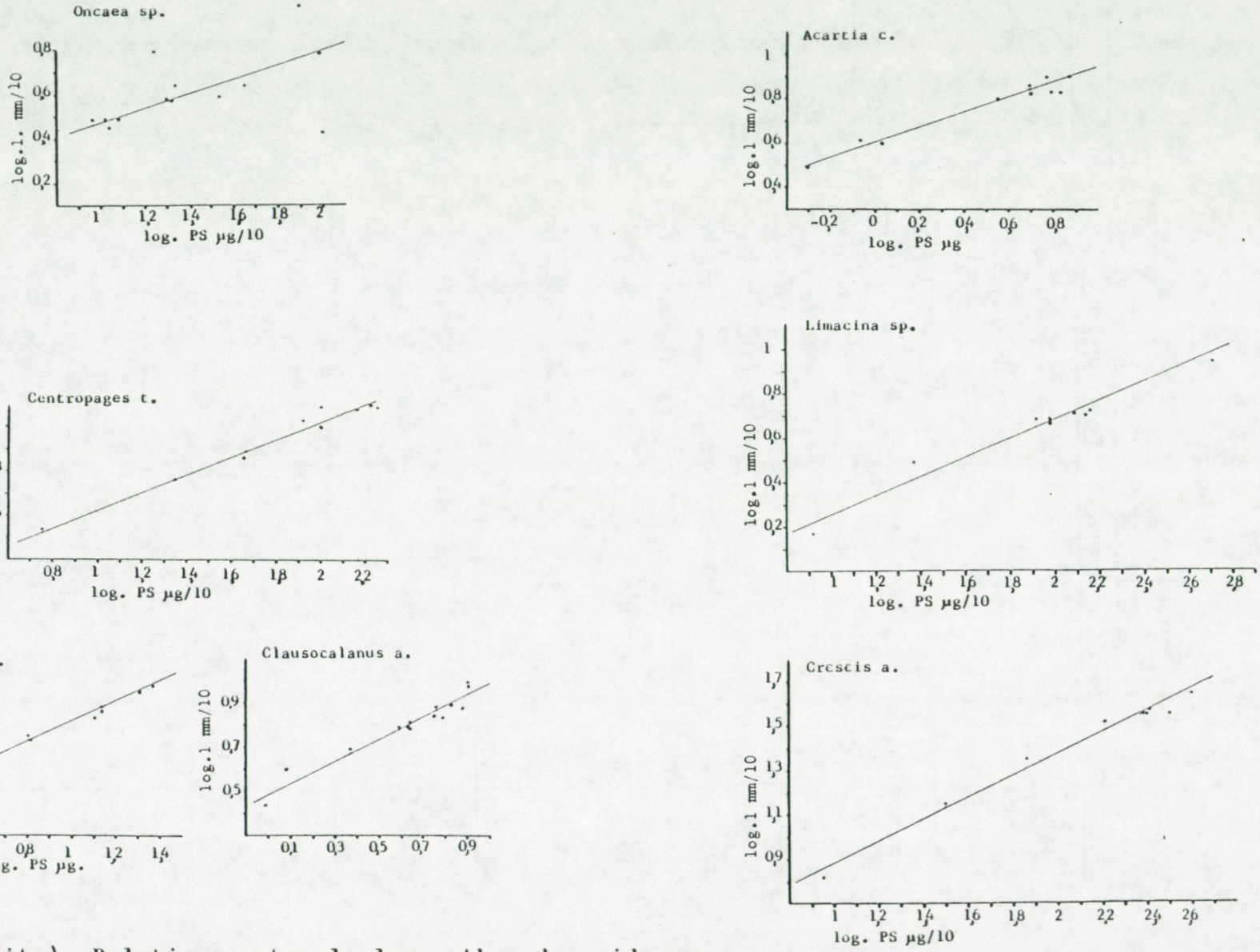


FIG. 20 (suite) Relations entre le logarythme du poids sec et le logarythme de la longueur établies pour les principales espèces du zooplancton. (P.S.=poids sec; l=longueur)

TAB. XIV Corrélation entre longueur (L) et poids secs en µg dans les espèces les plus importantes du zooplancton.

ESPECES.	FACTEUR DE CORRELATION.	EQUATION DE REGRESSION. Poids sec P.S. =	$V = 100 (1-r^2)$ EN %.
COPEPODES.			
Clausocalanus a.	0,9717	1,995 log Lc - 0,862 (+)	5,58
Ctenocalanus v.	0,9029	1,912 log Lc - 0,964 (+)	18,48
Calocalanus sp.	0,9505	2,057 log Lc - 0,275 (++)	9,66
Centropages t.	0,9780	2,495 log Lc - 0,297 (++)	4,36
Corycaeus c.	0,9114	1,560 log Lc - 0,316 (+)	16,94
Microsetella r.	0,9489	2,123 log Lc - 0,365 (++)	9,66
Oncaea sp.	0,9552	3,106 log Lc - 0,466 (++)	10,66
Temora s.	0,9906	2,127 log Lc - 0,737 (+)	1,88
Acartia c.	0,9790	2,985 log Lc - 1,809 (+)	4,16
Euterpina a.	0,9321	2,099 log Lc - 0,004 (++)	13,12
Oithona h.	0,9504	0,895 log Lc + 0,460 (++)	9,68
Nauplii	0,9582	1,425 log Lt - 0,616 (+++)	8,19
NON COPEPODES.			
Oikopleura sp.	0,9571	1,945 log Lt - 1,966 (+)	8,4
Polychaetes sp.	0,9407	1,166 log Lt - 0,564 (+)	11,51
Sagitta sp.	0,9871	2,942 log Lt - 4,128 (+)	2,57
Limacina sp.	0,9785	2,362 log Lt + 0,400 (++)	4,26
Creseis a.	0,9912	2,056 log Lt - 0,812 (++)	1,76
Veliger	0,9965	2,215 log Lt + 0,247 (++)	0,70

(+) L. en mm/10, P.S. en µg.
(++) L. en mm/10, P.S. en µg/10.
(+++) L. en mm/10, P.S. µg/100.

Lc. Longueur céphalothorax.
Lt. Longueur totale.
V. % des valeurs non expliquées par régression.

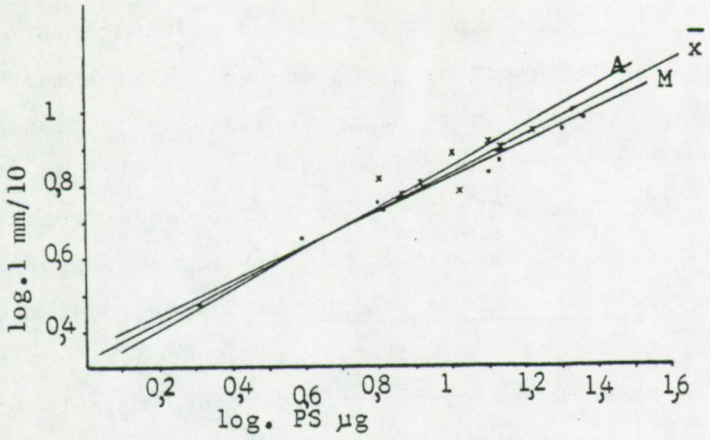


FIG. 21 Comparaison entre les droites de régression logarithme poids sec - logarithme longueur établies pour Temora stylifera en Atlantique par ROBERTSON 1968 (A) et en Méditerranée (M). $\bar{X}$ est la droite calculée sur l'ensemble des données.

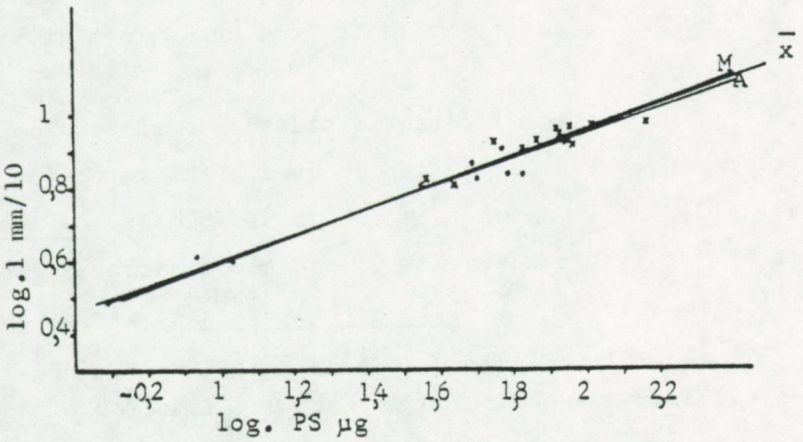


FIG. 22 Comparaison entre les droites de régression logarithme poids sec - logarithme longueur établies pour Acartia clausi en Atlantique par ROBERTSON 1968 (A) et en Méditerranée (M). $\bar{X}$ est la droite calculée sur l'ensemble des données.

Une explication de ce phénomène peut être recherchée dans la corrélation, signalée par certains auteurs (voir Revue dans DEEVEY 1960), entre la température ou la disponibilité en nourriture et la longueur des copépodes. Les formules de KAMSHILOV (1951) reprises par CUSHING et VUCETIC (1963) sont des approximations. KAMSHILOV avait établi la régression de la racine cubique du poids sec sur la longueur de Calanus finmarchicus et d'autres espèces, pour ensuite généraliser ses résultats à l'ensemble des copépodes. Cet auteur suppose en effet que le poids varie en fonction du cube de la longueur. Cette assertion équivaut à donner la valeur 3 à la constante K des équations de régression; on peut constater que les valeurs déterminées expérimenta--lement sont sensiblement différentes (TAB. XV).

ROBERTSON a déjà signalé cette divergence entre les calculs de KAMSHILOV et ses observations. Il attribuait les différences observées au fait que dans ses échantillons, seuls les stades copépodites 5 et 6 étaient représentés tandis que les calculs de KAMSHILOV intéressaient l'ensemble des stades copépodites.

Cela ne semble pas être la seule explication si l'on envisage que les mesures présentées ici sont effectuées sur l'ensemble des stades copépodites et adultes. La raison de cette apparente contradiction entre les résultats de ROBERTSON et les nôtres d'une part, et ceux de KAMSHILOV d'autre part doit être recherchée dans une autre direction.

Les différentes droites de régression obtenues pour les différentes espèces de copépodes ont été reportées sur un même graphique (FIG. 23). On constate que deux espèces : Calanus helgolandicus et Oithona sp. se différencient de l'ensemble des autres espèces par l'inclinaison de leur droite: Oithona helgolandica est le plus petit des copépodes étudiés, Calanus helgolandicus le plus grand . Pour l'ensemble des autres espèces, on observe une similitude dans la pente de la droite.

Les différentes équations de corrélation ont été comparées dans une étude statistique destinée à regrouper les différentes espèces (MOLLER et NASSOGNE en préparation). La formule générale obtenue en prenant en considération l'ensemble des données relatives à l'ensemble des espèces est : $\log PS = 2{,}573 \log lc - 0{,}3273$ si la longueur du céphalothorax est exprimée en mm/10 et le Poids sec en µg/10.

TAB. XV Comparaison entre les différentes formules pour la détermination du poids sec de Clausocalanus arcuicornis à partir de mesures de longueur. (Nombre d'observations : 100)

Longueur céphalothorax µ	Longueur totale µ	Poids sec mesuré P.S. µg/10	Poids sec calculé suivant KAMSHILOV µg/10	% du P.S.	Poids sec calculé suivant ROBERTSON et NASSOGNE µg/10	% du P.S.
273	390	12,30	3,32	26,9	10,12	82,2
406	580	15,40	10,47	67,9	22,29	144,7
491	701	30,10	18,21	60,4	32,51	106,9
623	890	54,30	36,71	67,6	52,24	96,2
604	862	55,30	33,41	60,4	50,05	90,5
700	1.000	72	51,74	71,8	65,62	91,1
628	897	49,70	37,56	75,5	53,46	107,5
767	1.095	72,50	67,63	93,2	79,25	109,3
945	1.350	113,90	125,62	110,2	120,50	105,7
654	934	56,00	42,31	75,5	57,42	102,5
792	1.131	86,60	74,41	85,9	84,53	97,5
983	1.404	115,10	141,10	122,5	130,33	113,2
691	987	79,00	49,78	63	64,13	81,1
745	1.064	97,30	62,13	63,8	74,65	76,7
$\bar{x} \pm \sigma$				$74,6 \pm 23$		$100,4 \pm 17$

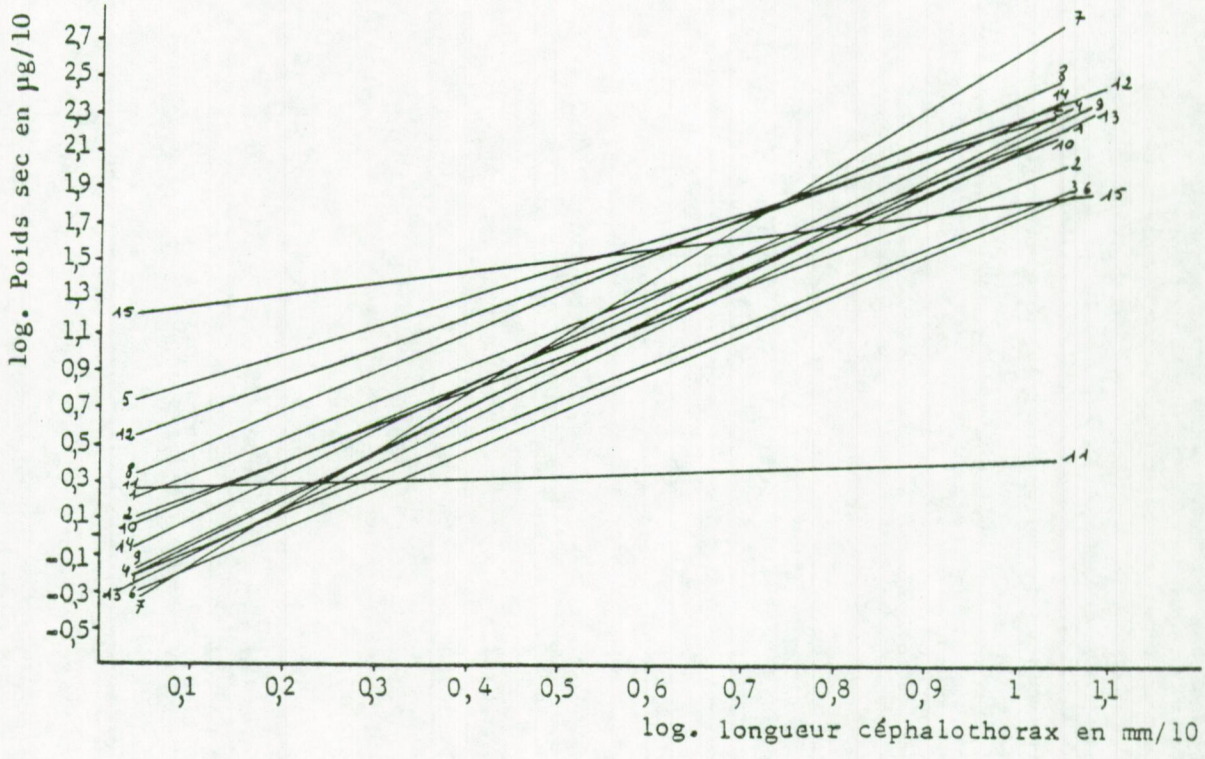


FIG. 23 Comparaison entre les droites de régression log. Poids sec - log. longueur établies pour les différentes espèces de Copépodes.

1. Clausocalanus arcuicornis
2. Ctenocalanus vanus
3. Calocalanus s.
4. Centropages typicus
5. Corycaeus clausi
6. Microsetella rosea
7. Oncaea sp.
8. Temora stylifera
9. Acartia clausi
10. Euterpina acutifrons
11. Oithona nana
12. Temora s. (ROBERTSON 1968)
13. Acartia c. "
14. Pseudocalanidae "
15. Calanus helgol. "

Le coefficient de corrélation r est 0,9533 et le pourcentage de la variance du poids non expliqué par la régression ($v = 100 (1 - r^2)$ est égal à 9,1 %.

L'ensemble de ces équations de régression permet donc la détermination immédiate du poids sec d'un organisme à partir de l'une de ses dimensions. La biomasse relative de chaque espèce dans un échantillon, et par addition la biomasse totale de l'échantillon, peuvent être déterminées si au cours des opérations de comptage chaque organisme est mesuré avec précision. La mensuration des organismes en cours de comptage est longue, ce travail nécessite 4 à 5 jours par échantillon si l'on veut disposer d'un nombre de mesures statistiquement valable , par contre opérant de cette façon, l'erreur réalisée lors du passage de la numération à la biomasse en poids sec est de quelques pour-cents.

Si cette méthode peut être envisagée dans le cas d'échantillons isolés, elle ne peut être adoptée telle quelle dans le cas de l'analyse de routine d'un nombre élevé d'échantillons se représentant périodiquement. Une simplification de la méthode a donc été envisagée. Deux possibilités se présentaient: ou ne traiter qu'un petit nombre d'échantillons lors de chaque campagne et extrapoler les résultats aux autres échantillons,ou rechercher des valeurs saisonnières moyennes pour la taille et la composition chimique élémentaire des différentes espèces tout en admettant une marge d'erreur acceptable et connue. Cette dernière solution a été retenue.

B. Dimensions et poids secs moyens des différentes espèces.

Variations saisonnières.

La longueur moyenne de chaque espèce dans le milieu naturel a été établie sur la base d'une centaine de mesures effectuées sur les 100 premiers individus qui se présentaient lors du comptage d'un échantillon soigneusement homogénéisé.

Pour les copépodes et les nauplii, chaque espèce a été mesurée à quatre saisons différentes, choisies en fonction des courbes d'évolution de la population en zooplancton établies précédemment: en avril et décembre comme périodes de population nombreuse, en juillet comme période pauvre et en octobre, moment où s'amorce la poussée hivernale.

Pour les autres espèces, seule leur période de dominance a été retenue. Les résultats sont reportés dans le tableau XVI Chaque moyenne est caractérisée par son écart type. L'examen de ces écarts montre que le coefficient de variation des moyennes ne dépasse que rarement 20 %. Cette valeur est faible compte tenu du fait que la population échantillonnée comporte l'ensemble des stades de développement de l'espèce.

Etude comparative des espèces.

Le poids sec moyen d'une espèce peut être calculé de deux manières, soit par introduction de la longueur moyenne dans l'équation de corrélation taille - poids, soit en y introduisant chaque longueur individuelle et en calculant la moyenne des poids secs individuels obtenus. Dans le premier cas, l'écart type du poids sec moyen est calculé à partir de l'écart type de la longueur moyenne, dans le second cas, il est calculé sur l'ensemble des poids secs individuels. La comparaison de ces deux méthodes n'a pas donné de différence significative. Les poids secs moyens ainsi calculés sont affectés d'un coefficient de variation voisin de 20 %.

La taille moyenne des différentes espèces calculée sur l'ensemble des mesures effectuées, indépendamment de la saison, est représentée dans un graphique (FIG. 24). Dans ce graphique sont également reportés les poids secs moyens calculés à partir des formules de régression déterminées précédemment.

Seuls les copépodes qui ont une forme extérieure plus ou moins similaire, peuvent être comparés entre eux sur la base de la longueur moyenne. Le poids sec moyen par contre, permet une comparaison directe entre tous les organismes considérés, ce qui donnera lieu à une nouvelle classification des espèces ou des genres en fonction de leur biomasse individuelle.

Parmi les copépodes, on peut distinguer 4 groupes de taille plus ou moins identique:

Acartia cl. Temora st. Centropages t.	1 mm. environ
Corycaeus cl. Ctenocalanus v.	0,7 à 0,9 mm.
Calocalanus s. Clausocalanus arc. Oithona helg.	0,5 à 0,7 mm.
Microsetella ros. Oncaea med. Euterpina ac.	0,3 à 0,5 mm.

On notera que les copépodes les plus abondants

	Décembre.		Avril.		Juillet.		Octobre.	
COPEPODES.								
Clausocalanus a.	584 ±	235	629 ±	149	469 ±	120	456 ±	85
Oithona h.	512	147	633	161	738	248	495	81
Oncaea sp.	411	111	408	125	444	127	abs.	
Centropages t.	868	356	975	314	1.088	321	abs.	
Microsetella r.	358	59	354	37	336	68	339 ±	44
Calocalanus s.	450	106	520	94	556	122	497	91
Ctenocalanus v.	794	118	755	134	688	105	508	134
Temora s.	1.059	316	abs.		838	342	abs.	
Acartia c.	1.080	142	abs.		1.o88	186	abs.	
Corycaeus c.	843	296	abs.		777	267	abs.	
NON COPEPODES.								
Polychaetes sp.	2.476 ±	2.363						
Creseis sp.	1.793	837						
Oikopleura sp.	2.243	555						
Limacina sp	226	79						
Evadne sp.	653	66						
Veliger sp.	150	31						
Siphonophores sp.	2.134	952						
Oeufs poissons	354	109						
Sagitta sp.	6.252	2.452						
NAUPLII DE COPEPODES.	172,5	35,2						

TAB. XVI Longueur moyenne (en μ ± écart type en μ) des espèces les plus importantes du zooplancton. (explication dans le texte)

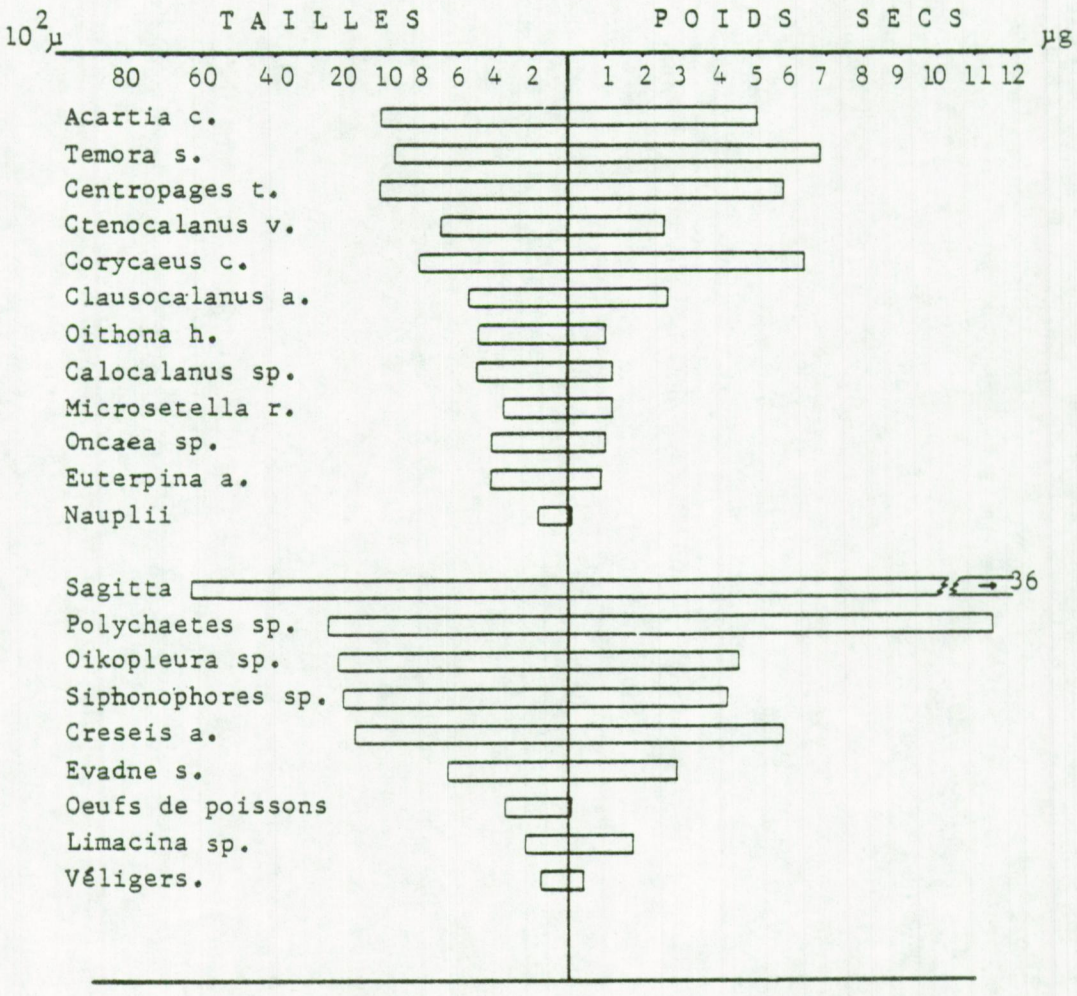


FIG. 24 Longueur et poids sec individuels moyens des différentes espèces constituant le zooplancton de La Spezia.

dans les relevés se retrouvent dans les deux derniers groupes. Ce fait contribue à donner à l'ensemble de la faune copépodique de notre zone un aspect de nanisme en comparaison des dimensions moyennes des copépodes signalés dans d'autres mers (ROBERTSON 1968, DEEVEY 1960, etc).

Le critère poids sec individuel moyen permet de distinguer différents groupes de copépodes. Seuls Temora, Acartia, Corycaeus et Centropages ont un poids sec moyen individuel supérieur à 10 µg; ces grands copépodes sont numériquement peu importants.

Les trois genres dominants : Clausocalanus, Oncaea et Oithona ont respectivement des poids secs moyens de 5, 3 et 1,3 µg environ.

Ctenocalanus, Calocalanus, Microsetella et Euterpina, dont l'importance n'est jamais élevée sur le plan numérique, ont des poids secs moyens relativement faibles (4,5; 1,2; 0,6 et 0,7 µg respectivement).

Les Nauplii, numériquement importants dans les relevés, ont un poids sec individuel moyen très faible (0,15 µg) qui rejoint les valeurs obtenues pour certains Protozoaires.

Parmi les espèces non copépodes, deux genres seulement ont des biomasses individuelles importantes: Sagitta (environ 36 µg) et les Polychaetes (11,5 µg). Oikopleura (4,6 µg), Creseis (5,8 µg), les Siphonophores (4,3 µg), Evadne (2,9 µg) et Limacina (1,72 µg) ont des poids secs individuels du même ordre que les valeurs observées chez les Copépodes.

Les oeufs de poissons et les Veligers ont des poids secs individuels moyens inférieurs à 0,5 µg.

Les Protozoaires et les Acanthaires n'ont pu être pesés. Leur poids sec moyen a été calculé à partir de mesures volumétriques; ils sont de l'ordre de 0,03 µg pour les Acanthaires et les Tintinnides, de 0,2 µg environ pour les Foraminifères.

Variations saisonnières chez les Copépodes.

Les variations saisonnières de la longueur moyenne, et par là du poids sec individuel moyen des Copépodes, sont peu significatives pour l'ensemble des genres étudiés.

Une analyse de variance et différents tests statistiques démontrent qu'au sein de chaque groupe, les différences

entre saisons ne sont généralement pas significatives dans leur ensemble au seuil de 0,05 % ;en outre aucune différence n'est significative au seuil de 0,01 % . On peut voir ainsi que l'erreur que l'on pourrait commettre en considérant la longueur moyenne annuelle calculée sur l'ensemble des mesures , est négligeable. Ces moyennes annuelles sont acceptables dans le cadre d'une étude de production du zooplancton parce que la marge d'erreur possible est relativement faible comparée aux autres sources d'erreur, notamment les erreurs d'échantillon--nage. Il est évident que ces valeurs moyennes n'ont probablement qu' un caractère local, propre aux zones étudiées. Elles ne pourraient convenir à des études écologiques précises; en effet, trop de facteurs contribuent à cette moyenne annuelle. Parmi ceux-ci, le plus important est incontestablement la répartition des individus d'une espèce en divers stades de développement.Il est connu que d'une saison à l'autre, l' importance relative de chaque stade de développement est modifiée (voir notamment les nombreux travaux sur la succession des générations de copépodes au cours du cycle annuel revus par GAUDY 1970). De fait, il se peut qu'une même moyenne saisonnière,entendue avec son écart quadratique, soit obtenue pour une population comportant une dominance de stades adultes et de très jeunes copépodites,ou pour une population dont tous les individus sont plus régulièrement distribués à travers les différents stades. Une même moyenne illustrerait ainsi 2 situations écologiques extrêmement différentes.

Un autre facteur écologique important n'apparaît pas dans l'expression d'une moyenne annuelle: c'est la variation éventuelle de taille d'une espèce au même stade de développement. Au sein d'une même population peuvent par exemple apparaître deux distributions modales montrant ainsi la coexistence de deux variétés de l'espèce (MARSHALL et ORR 1955, FROST et FLEMINGER 1968, GAUDY 1970 etc...). Les variations saisonnières dans la taille des adultes ont été largement décrites. Ces données ont été revues par DEEVEY (1960, 1964, 1966) qui les explique par une corrélation négative entre taille et température dans les régions à amplitude thermique supérieure à 14 ^{o}C, doublée d'une corrélation taille - quantité de phytoplancton dans les régions à amplitude thermique inférieure à 14 ^{o}C. Si la corrélation entre la taille et la température est généralement acceptée, la corrélation taille - phytoplancton n'est pas évidente pour certains (MAC LAREN 1963,

EL MAGHRABY 1965, GAUDY 1970). Ces variations sont confondues dans la moyenne générale. Il faut remarquer cependant que leur amplitude ne dépasse jamais 10 % de la taille moyenne annuelle, elles ne peuvent donc influencer significativement le coefficient de variation de 20 % environ déterminé et accepté dans ce travail. De plus, il semble que les fortes variations de poids sec ou de taille moyenne qui ont été observées chez les copépodes de mers froides(OMORI 1969, MARSHALL et ORR 1934, CONOVER et CORNER 1968)ne se rencontrent pas dans les régions plus tempérées comme la Méditerranée.

C. Teneurs en Carbone et en Azote.

Les teneurs en Carbone et en Azote ont été mesurées dans les différentes espèces de copépodes à différentes saisons: fin septembre et fin novembre 1968, fin avril et fin juillet 1969.

Pour les Nauplii et les autres espèces constituant le zooplancton, les mêmes mesures ont été effectuées en novembre 1968.

L'ensemble des données est exposé dans le tableau XVII; on y indique la taille moyenne des animaux analysés, leur nombre, le poids sec individuel et total ainsi que la quantité totale et la quantité par individu de chaque élément trouvé dans l'échantillon. Les teneurs sont également exprimées en pourcentage du poids sec et le rapport C/N a été calculé.

Le fait que certaines valeurs manquent est dû soit à un accident au cours des différentes opérations soit à une insuffisance de poids de l'échantillon qui ne permettait pas une mesure significative. Ces résultats seront analysés sous deux aspects:
- composition élémentaire des copépodes et variations saisonnières,
- composition élémentaire de l'ensemble des groupes.

Composition élémentaire des copépodes et variations saisonnières.

Dans le tableau XVIII sont exposés les teneurs moyennes en C et en N,exprimées en % du poids sec,et le rapport C/N mesuré pour chaque espèce de copépodes aux différentes saisons. Ces moyennes sont caractérisées par leur écart type et leurs valeurs extrêmes. Une moyenne annuelle a été calculée à partir des moyennes saisonnières pour chaque espèce et pour l'ensemble du groupe copépode.

TAB. XVII Teneurs en Carbone et en Azote, valeur du rapport C/N dans les espèces les plus importantes du zooplancton.

(N = nombre d'organismes dans l'échantillon; les longueurs sont exprimées avec leur écart type ; Cep/tot = rapport longueur céphalotorax et longueur totale; indiv. = individuel.)

ECHANT.	DATE.	N.	LONGUEUR EN µ. TOTAL		CEPHALOT.		CEP. TOTAL	POIDS SEC. TOTAL	POIDS SEC. INDIV.	µg. CARBONE. TOTAL	µg. CARBONE. INDIV.	µg. CARBONE. % P.S.	µg. AZOTE. TOTAL	µg. AZOTE. INDIV.	µg. AZOTE. % P.S.	C/N
CLAUSOCALANUS a.																
21	25.11.68	18	351 ±	79	273 ±	60	0,77	22,2	1,230	7,144	0,396	32	1,665	0,092	7,52	4,28
22	"	28	538	54	406	27	0,75	43	1,535	19,608	0,7	45,6	4,995	0,178	11,4	3,9
23	"	19	683	52	491	26	0,72	58	3,01	26,144	1,376	45,4	6,845	0,360	11,96	3,82
2	"	20	831		623		-	109	5,430	40,04	2,002	50	-	-	-	-
24	"	29	839	25	604	16	0,72	160,5	5,534	72,96	2,515	45,4	19,055	0,657	11,8	3,82
25	"	1	915	106	700	56	0,76	7,2	7,2	-	-	-	-	-	-	-
82	22. 4.69	13	862	53	628	40	0,72	64,6	4,97	30,912	2,378	47,85	7,191	0,533	11,13	4,29
83	"	16	1.064	46	766	36	0,72	116	7,25	57,408	3,588	49,49	14,229	0,889	12,26	4,03
84	"	20	1.312	87	944	60	0,72	227,8	11,39	-	-	-	-	-	-	-
91	22. 7.69	12	844	75	654	55	-	67,3	5,601	30,36	2,530	45,11	7,35	0,612	10,92	4,13
92	"	20	1.071	32	792	24	-	173,3	8,665	77,28	3,864	44,6	16,22	0,811	9,36	4,76
93	"	20	1.329	78	983	57	-	230,2	11,51	105,98	5,299	46,03	25,40	1,270	11,04	4,17
155	2.10.68	10	961	47	691	35	-	79	7,90	32,72	3,272	41,41	8,05	0,805	10,19	4,06
156	"	10	1.036	17	745	13	-	97,3	9,73	40,51	4,051	41,63	10,05	1,005	10,33	4,03
OITHONA sp.																
19	25.11.68	40	349	32	224	23	0,64	23,4	0,585	8,4	0,21	35,89	1,335	0,033	5,7	6,4
45	"	58	309	25	197	18	0,64	30,1	0,519	12,006	0,207	39,89	2,907	0,050	9,65	4,13
88	22. 4.69	14	654	29	418	10	0,65	13,9	0,999	5,934	0,424	42,7	1,377	0,095	9,6	4,30
89	"	16	760	29	480	20	0,64	17,5	1,10	9,936	0,621	56,7	2,295	0,143	13,1	4,32
90	"	20	848	25	542	20	0,65	27,5	1,375	10,764	0,538	39,1	2,606	0,130	9,4	4,13
94	22.7.69	20	657	27	427	19	-	17,80	0,890	7,59	0,379	42,64	1,53	0,076	8,59	4,96
95	"	20	742	29	482	20	-	23,2	1,160	9,38	0,469	40,43	1,84	0,092	7,93	5,09
96	"	20	832	25	541	21	-	27,3	1,360	10,90	0,545	39,92	2,14	0,107	7,83	5,09
135	2.10.68	10	458	36	293	30	-	4,3	0,430	1,841	0,184	42,82	-	-	-	-
136	"	10	560	20	358	16	-	11,3	1,13	4,603	0,460	40,73	-	-	-	-
ONCAEA sp.																
26	25.11.68	76	411	74	283	54	0,69	85,2	1,121	35,26	0,463	41,3	8,325	0,109	9,7	4,24
27	"	21	597	64	396	36	0,66	73,4	3,49	31,31	1,510	42,6	8,695	0,414	11,21	3,64
28	"	3	867	76	610	53	0,70	29,6	9,88	11,85	3,950	40,0	3,145	1,048	10,6	3,78
47	"	111	393	45	275	34	0,70	115,9	1,005	46,368	0,418	40,0	9,792	0,088	8,45	4,73
48	"	7	635	52	444	38	0,70	31,6	4,5	12,558	1,794	39,75	3,142	0,449	9,94	4,00
106	22. 7.69	20	447	20	313	14	-	21,2	1,06	8,84	0,442	41,69	2,20	0,110	10,37	4,01

ECHANT.	DATE.	N.	LONGUEUR EN µ. TOTAL		CEPHALOT.		CEP. TOTAL	POIDS SEC. TOTAL	POIDS SEC. INDIV.	µg. CARBONE. TOTAL	µg. CARBONE. INDIV.	µg. CARBONE. % P.S.	µg. AZOTE. TOTAL	µg. AZOTE. INDIV.	µg. AZOTE. % P.S.	C/N
ONCAEA sp.																
107	22. 7.69.	15	555 ±	38	389 ±	27	-	30,4	2,027	12,56	0,837	41,31	3,06	0,204	10,06	4,1
108	"	20	628	22	440	15	-	44,2	2,21	18,49	0,924	41,83	3,97	0,198	8,98	4,68
129	22. 4.69		272	20	101	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
130	"		352	20	247	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
131	"	20	450	31	315	22	-	18,6	0,930	7,59	0,379	40,80	-	-	-	-
157	2.10.68	10	447	23	313	16	-	12,3	1,23	5,06	0,506	41,13	1,397	0,139	11,35	3,62
158	"	12	539	23	377	16	-	25,2	2,1	10,74	0,895	42,6	2,91	0,242	11,54	3,76
CENTROPAGES t.																
33	25.11.68	7	378	48	278	33	0,735	4	0,571	-	-	-	-	-	-	-
34	"	34	624	76	461	40	0,738	77,5	2,279	38,08	1,12	49,1	8,46	0,249	10,92	4,5
35	"	46	799	88	586	53	0,733	211	4,587	105,56	2,294	50	27,18	0,591	12,88	3,88
36	"	40	1.067	70	773	46	0,724	426,5	10,663	204,68	5,117	48	56,7	1,417	13,28	3,60
85	22. 4.69	10	1.093	40	797	30	0,725	102,8	10,280	46,782	4,68	45,5	11,781	1,18	11,46	3,97
86	"	11	1.316	56	960	40	0,724	160,8	14,6	82,248	7,48	51,1	20,043	1,822	12,46	4,10
87	"	12	1,441	34	1.051	25	0,715	203	16,9	93,840	7,82	46,2	23,409	1,95	11,53	4,00
97	22. 7.69	11	859	48	627	35	-	52,7	4,745	23,46	2,132	44,51	6,12	0,556	11,61	3,83
98	"	8	1.054	34	770	25	-	83,4	10,625	33,40	4,175	40,04	8,26	1,032	9,90	4,04
99	"	11	1.348	55	984	39	-	196,2	17,82	88,04	8,003	45,07	22,03	2,002	11,23	3,96
153	2.10.68	20	1.199	80	869	58	-	169	8,45	70,59	3,529	41,77	13,38	0,669	7,92	5,27
154	"	20	1.375	43	996	31	-	212	10,1	87,47	4,373	41,26	25,02	1,251	11,80	3,49
CTENOCALANUS v.																
39	22.11.68	5	406	30	304	23	0,748	7	1,2	-	-	-	-	-	-	-
40	"	31	530	42	420	29	0,793	44	1,420	19,74	0,637	44,85	4,14	0,134	9,44	4,76
41	"	52	617	35	482	12	0,782	141	2,712	63	1,212	44,65	16,38	0,315	11,61	3,84
42	"	18	709	30	562	89	0,793	73	4,055	35,28	1,96	48,33	7,74	0,430	10,60	4,56
122	22. 4.69	20	635	19	502	15	-	34,2	1,71	13,94	0,697	40,76	4,28	0,314	12,51	3,3
123	"	10	742	23	586	18	-	26	2,60	10,49	1,049	40,34	2,45	0,245	9,43	4,28
124	"	20	874	19	691	15	-	91	4,55	37,54	1,877	41,3	8,26	0,413	9,07	4,54
125	"	20	935	24	739	18	-	114,6	5,73	45,82	2,291	39,9	9,79	0,489	8,54	4,68
139	2.10.68	10	547	17	432	13	-	13,6	1,36	5,67	0,567	41,7	1,06	0,106	7,79	5,33
140	"	10	642	26	507	20	-	24,1	2,41	9,97	0,997	41,4	1,73	0,173	7,17	5,76

ECHANT.	DATE.	N.	LONGUEUR EN µ. TOTAL		LONGUEUR EN µ. CEPHALOT.		CEP. TOTAL	POIDS SEC. TOTAL	POIDS SEC. INDIV.	µg. CARBONE. TOTAL	µg. CARBONE. INDIV.	µg. CARBONE. % P.S.	µg. AZOTE. TOTAL	µg. AZOTE. INDIV.	µg. AZOTE. % P.S.	C/N
EUTERPINA a.																
7	25.11.68	50	351 ±	30	246 ±	21	-	31,8	0,636	12,710	0,254	39,93	2,714	0,054	8,44	4,7
8	"	50	372	28	265	18	-	35	0,700	14,049	0,281	40,14	3,015	0,060	8,57	4,7
9	"	50	375	20	263	14	-	37,7	0,754	14,495	0,290	38,46	3,316	0,066	8,75	4,39
11		50	350	25	245	18	-	28,95	0,599	12,488	0,249	41,57	2,714	0,054	11,09	4,6
12	"	50	385	15	297	11	-	39,05	0,781	15,610	0,312	39,94	3,919	0,078	10,01	4,0
119	22. 4.69	20	458	28	321	21	-	24,50	1,225	9,79	0,489	39,95	2,53	0,126	10,32	3,8
120	"	20	574	24	402	20	-	35,7	1,785	15,87	0,793	44,45	3,76	0,188	10,53	4,2
121	"	20	656	22	459	22	-	38	1,900	15,25	0,762	40,13	4,28	0,214	11,26	3,5
137	2.10.68	10	439	28	307	22	-	14,5	1,450	5,831	0,583	40,21	1,065	0,106	7,34	5,5
138	"	10	553	32	387	23	-	21,8	2,180	9,360	0,936	42,93	-	-	-	-
ACARTIA c.																
3	25.11.68	20	961	52	692	37	0,72	136,5	6,8	-	-	-	-	-	-	-
4	"	20	1.007	78	725	56	0,72	107,5	4,95	-	-	-	-	-	-	-
5	"	20	957	46	689	33	0,73	126	6,3	-	-	-	-	-	-	-
6	"	20	937	65	674	46	0,72	101	5,05	-	-	-	-	-	-	-
132	22. 4.69	20	575	75	414	54	0,72	16,9	0,845	6,76	0,338	40	1,53	0,076	9,05	4,42
133	"	14	884	56	636	40	0,72	49,7	3,550	18,87	1,419	39,97	3,98	0,284	8	4,99
134	"	20	1.127	77	811	55	0,72	119,2	5,960	49,96	2,498	41,91	11,77	0,588	9,87	3,65
141	2.10.68	15	435	35	313	25	0,72	7,2	0,480	3,069	0,204	42,62	0,732	0,048	10,14	4,19
142	"	10	557	39	401	28	0,72	10,9	1,09	4,45	0,445	40,82	1,064	0,106	9,76	4,18
TEMORA s.																
29	25.11.68	20	451	56	296	45	0,71	41,6	2,08	17,63	0,881	42,3	3,885	0,194	9,32	4,54
30	"	30	624	62	453	35	0,72	118,8	3,96	46,51	1,550	39,1	11,655	0,388	9,79	3,99
31	"	41	765	67	547	33	0,72	266,2	6,49	133,15	3,247	50	34,965	0,852	13,12	3,81
32	"	31	1.042	112	682	69	0,66	399	12,87	187,87	6,06	47	51,615	1,665	12,93	3,63
100	22. 8.69	10	793	56	571	41	-	63,6	6,36	26,08	2,608	41	6,73	0,673	10,58	3,88
101	"	10	1.009	49	727	35	-	135,5	13,55	60,70	6,070	44,79	15,16	1,516	11,18	4,01
102	"	10	1.262	75	909	54	-	202,5	20,25	91,63	9,163	45,24	23,56	2,356	11,63	3,89
147	2.10.68	10	1.078	70	776	51	-	137,5	13,75	59,23	5,923	43,07	12,71	1,271	9,24	4,66
148	"	12	1.348	48	970	35	-	275	23	117,5	9,791	42,72	25,35	2,112	9,21	4,64

ECHANT.	DATE.	N.	LONGUEUR EN µ. TOTAL		LONGUEUR EN µ. CEPHALOT.		CEP. TOTAL	POIDS SEC. TOTAL	POIDS SEC. INDIV.	µg. CARBONE. TOTAL	µg. CARBONE. INDIV.	µg. CARBONE. % P.S.	µg. AZOTE. TOTAL	µg. AZOTE. INDIV.	µg. AZOTE. % P.S.	C./N.
CORYCAEUS c.																
14	25.11.68	26	636 ±	91	410 ±	53	0,65	123	4,8	57,5	2,198	46,7	14,615	0,562	11,7	3,91
15	"	22	865	43	563	31	0,65	122	5,54	54,72	2,487	44,85	13,135	0,597	10,77	4,16
16	"	20	1.078	60	651	15	0,60	230	11,15	99,10	4,95	43,08	24,455	1,322	11,85	3,75
17	"	10	1.123	92	758	32	0,67	130	13	54,72	5,47	42,09	13,875	1,387	10,66	3,94
18	"	8	1.328	49	866	51	0,65	112	14	50,46	6,26	45,05	13,505	1,734	12,38	3,61
103	22. 8.69	10	720	69	461	45	-	54,2	5,42	24,29	2,429	44,81	5,51	0,551	10,16	4,42
104	"	10	1.010	100	646	65	-	96,2	9,62	42,78	4,278	44,46	9,79	0,979	10,17	4,37
105	"	16	1.432	57	916	37	-	260,4	16,24	112,88	7,055	43,34	26,32	1,645	10,10	4,29
149	2.10.68	10	779	45	506	29	-	62	6,20	25,779	2,577	41,57	6,06	0,606	9,77	4,26
150	"	10	1.043	73	678	47	-	64,3	6,43	27,62	2,762	42,95	6,05	0,605	9,40	4,56
MICROSETELLA r.																
37	25.11.68	96	293	25	293	25	1	42,2	0,439	20,58	0,214	48,8	4,14	0,043	9,79	4,97
38	"	20	392	39	392	39	1	13,5	0,675	5,88	0,294	43,5	-	-	-	-
112	22. 4.69	20	285	11	285	11	1	20	1	8,83	0,441	44,15	2,45	0,122	12,25	3,60
113	"	20	332	13	332	13	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
114	"	20	378	18	378	18	1	23,5	1,175	9,38	0,469	39,91	2,45	0,122	10,42	3,83
126	22. 7.69	20	321	17	321	17	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
127	"	20	368	14	368	14	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
128	"	20	427	17	427	17	1	21,2	1,06	9,8	0,490	46,22	-	-	-	-
CALOCALANUS s.																
43	25.11.68	59	335	57	280	40	0,836	28,6	0,485	13,44	0,228	46,94	2,7	0,046	9,48	4,95
44	"	35	457	36	378	34	0,827	35	1	14,84	0,424	42,4	3,42	0,098	9,8	4,34
109	22. 4.69	20	454	30	376	25	-	13	0,650	5,52	0,276	42,46	-	-	-	-
110	"	20	565	27	467	23	-	26	1,300	11,473	0,573	44,13	4,28	0,214	-	-
111	"	20	639	20	528	16	-	35,2	1,760	15,32	0,766	43,53	-	-	-	-
115	22. 7.69	20	548	37	453	31	-	24,1	1,205	9,52	0,476	39,5	2,53	0,126	10,49	3,7
116	"	20	655	16	542	13	-	31,5	1,575	12,15	0,607	38,57	2,76	0,138	8,76	4,4
145	2.11.68	10	447	22	371	18	-	8,1	0,81	3,23	0,323	39,87	0,732	0,073	8,93	4,40
146	"	10	545	14	452	11	-	12,9	1,29	4,91	0,491	38,13	1,065	0,106	8,26	4,64
NAUPLII.																
56	25.11.68	90	-	-	702	12	-	3,5	0,038	1,380	0,015	39,42	-	-	-	-
57	"	200	-	-	144	21	-	17,6	0,088	7,038	0,035	39,98	-	-	-	-

ECHANT.	DATE.	N.	LONGUEUR EN µ. TOTAL		CEPHALOT.		CEP. TOTAL	POIDS SEC. TOTAL	POIDS SEC. INDIV.	µg. CARBONE. TOTAL	µg. CARBONE. INDIV.	µg. CARBONE. % P.S.	µg. AZOTE. TOTAL	µg. AZOTE. INDIV.	µg. AZOTE. % P.S.	C./N
NAUPLII.																
58	25.11.68	120	-	-	232 ±	41	-	17,6	0,088	7,038	0,035	39,98	-	-	-	-
50	"	220	-	-	172	21	-	32,5	0,147	12,834	0,058	39,49	2,295	0,010	7,06	5,59
193	"	300	-	-	200	52	-	50,5	0,168	21,633	0,721	42,84	4,725	0,015	9,35	4,58
194	"	300	-	-	201	52	-	49,6	0,165	20,408	0,068	41,14	4,259	0,014	8,58	4,79
195	"	300	-	-	163	37	-	50	0,166	21,636	0,072	41,27	3,766	0,012	7,53	5,74
196	"	300	-	-	192	50	-	58,1	0,193	24,858	0,082	42,78	4,725	0,015	8,13	5,26

ORGANISMES.	DATE.	n.	C EN % DU POIDS SEC.			N EN % DU POIDS SEC.			RAPPORT $\frac{C}{N}$		
			$\bar{X}$ %	σ %	LIMITES.	$\bar{X}$ %	σ %	LIMITES.	$\bar{X}$	σ	LIMITES.
Clausocalanus a.	1	5	43,68 ±	6,81	32 - 50	10,67 ±	2,11	7,52 - 11,96	3,96 ±	0,22	3,82 - 4,3
	2	2	48,67	1,60	47,9 49,5	11,69	0,80	11,13 12,26	4,17	0,19	4 4,3
	3	3	45,34	0,87	44,6 46,3	10,44	0,94	9,36 11,04	4,35	0,35	4,13 4,76
	4	2	41,50	0,16	41,4 41,63	10,26	0,10	10,19 10,33	4,05	0,02	4,05 4,06
	$\bar{X}$	12	44,58	4,77	32 50	10,72	1,36	7,52 12,66	4,12	0,27	3,82 4,76
Olthona h.	1	2	37,88 ±	2,82	35,9 - 39,9	7,67 ±	2,79	5,7 - 9,65	5,26 ±	1,60	4,13 - 6,4
	2	3	46,16	9,30	39,1 56,7	10,7	2,08	9,4 13,1	4,26	0,11	4,10 4,3
	3	3	40,99	1,45	39,9 42,6	8,12	0,42	7,83 8,59	5,05	0,08	4,96 5,09
	4	2	41,77	1,48	40,7 42,8	-	-	- -	-	-	- -
	$\bar{X}$	10	42,08	5,54	35,9 56,7	8,97	2,11	5,7 13,1	4,80	0,76	4,80 6,4
Oncaea sp.	1	5	40,73 ±	1,21	39,7 - 42,6	9,98 ±	1,04	8,45 - 11,21	4,08 ±	0,43	3,64 - 4,74
	2	3	41,61	0,27	41,3 41,8	9,80	0,73	8,98 10,37	4,26	0,36	4 4,70
	3	2	40,80	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	4	2	41,86	1,04	41,1 46,6	11,44	0,13	11,35 11,54	3,69	0,10	3,62 3,62
	$\bar{X}$	12	41,18	0,97	39,7 46,6	10,22	1,01	8,45 11,54	4,06	0,40	3,62 4,74
Centropages t.	1	3	49,03 ±	1,01	48 - 50	12,36 ±	1,26	10,92 13,28	3,99	0,46	3,6 4,5
	2	3	47,60	3,05	45,5 51,1	11,82	0,56	11,46 12,46	4,03	0,68	3,97 4,1
	3	3	43,33	2,55	40,4 45,07	10,91	0,90	9,90 11,61	3,94	0,11	3,83 4,04
	4	2	41,51	0,36	41,77 41,26	9,86	2,74	7,92 11,80	4,38	1,26	3,5 5,3
	$\bar{X}$	11	45,77	3,55	40,04 51,1	11,37	1,46	9,90 12,46	4,06	0,50	3,5 5,3
Temora s.	1	4	44,60 ±	4,84	39,1 - 50	11,29 ±	2,01	9,32 - 13,12	3,99 ±	0,40	3,63 - 4,54
	2	3	43,67	2,33	41 45,2	11,13	0,53	10,58 11,63	3,93	0,07	3,88 4,01
	3	2	42,89	0,25	42,7 43,1	9,23	0,02	9,21 9,24	4,65	0,01	4,64 4,66
	4	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	$\bar{X}$	9	43,91	3,27	39,1 50	10,78	1,54	9,21 13,12	4,12	0,39	3,63 4,66
Euterpina a	1	5	40 ±	1,10	38,46 - 41,57	9,37 ±	1,14	8,44 - 11,09	4,48 ±	0,30	4 - 4,7
	2	3	41,5	2,55	39,95 40,13	10,70	0,49	10,32 12,26	3,83	0,35	3,5 4,2
	3	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	4	2	41,57	1,93	40,21 42,93	7,34	-	- -	5,5	-	- -
	$\bar{X}$	10	40,77	1,74	38,46 42,93	9,59	1,36	7,34 11,26	4,38	0,59	3,5 4,7

TAB. XVIII Variations saisonnières de la teneur en Carbone, en Azote et du rapport C/N des principales espèces de Copépodes.
($\bar{X}$ = valeur moyenne $\pm$ écart type σ ; n = nombre d'observations)

ORGANISMES.	DATE.	n.	C EN % DU POIDS SEC. $\bar{X}$ %	σ %	LIMITES.	N EN % DU POIDS SEC. $\bar{X}$ %	σ %	LIMITES.	RAPPORT $\frac{C}{N}$ $\bar{X}$	σ	LIMITES.
Corycaeus c.	1	5	44,35 ±	1,80	42,09 - 46,7	11,47 ±	0,74	10,66 - 12,38	3,87 ±	0,21	3,61 - 4,16
	2	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	3	3	44,20	0,77	43,34 44,81	10,14	0,04	10,10 10,10	4,36	0,07	4,29 4,42
	4	2	42,26	0,98	41,57 42,95	9,58	0,26	9,4 9,7	4,41	0,21	4,26 4,56
	$\bar{X}$	10	43,89	1,56	41,57 46,7	10,70	0,98	9,4 12,38	4,13	0,31	3,61 4,56
Microsetella r.	1	2	46,15 ±	3,75	43,5 - 48,8	9,79	-	- -	4,97	-	- -
	2	2	42,03	3,00	39,91 44,5	11,33 ±	1,29	10,42 - 12,5	3,70 ±	0,16	3,60 - 3,83
	3	1	46,22	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	4	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	$\bar{X}$	5	44,52	3,30	39,90 48,8	10,82	1,28	9,79 10,42	4,13	0,74	3,60 4,97
Calocalanus sp.	1	2	44,67 ±	3,21	42,40 - 46,90	9,64 ±	0,23	9,48 - 9,80	4,66 ±	0,43	4,34 - 4,95
	2	3	43,37	0,85	42,40 44,13	-	-	- -	-	-	- -
	3	2	39,03	0,66	39,50 39,6	9,62	1,22	8,76 10,49	4,05	0,50	3,7 4,4
	4	2	39	1,03	38,10 39,8	8,60	0,47	8,26 8,93	4,52	0,17	4,4 4,64
	$\bar{X}$	9	41,72	2,92	38,10 46,9	9,29	0,8	8,26 10,49	4,41	0,41	3,7 4,95
Ctenocalanus v.	1	3	45,94 ±	2,07	44,65 - 48,33	10,55 ±	1,08	9,44 - 11,61	4,39 ±	0,48	3,84 - 4,76
	2	4	40,57	0,60	39,9 41,3	9,89	1,79	8,54 12,51	4,20	0,63	3,3 4,68
	3	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	4	2	41,55	0,21	41,4 41,7	7,48	0,44	7,17 7,79	5,54	0,30	5,33 5,76
	$\bar{X}$	9	42,58	2,78	39,9 48,33	9,57	1,74	7,17 12,51	4,56	0,73	3,3 5,76
Acartia c.	1	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	2	3	40,63 ±	1,11	39,97 - 41,91	8,97 ±	0,94	8 - 9,87	4,35 ±	0,67	3,65 - 4,99
	3	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	- -
	4	2	41,72	1,28	40,82 42,62	9,95	0,27	9,76 10,14	4,19	0,01	4,19 4,18
	$\bar{X}$	5	41,06	1,18	39,97 42,62	9,36	0,86	8 10,14	4,29	0,49	3,65 4,99
COPEPODES.		101	42,82 ±	3,46	32 - 56,7	10,06 ±	1,58	7,17 - 13,12	4,32 ±	0,58	3,3 - 6,4

DATE: 1 = 25..11.68 2 = 22.4.69 3 = 22.7.69 4 = 2.10.68 $\bar{X}$ = MOYENNE σ = VARIATION STANDARD.

On observe une variabilité dans les mesures effectuées sur le même genre de copépodes au cours d'une même saison, cette variabilité peut s'expliquer par les seules erreurs d'estimation et ne semble pas liée à la taille des animaux, elle doit être attribuée à des variations naturelles qui pourraient provenir de différences individuelles dans l'état physiologique des organismes.

Comparant les différentes séries de mesures, on observe une variabilité entre:

- les moyennes saisonnières d'un même groupe,
- les moyennes d'une même saison pour les différents genres,
- la moyenne générale et les différentes moyennes partielles.

La signification statistique de ces moyennes a été recherchée. On constate que la plupart des différences observées ne sont pas significatives au seuil de 0,01 %. Il faut donc admettre que dans les limites de la précision des mesures et du nombre d'observations effectuées, la composition en Carbone et en Azote ainsi que le rapport C/N pour les différents genres de copépodes ne peuvent être considérés comme liés à l'influence des saisons.

La variabilité au sein de l'ensemble des mesures doit probablement être attribuée à des variations individuelles dans la population naturelle. L'amplitude de ces variations est faible; pour chaque paramètre étudié, la distribution de la centaine de mesures effectuées autour de leur moyenne est resserrée, l'écart type exprimé en pourcentage de la moyenne (coefficient de variation), est seulement de 8,2 % pour le C, de 15 % pour le N et de 12 % pour le rapport C/N (FIG. 25 et 26).

On peut donc conclure à une bonne stabilité dans les rapports poids sec - concentration en C et poids sec - concentration en N tant entre genres qu'entre saisons. Ces relations peuvent d'autre part être exprimées par des équations de régression du poids sec sur la teneur en C ou en N; dans ce cas les coefficients de corrélation sont voisins de l'unité et le pourcentage des valeurs non expliquées par la régression relativement peu important (FIG. 26).

Composition élémentaire de l'ensemble des groupes.

La composition chimique élémentaire moyenne des nauplii, des espèces ou groupes autres que les copépodes, est indiquée

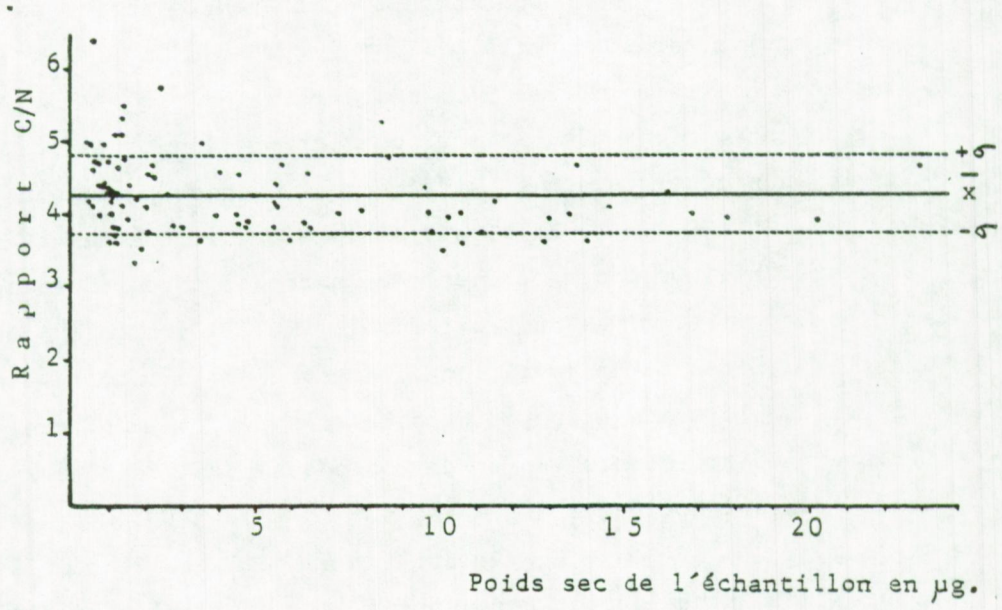


FIG. 25 Stabilité du rapport C/N dans l'ensemble des espèces Copépodes; 100 mesures effectuées sur 11 espèces différentes considérées à 4 saisons de l'année. ($\bar{X}$ et σ = moyenne et écart type calculés sur l'ensemble des mesures)

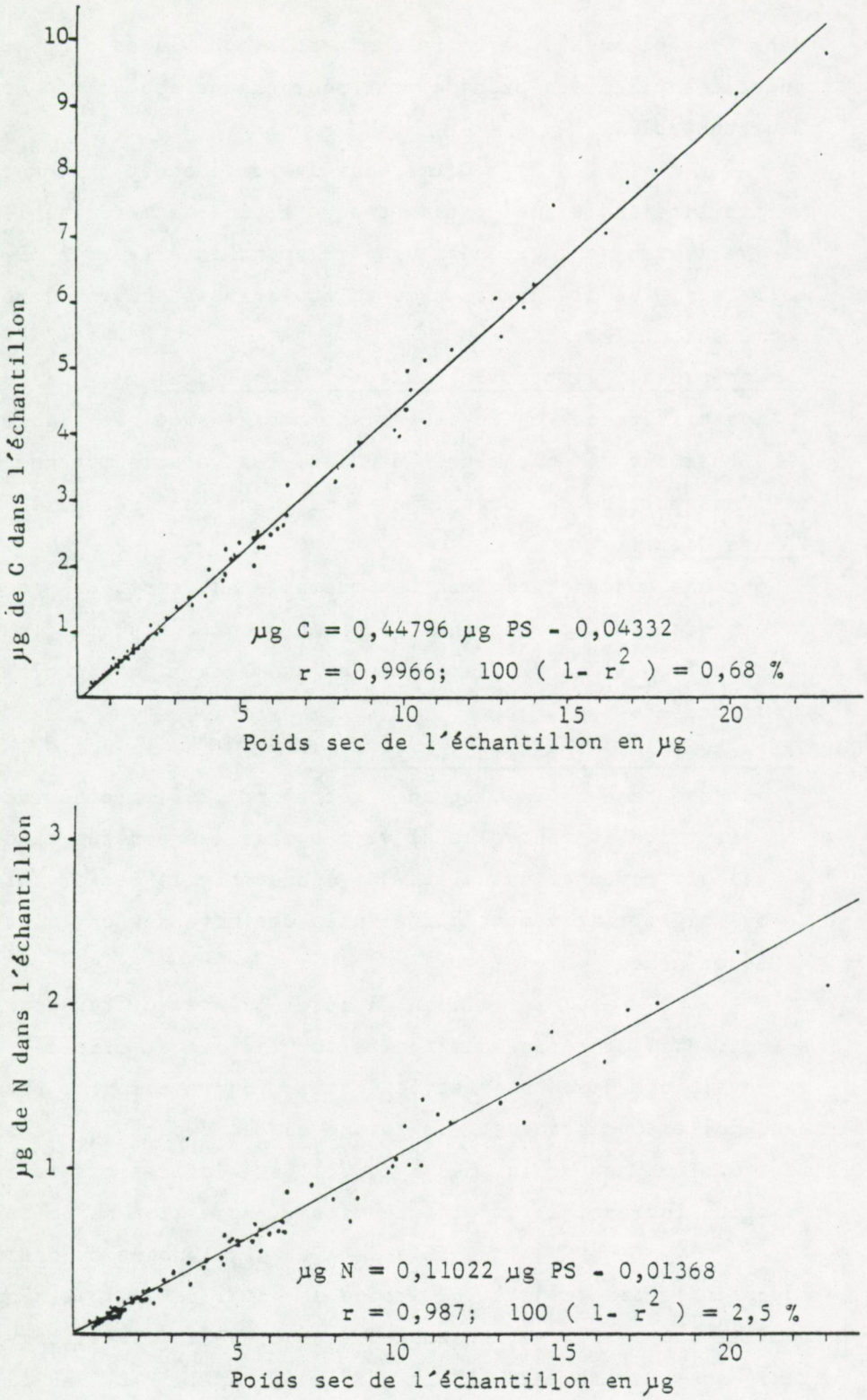


FIG. 26 Relation entre teneur en Carbone ou en Azote et poids sec des Copépodes. Plus de 100 mesures effectuées sur l'ensemble des espèces les plus importantes.

dans le tableau XIX. A titre comparatif, on y a adjoint les moyennes annuelles calculées précédemment pour chaque espèce de copépodes et pour leur ensemble.

Comme pour les copépodes, on constate une variabilité individuelle dans chaque groupe de mesures; les coefficients de variation sont cependant généralement inférieurs à 10 %. Comparés entre eux, les différents groupes zoologiques peuvent être classifiés comme suit (TAB. XX):

1- Copépodes, Sagitta, Polychaetes, Oikopleura:

les différences entre ces organismes ne sont pas significatives pour l'ensemble des paramètres étudiés; les valeurs moyennes calculées sur l'ensemble de ces organismes sont significatives au seuil de 0,05 %.

2- les Nauplii

ont une concentration en C comparable aux copépodes et aux autres organismes ci-dessus mais par contre une concentration en N significativement plus élevée et de ce fait un rapport C/N plus important.

3- les Veligers, Creseis, Limacina

ont des teneurs en C et en N nettement plus faibles avec un rapport C/N significativement plus élevé que dans les espèces ci-dessus; les valeurs moyennes calculées sur l'ensemble de ces organismes ne sont pas significativement différentes des moyennes calculées pour chacun séparément.

Il est à noter que ces différents groupes s'individualisent sans difficulté sur la base de critères morphologiques et physiologiques; en effet,le premier groupe comporte toutes espèces à peau molle ou chitineuse, le second toutes espèces à des stades juvéniles, le troisième des organismes à coquilles calcaires qui représentent une fraction inorganique importante dans l'expression du poids sec.

Il n'existait pas, à notre connaissance, d'étude approfondie des teneurs en carbone et en Azote dans le zooplancton méditerranéen. Pour l' ensemble des autres océans les travaux de ce genre sont rares. MARSHALL et ORR 1934, NAKAI 1942, HARRIS et RILEY 1956, KREY 1958, CURL 1962 a,b, ont étudié des espèces prélevées dans le milieu naturel. Certaines données ont été rassemblées et classées par VINOGRADOV (1953) et GOLDBERG (1968); malheureusement, vu la difficulté d'isoler les espèces, les mesures chimiques ont souvent été

TAB. XIX Composition chimique élémentaire des principaux constituants du zooplancton. Moyennes annuelles des Copépodes. (n = nombre d'observations; σ = écart type)

ORGANISMES.	n.	C EN % DU POIDS SEC.			N EN % DU POIDS SEC.			RAPPORT $\frac{C}{N}$		
		$\bar{x}$ %	σ%	Limites.	$\bar{x}$ %	σ%	Limites.	$\bar{x}$	σ	Limites.
Clausocalanus a.	12	44,58 ± 4,77		32 - 50	10,72 ± 1,36		7,52 - 12,66	4,12 ± 0,27		3,82 - 4,76
Oithona h.	10	42,08	5,54	35,9 56,7	8,97	2,11	5,7 13,1	4,80	0,76	4,1 6,4
Oncaea sp.	11	41,18	0,97	39,75 46,6	10,22	1,01	8,45 11,54	4,06	0,40	3,62 4,74
Centropages t.	11	45,77	3,55	40,4 51,1	11,37	1,46	9,90 12,46	4,06	0,50	3,50 5,3
Temora s.	9	43,91	3,27	39,1 50	10,78	1,54	9,21 13,12	4,12	0,39	3,63 4,66
Euterpina a.	10	40,77	1,10	38,6 42,9	9,59	1,36	7,34 11,26	4,38	0,59	3,50 4,7
Corycaeus c.	10	43,89	1,56	41,57 46,7	10,70	0,98	9,4 12,38	4,13	0,31	3,61 4,56
Microsetella r.	5	44,52	3,3	39,9 48,8	10,82	1,28	9,8 10,42	4,13	0,74	3,60 4,97
Calocalanus sp.	9	41,72	2,92	38,1 46,9	9,29	0,8	8,26 10,49	4,41	0,41	3,7 4,95
Ctenocalanus v.	9	42,58	2,78	39,9 48,3	9,57	1,77	7,17 12,51	4,56	0,73	3,3 5,76
Acartia c.	5	41,06	1,18	39,97 42,6	9,36	0,86	8 10,4	4,29	0,49	3,65 4,99
COPEPODES	101	42,82 ± 3,46		32 - 56,7	10,06 ± 1,58		7,17 - 13,12	4,326 ± 0,58		3,3 - 6,4
Nauplii	8	40,73		38,49 - 42,78	7,95 ± 0,92		7,04 - 9,35	5,27 ± 0,49		4,58 - 5,68
Sagitta sp.	12	41,76 ± 2,42		38 - 46,06	9,40 ± 0,77		8,14 - 10,95	4,45 ± 0,20		4,28 - 4,90
Polychaetes sp.	7	42,06	1,55	39,04 44	8,95	0,85	7,90 10,43	4,68	0,43	4,01 5,34
Oikopleura sp.	8	42,54	0,95	40,92 44,05	10,23	0,67	8,95 11,15	4,20	0,24	3,87 4,58
Veliger	3	18,82	3,06	14,2 21,13	2,58	0,71	1,87 3,28	7,81	1,60	6,07 9,22
Creseis a.	9	18,59	6,90	17,6 20,6	2,81	0,54	2,01 3,48	6,79	1,33	5,53 9,56
Limacina sp.	10	22,61	2,89	18,75 27	3,80	0,93	3,01 5,82	6,26	1,50	3,60 7,3

TAB. XX Classification des organismes du zooplancton en fonction de leur composition chimique élémentaire. (σ = écart type)

Groupes d'organismes	C en % du poids sec $\pm \sigma$	N en % du poids sec $\pm \sigma$	C / N $\pm \sigma$
A peau molle ou chitineuse:			
Copépodes, Chaetognathes, Polychaetes, Oikopleura	42,74 $\pm$ 1,53	9,99 $\pm$ 0,79	4,31 $\pm$ 0,24
Stades juvéniles:			
Nauplii de Copépodes	40,73 $\pm$ 1,37	7,95 $\pm$ 0,92	5,27 $\pm$ 0,49
A carapace calcaire:			
Veligers et Gastéropodes	20,01 $\pm$ 2,26	3,06 $\pm$ 0,65	6,95 $\pm$ 0,79

obtenues à partir de plancton mixte, aboutissant ainsi à une moyenne générale peu précise comme nous le verrons plus loin. Seuls quelques travaux fournissent des valeurs spécifiques détaillées, nous les avons regroupées dans le tableau XXI.

Les valeurs qui ont été déterminées sur le zooplancton de La Spezia s'inscrivent dans les limites de fluctuation assez variables signalées par ces auteurs. Les limites de variation saisonnière qui ont été observées dans le plancton méditerranéen coïncident assez fidèlement avec les limites déterminées par BEERS (1966) pour le plancton de la mer des Sargasses. Les données obtenues par OMORI (1969), VINOGRADOV (1955) et CURL (1962) proviennent d'analyses effectuées sur du plancton de régions moins tempérées à fortes variations saisonnières des conditions du milieu. Les variations saisonnières dans les teneurs en C et N du zooplancton y sont importantes comme d'ailleurs y varient également les poids secs moyens d'un même stade (OMORI 1968, MARSHALL et ORR 1934, CONOVER et CORNER 1968). OMORI (1969) suppose, comparant ses résultats obtenus sur le plancton de l'Océan Pacifique nord avec les données récoltées par BEERS (1966) dans la mer des Sargasses,que par opposition au zooplancton subarctique, le plancton subtropical ou tropical est caractérisé par un rapport C/N relativement constant et peu élevé tout au long de l'année sous l'effet de l'uniformité du milieu. Nous ne disposons pas de données équivalentes pour l'ensemble de la Méditerranée mais nos résultats permettent de supposer pareille stabilité. Ceci renforcerait la tendance subtropicale de cette mer,déjà suggérée par sa composition faunistique.

D. Transformation des données numériques en valeurs pondérales.

Les données relatives à la composition numérique du zooplancton ont été transformées à l'aide des valeurs obtenues précédemment pour le poids sec individuel moyen et les teneurs en Carbone et Azote des différentes espèces.On a cherché à définir:

1) la composition pondérale du zooplancton (µg de matière sèche par mètre cube), considérée au niveau de chaque espèce ou genre au cours du cycle annuel;
2) la composition élémentaire chimique de l'ensemble du zooplancton au cours du cycle annuel et sa concentration dans le milieu marin;

TAB. XXI Données de la littérature relatives à la composition élémentaire des organismes du zooplancton.
(P.F. = poids frais, entre parenthèses : moyenne)

Organismes	Auteurs	H_2O % Poids frais	N % Poids sec	C % Poids sec	H % Poids sec	C/N
Méduses	Vinogradov (1953)	93,86 - 94,33	0,13 - 0,20 (P.F.)	20,55 (P.F.)	3,59 - 6,73	
Siphonophores	Beers (1966)		0,98 - 4,36	3 - 16		
Hydroméduses	"		1,34 - 6,92	5,4 - 10,4		
Copépodes	Vinogradov (1953)	85,7 - 93,4	10,20 - 10,61	42,99 - 47,71	6,79 - 7,71	
"	Beers (1966)		8,16 - 11,7	35,2 - 47,6		
"	Omori (1969)	63,6 - 75	1,5 - 6 (3,5)	17 - 29 (22,1)	1,1 - 3,8 (2,4)	4,9 - 11,1 (7,3)
" (divers)	Curl (1962)			35,8 - 41,7		
"	"			35,6		
Euphausides	Beers (1966)		9,43 - 10,46	35,4 - 43,4		
"	Omori (1969)	78,7 - 79,8	10 - 10,7 (10,3)	38,7 - 47,2 (41,8)	6,7 - 7,6 (7,2)	3,6 - 4,7 (4,1)
Autres Crustacés	Beers (1966)		6,95 - 8,85	39,9 - 41,7		
Amphipodes	Omori (1969)	63,4 - 81,6	4,4 - 8,2	25,9 - 48,4 (40,0)	4,4 - 7,5 (6,3)	5,9 - 7,5 (6,5)
Décapodes	Omori (1969)	86,7	10,3	41,1	6,7	4,1
Arthropodes variés	Ceerl (1962)	81 - 89,8	4,7 - 7,1	32,5 - 46,8		
Chaetognathes	Vinogradov (1954)		4,97	20,55		
"	Beers (1966)		6,29 - 9,36	21,9 - 34,3		
"	Omori (1969)	85,9 - 88,4	10,7 - 11,1 (10,9)	43,5 - 47,7 (45,6)	7,2 - 7,6 (7,4)	3,9 - 4,4 (4,2)
"	Curl (1962)	89,4	7,8			
Polychaetes	Beers (1966)		4,37 - 11,18	15,9 - 43,9		
Mollusques	Vinogradov (1953)		8,22 - 11,55	39,88 - 44,25		
"	Curl (1962)			21,7 - 45,1 (33,1)		
Décapodes	Omori (1969)	63,6 - 75	1,5 - 6 (3,5)	17 - 29 (22,1)	1,1 - 3,8 (2,4)	4,9 - 11,1 (7,3)
"	Beers (1966)		2,69 - 4,20	20,8 - 24,5		
"	Curl (1962)	81,3 - 96,5	2,2 - 5	26,3 - 28,3		

3) une comparaison entre les deux zones étudiées sous les deux aspects précédents.

Dans ce but, nous avons procédé comme suit:

A.- Pour chaque genre ou espèce, le nombre moyen d'individus au mètre cube déterminé lors de chaque campagne a été multiplié par le poids sec individuel moyen, celui-ci établi à partir des mesures de longueur moyenne et des équations de corrélation taille - poids. Pour chaque campagne, les poids secs ainsi calculés ont été additionnés de manière à obtenir la biomasse totale et la biomasse partielle (copépodes, nauplii , espèces non copépodes). Pour chacun de ces trois groupes et pour chaque espèce ou genre, nous avons calculé sur la base de la biomasse, sa dominance relative et sa dominance relative partielle. Les moyennes annuelles de ces différents paramètres ont été également estimées.

L'ensemble de ces résultats se retrouve dans les tableaux XXII pour la zone de La Spezia et XXIII pour la comparaison entre La Spezia et Tarante.

B.- A partir des poids secs ainsi calculés, nous avons établi les teneurs absolues en C et en N du zooplancton. Pour cette recherche, les calculs n'ont pas été effectués au niveau de l'espèce mais au niveau des grands groupes suivants: copépodes, nauplii, espèces non copépodes à carapace molle ou chitineuse, espèces à coquille calcaire.

L'ensemble de ces résultats est exposé dans les tableaux XXIV pour la zone de La Spezia et XXV pour la comparaison entre La Spezia et Tarante.

E. Composition pondérale du zooplancton. Variations saisonnières.

La biomasse totale varie au cours de l'année de 5,17 à 43,68 mg de matière sèche par mètre cube. Elle culmine au cours des mois de mars - avril et de novembre - décembre. Des minima sont atteints de mai à septembre et de décembre à février (FIG. 27).

Les nauplii ne dépassent jamais plus de 2,33 mg/m^3 soit au maximum 15 % de la biomasse totale.

Les organismes non copépodes constituent une biomasse constamment inférieure à 4 mg/m^3, exceptionnellement 8 (décembre 1968) soit au plus 35 % de la biomasse totale.

Le groupe des copépodes est donc le plus important.

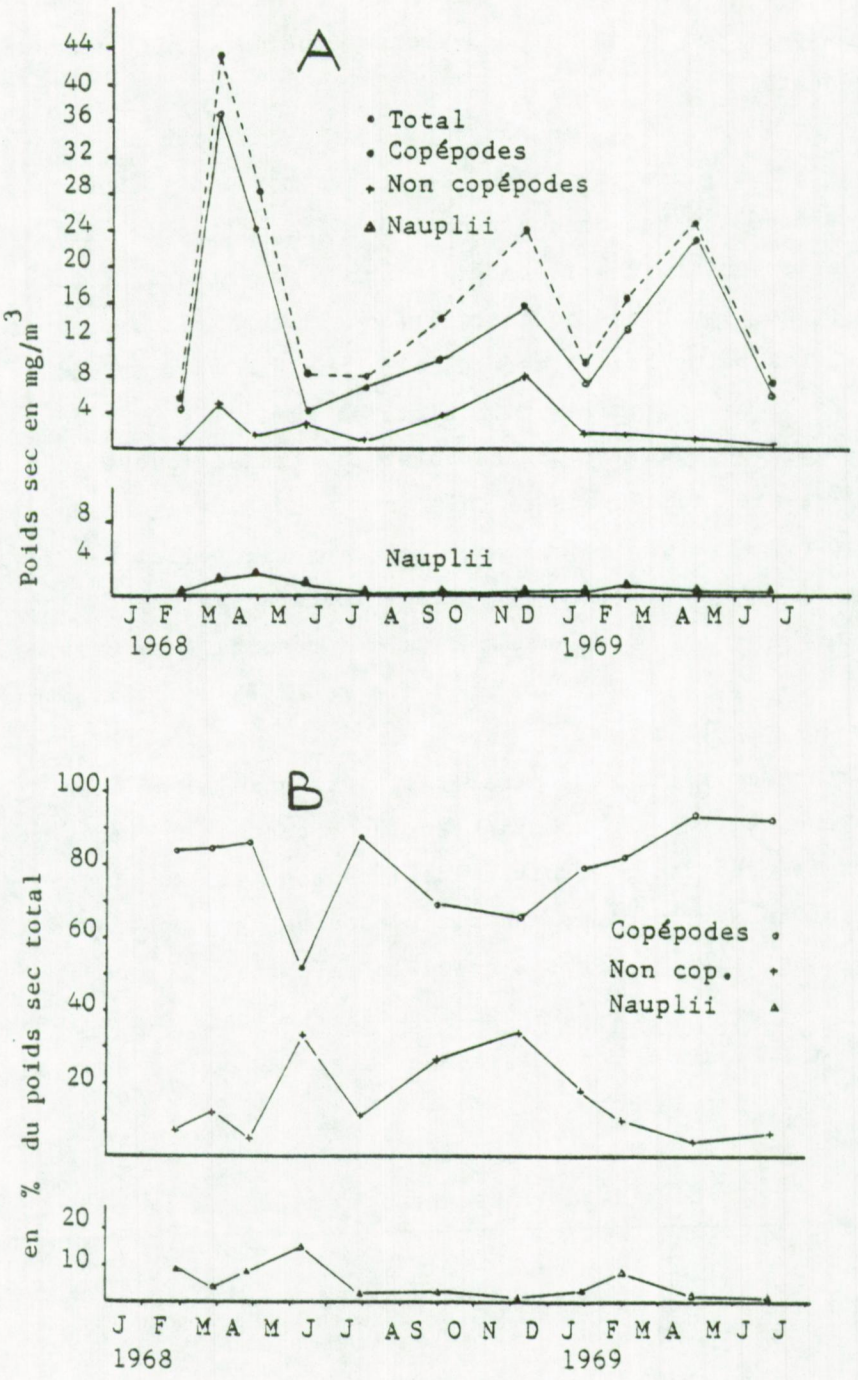


FIG. 27 Variations saisonnières de la biomasse du zooplancton de La Spezia.

A. Moyennes saisonnières relatives au poids sec des différents groupes calculées sur l'ensemble des échantillons de chaque campagne.

B. Variations saisonnières de la dominance relative des Nauplii, Copépodes et non Copépodes à La Spezia.

TAB. XXII Variations saisonnières dans la biomasse des différents composants du zooplancton de La Spezia.
Abondance moyenne en ug/m (X̄), dominance relative (Dr) et absolue (Da) en %; σ = écart type; F = fréquence en %.

		1968. JANVIER.	FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	1969. JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	EXTREMES.		MOYENNES.
NAUPLII	X̄	419	473	1.905	2.332	1.243	144	457	280	268	1.378	351	82	82 -	2.332	777
	Dr. %		9,14	4,36	8,31	15,05	1,78	3,19	1,15	2,84	8,34	1,42	1,25	1,15	15,05	5,16
COPEPODES.	X̄	9.742	4.324	36.556	24.248	4.268	7.055	9.96	15.750	7.472	13.490	23.325	6.007	4.268 -	36.756	13.526
	Dr. %		83,55	84,14	86,43	51,68	87,56	69,69	65,21	79,21	81,70	94,16	92,08	51,68	94,16	79,58
NON COPEPODES.	X̄		378	5.023	1.473	2.747	858	3.878	8.121	1.693	1.643	1.088	434	378 -	5.023	2.485
	Dr. %		7,30	11,69	5,25	33,26	10,64	27,11	33,62	17,94	9,95	4,40	6,65	4,40	33,62	15,25
TOTAL.	X̄		5.175	43,684	28.053	8.258	8.057	14.303	24.151	9.433	16.511	24.674	6.523	5.175 -	43.684	17.165
COPEPODES.																
Clausocalanus a.	X̄	4.641	1.246	24.969	2.024	381	473	4.239	5.679	2.958	1.052	4.764	1.179	381 -	24.969	4.467
	F	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		100
	Dr. %	47,63	28,81	67,93	8,35	8,93	6,70	42,53	36,05	39,59	7,55	20,5	19,63	7,55	68	32,98
	Da. %		24,07	57,15	7,21	4,61	5,87	29,63	23,51	31,35	6,37	19,30	18,07	4,61	57,15	26,02
Oithona sp.	X̄	831	1.421	3.999	5.428	851	610	1.527	968	492	422	1.235	645	422 -	4.000	1.535
	F	10	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		100
	Dr. %	8,53	32,86	10,88	22,38	19,94	8,65	15,32	6,15	6,58	3,03	5,31	10,74	3,03	32,86	11,33
	Da. %		27,45	9,15	19,34	10,30	7,57	10,67	4	5,21	2,55	5	9,88	2,55	27,5	8,94
Oncaea sp.	X̄	1.873	135	83	35	103	303	371	1.716	1.560	201	531	708	35	1.873	635
	F	100	100	10	20	70	90	80	100	100	60	90	100	10	100	76,6
	Dr. %	19,22	3,12	0,23	0,15	2,41	4,29	3,72	10,89	20,88	1,44	2,28	11,79	0,15	20,88	4,69
	Da. %		2,60	0,19	0,12	1,24	3,76	2,59	7,10	16,53	1,21	2,15	10,85	0,12	16,53	3,69
Euterpina a.	X̄	+	42	869	452	35	+	62	199	83	169	140	19,5	+	869	187
	F	10	100	100	100	50	10	50	70	100	100	100	50	10	100	70
	Dr. %	+	0,97	2,36	1,87	0,82	+	0,62	1,26	1,11	1,21	0,60	0,33	+	2,36	1,38
	Da. %		0,81	1,98	1,61	0,42	+	0,43	0,82	0,87	1,02	0,56	0,29	0,29	1,98	1,08
Acartia c.	X̄	1.248	813	1.135	1.267	491	397	129	586	1.135	9.819	718	1.286	129	9.819	1.585
	F	75	100	55	80	20	75	100	60	20	100	60	60	20	100	67
	Dr. %	12,81	18,80	3,09	5,22	11,50	5,63	1,29	3,72	15,20	70,44	3,09	21,4	1,29	70,44	11,7
	Da. %		15,71	2,59	4,51	5,94	4,92	0,90	2,42	12,03	59,46	2,90	19,71	0,90	59,46	0,23
Microsetella r.	X̄			695	43	417	81	457	107	96		291	73	0	695	188
	F			100	50	80	100	100	70	100		100	100	0	100	78
	Dr. %			1,89	0,18	9,77	1,15	4,58	0,68	1,28		1,25	1,22	0,18	9,77	1,39
	Da. %			1,59	0,15	5,04	1	3,19	0,44	1,01		1,17	1,11	0	5,04	1,09

		1968.								1969.						
		JANVIER.	FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	EXTREMES.		MOYENNES.
Centropages t.	$\bar{X}$	+	437	2.511	14.999	1.990	4.899	1.090	742	611	1.485	14.145	1.224	+	14.999	3.677
	F	70	100	100	85	100	80	80	70	50	80	100	100	50	100	81
	Dr. %	+	10,11	6,83	61,86	46,63	69,44	10,94	4,71	8,18	10,65	60,87	20,38	+	69,44	27,14
	Da. %	+	8,44	5,74	53,46	24,09	60,80	7,62	3,07	6,47	8,99	57,32	18,76	3,07	60,8	21,42
Calocalanus s.	$\bar{X}$	345	34	178	+	+	28	363	170	158	58	172	89	+ -	345	133
	F	100	100	85	70	70	80	100	70	90	100	100	90	70	100	89
	Dr. %	3,54	0,79	0,48	+	+	0,4	3,64	,08	2,11	0,42	0,74	1,48	+	2,53	0,98
	Da. %		0,65	0,40	+	+	0,34	2,53	0,70	1,67	0,35	0,69	1,36	+	2,53	0,77
Corycaeus s.	$\bar{X}$	804	296	1.988	+	+	195	231	1.663	352	+	394	633	+	- 1.988	546
	F	100	100	85	40	40	80	40	100	50	+	70	90	+	100	73
	Dr. %	8,25	6,85	5,41	+	+	2,77	2,32	10,56	4,71	+	1,70	10,54	+	10,56	4,03
	Da. %		5,71	4,55	+	+	2,42	1,61	6,88	3,73	+	1,59	9,70	+	9,70	3,18
Ctenocalanus v.	$\bar{X}$	+	+	+	+	+	69	335	301	27	284	847	151	+ -	847	168
	F	+	+	+	+	+	60	75	70	10	60	70	70	+	75	60
	Dr. %	+	+	+	+	+	0,98	3,36	1,91	0,36	2,04	3,65	2,51	+	3,65	1,24
	Da. %	+	+	+	+	+	0,85	2,34	1,24	0,28	1,72	3,43	2,31	+	3,43	0,97
Temora s.	$\bar{X}$	+	+	329	+	+	+	1.164	3.619	+	+	+	+	0	- 3.619	426
	F			15	+	+	+	90	90	+	+	+	+	+	90	65
	Dr. %			0,89	+	+	+	11,68	22,98	+	+	+	+	0	23	3,15
	Da. %			0,75	+	+	+	8,13	14,98	+	+	+	+	0	14,98	2,48
PROTOZOAIRES.																
Acantharia s.	$\bar{X}$		+	7,91	65	+	0,35	3,1	1,6	2,02	+	+	+	+ -	7,91	7,27
	F		+	50	100	+	50	75	70	100	+	75	100	+	100	58
	Dr. %		+	0,16	4,42	+	0,04	0,08	0,02	0,12	+	+	+	+	4,42	0,30
	Da. %		+	0,01	0,23	+	0,004	0,02	0,006	0,02	+	+	+	+	0,23	0,04
Tintinnidés sp.	$\bar{X}$		+				25	+	+	+	315	16,6	+	0 -	315	30,4
	F						80	+	+	+	100	90	+	0	100	38
	Dr. %						0,3	+	+	+	19,17	1,53	+	0	19,17	1,22
	Da. %						0,03	+	+	+	1,90	0,06	+	0	1,90	0,17
Foraminifères sp	$\bar{X}$		247	342	27	+	11	70	91	102	19	+	10	+ -	342	83,5
	F		100	100	50	+	75	90	100	100	80	+	100	+	100	73
	Dr. %		65,34	6,81	1,83	+	1,28	1,80	1,12	6,02	1,16	+	2,3	+	65,34	3,36
	Da. %		4,77	0,78	0,09	+	0,13	0,48	0,37	1,08	0,11	+	0,15	+	4,77	0,48
COELENTERES.																
Siphonophores sp.	$\bar{X}$		+	344	176	+	30	181	95	+	+	+	+	+ -	344	75
	F		+	50	55	+	60	70	40	30	+	50	50	+	70	38
	Dr. %		+	6,85	11,95	+	3,50	4,67	1,17	+	+	+	+	+	11,95	3,01
	Da. %		+	0,78	0,62	+	0,37	1,26	0,39	+	+	+	+	+	1,26	0,43
POLYCHAETES.																
varie specie	$\bar{X}$		+	92	+	207	+	242	2.776	1.013	+	+	+	+ -	2.776	394
	F		15	15	+	30	20	60	100	100	+	+	30	+	100	33
	Dr. %		+	1,83	+	7,54	+	6,24	34,18	59,83	+	+	+	+	59,83	15,83
	Da. %		+	0,21	+	2,50	+	1,69	11,49	10,73	+	+	+	+	11,49	2,29

		1968. JANVIER.	FEVRIER&	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	1969. JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	EXTREMES.	MOYENNES.
CLADOCERES.															
Evadne s.	$\bar{X}$				139	1.867	+	64	+	+	+	+	209	0 - 1.867	207
	F				40	100	+	20	+	30	+	+	70	0 100	18
	Dr. %				9,44	67,97	+	1,65	+	+	+	+	48,16	0 67,97	8,32
	Da. %				0,49	22,60	+	0,44	+	+	+	+	3,20	0 22,60	1,20
GASTEROFODES.															
Creseis a	$\bar{X}$		35	181	146		631	2.441	1.179	+	+	+	+	0 - 2.441	419
	F		60	40	25		75	90	100	+	+	+	+	0 100	39
	Dr. %		9,26	3,60	9,92		73,54	62,95	14,52	+	+	+	+	0 73,54	16,8
	Da. %		0,67	0,41	0,52		7,83	17,06	4,88	+	+	+	+	0 17,06	2,44
Limacina sp.	$\bar{X}$		8,6	280	72	284	24	69	117	126	-	83	48	+ - 284	101
	F		50	100	50	65	75	100	100	100	100	80	100	50 100	84
	Dr. %		2,27	5,57	4,89	10,34	2,80	1,78	1,44	7,44	+	7,63	11,06	+ 11,06	4,05
	Da. %		0,16	0,64	0,25	3,43	0,29	0,48	0,48	1,33	+	0,33	0,73	+ 3,43	0,58
Veliger	$\bar{X}$		5,2	41	+	31	3	10	141	133	67	137	16	+ - 141	57
	F		75	65	+	60	60	35	100	100	90	60	80	+ 100	67
	Dr. %		1,36	0,82	+	1,13	0,35	0,26	1,74	7,86	4,08	12,59	3,69	+ 12,59	2,29
	Da. %		0,10	0,09	+	0,37	0,03	0,06	0,58	1,40	0,40	0,55	0,24	+ 1,40	0,33
CHAETOGNATHES.															
Sagitta sp.	$\bar{X}$		+	862	646	+	+	+	2.192	+	+	+	+	+ - 2.192	336
	F		+	40	35	+	+	+	50	+	+	+	+	+ 50	11
	Dr. %		+	17,16	43,86	+	+	+	27	+	+	+	+	+ 43,86	13,5
	Da. %		+	1,97	2,30	+	+	+	9,07	+	+	+	+	+ 9,07	1,95
APPENDICULAIRES.															
Oikopleura sp.	$\bar{X}$		83	2.873	202	358	156	780	1.523	317	1.019	845	151	83 - 2.873	755
	F		100	100	50	65	75	100	100	100	100	80	100	50 100	89
	Dr. %		21,96	57,2	13,71	13,03	18,18	20,11	18,75	18,72	62,02	77,66	34,80	13,03 77,66	30,35
	Da. %		1,60	6,57	0,72	4,33	1,93	5,45	6,30	3,36	6,17	3,42	2,31	0,72 6,17	4,39
VERTEBRES.															
Oeufs de poissons.			+	+	+	+	+	12,4	6,4	+	223	5,2	+	+ 223	23
	F		50	65	50	20	85	65	30	+	100	25	50	+ 100	5
	Dr. %		+	+	+	+	+	0,47	0,08	+	13,57	0,47	+	+ 13,57	0,93
	Da. %		+	+	+	+	+	0,12	0,02	+	1,35	0,02	+	+ 1,35	0,13

Sa biomasse varie de 4 à 35 mg de matière sèche par mètre cube, constituant toujours plus des 50 % du total pour atteindre fréquemment des valeurs voisines de 90 %.

On distingue 4 périodes successives dans l'évolution saisonnière de la biomasse.

1) De février à avril, la biomasse totale augmente pour diminuer en mai - juin. Au cours de cette poussée printanière, puis de régression, le rapport entre les trois groupes d'organismes reste constant: moins de 10 % de nauplii et d'espèces non copépodes, plus de 80 % de copépodes. Les variations de la biomasse totale sont donc la résultante de variations proportionnellement identiques au sein des différents groupes.

2) De juin à juillet - août, les biomasses des trois groupes sont à leur minimum. Une différence apparaît entre les deux années successives; en juin 1968, une diminution plus accusée pour les copépodes que pour les non copépodes donne à ces derniers une importance relative plus élevée que précédemment (15 % pour les nauplii, 33 % pour les non copépodes). Ce phénomène ne se reproduit pas en juin 1969, les copépodes y conservent une dominance relative proche de 90 %.

3) En septembre la biomasse des copépodes et des non copépodes augmente de nouveau pour culminer en novembre - décembre. Cet accroissement est moins sensible pour les copépodes que pour les autres; il en résulte que la biomasse atteint les valeurs les plus élevées pour les non copépodes, les plus basses pour les copépodes.

4) De décembre à février la biomasse des non copépodes diminue plus rapidement que celle des copépodes qui de nouveau atteint de hauts pourcentages de dominance relative.

L'importance des différentes espèces ou genres apparaît à l'examen des graphiques de la figure 28. Nous nous bornerons à en noter quelques caractéristiques essentielles.

Copépodes.

On peut distinguer trois groupes:

1) Clausocalanus, Centropages, Acartia;

2) Oncaea, Oithona, Corycaeus, Temora;

3) Microsetella, Euterpina, Ctenocalanus, Calocalanus.

1) Clausocalanus, Centropages et Acartia atteignent des biomasses maxima respectives de 25, 15 et 10 mg/m^3 qui représentent respectivement 67,9 , 62 et 70,4 % de la biomasse de l'ensemble des copépodes à ce moment.

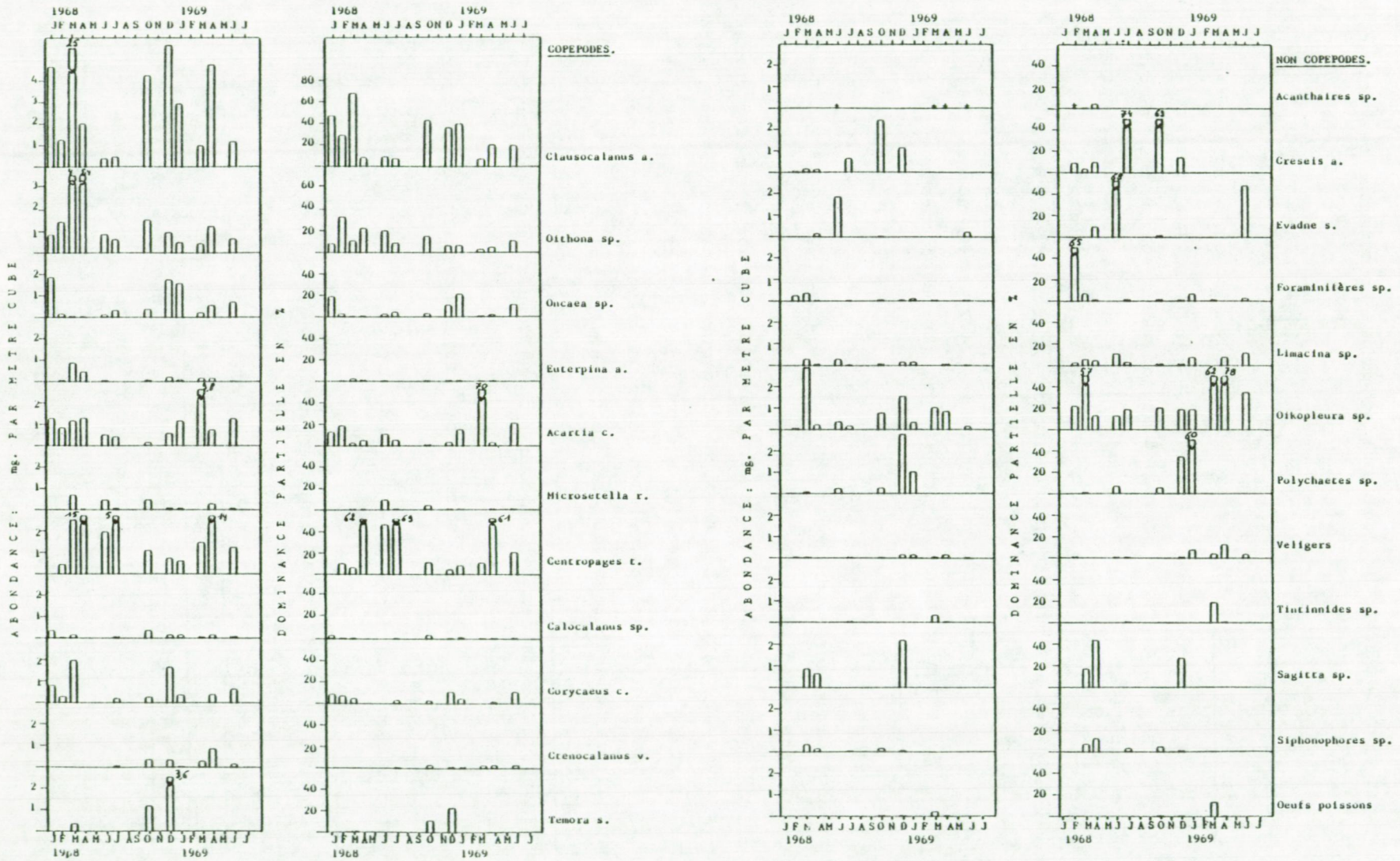


FIG. 28 Variations saisonnières de la biomasse des différentes espèces constituant le zooplancton de La Spezia.

Groupées, ces trois espèces constituent toujours plus des 45 % de la masse des copépodes.

La biomasse de Clausocalanus atteint ses plus hautes valeurs en mars - avril et en novembre - décembre. En mars 1968, ce copépode constitue la plus haute biomasse individuelle dans l'ensemble des espèces soit 24,9 mg/m^3. En dehors de ces périodes, Clausocalanus subsiste tout au long de l'année prenant constamment une part supérieure à 8 % dans la biomasse de l'ensemble des copépodes. Centropages représente 60 % environ de la biomasse totale des copépodes durant les deux campagnes d'avril. Sa dominance relative est également importante au cours des mois de juin et juillet 1968: 47 et 70 %, 2 et 5 mg/m^3 environ. Au cours des autres campagnes sa biomasse est réduite à moins de 2,5 mg/m^3 et constitue 5 à 20 % du total.

Acartia constitue en général de 1 à 20 % de la biomasse des copépodes, sauf en mars 1969 où 9,8 mg/m^3 de ce copépode forme les 70 % du total; au cours des autres mois, sa biomasse fluctue de 0,13 à 1,3 mg/m^3.

2) Oncaea, Oithona, Corycaeus et Temora ont des biomasses maxima de 1 à 4 mg/m^3; la part que prend chacune de ces espèces dans la constitution de la biomasse totale des copépodes varie de 3 à 33 % pour Oithona, de 0,1 à 21 % pour Oncaea, de 0 à 10,6 % pour Corycaeus et de 0 à 23 % pour Temora.

Les fluctuations d'Oithona en biomasse et en dominance relative sont comparables à ce qui a été observé pour Clausocalanus: abondance élevée en mars - avril et en novembre - décembre, subsistance à un niveau moyen au cours des autres mois. Les valeurs les plus fortes sont atteintes en mars - avril 1968 (4 à 5,4 mg/m^3) mais sa dominance relative la plus élevée se situe en février 1968 (33 %) alors que les autres espèces sont pondéralement moins importantes.

Oncaea atteint son maximum en décembre et janvier (environ 2 mg/m^3 soit 10 à 21 % de dominance relative); il est peu représentatif au cours des autres mois avec une biomasse généralement inférieure à 0,5 mg/m^3 et une dominance relative inférieure à 2 - 3 %.

Corycaeus, bien qu'atteignant des biomasses d'1,7 et 2 mg/m^3 en mars et décembre 1968 ne représente jamais plus de 10 % des copépodes. Une incidence significative de Temora sur la constitution pondérale du zooplancton n'est apparue qu'en octobre (1,16 mg/m^3 soit 12 %) et en décembre 1968 (3,6 mg/m^3 soit 23 % de la masse des copépodes).

3) Microsetella, Euterpina, Ctenocalanus et Calocalanus ont une biomasse généralement inférieure à 1 mg/m^3 soit moins de 5 % de la masse des copépodes. Une exception apparaît cependant pour Microsetella qui en juin 1968 représente 10 % de la population bien que sa biomasse soit inférieure à 0,5 mg. Groupées, ces espèces ne dépassent jamais une biomasse globale de 2 mg/m^3 et un pourcentage de 6 %.

Il apparaît donc que les 7 genres classés dans les deux premiers groupes constituent à eux seuls plus des 94 % de la biomasse totale des copépodes tout au long de l'année. Rappelons que chacun d'entre eux est dominé par une seule espèce.

Espèces non copépodes.

Parmi ces organismes, un premier groupe apparaît comme pondéralement peu important: il s'agit des Acanthaires, Tintinnides, Foraminifères, Limacina, Veliger, Siphonophores et oeufs de poissons. En effet, leur biomasse ne dépasse jamais 0,4 mg/m^3 soit au maximum 20 % du groupe non copépodes. Une exception apparaît cependant pour les Foraminifères qui avec une biomasse très faible, de 0,247 mg/m^3, représentent 65 % de la biomasse totale du groupe en février 1968 alors que sont disparues la plupart des autres espèces.

Sagitta, Oikopleura, Creseis, Evadne et les Polychaetes ont des biomasses maxima de 2 à 3 mg/m^3; chaque espèce séparée peut arriver à constituer, lors de certaines campagnes, 40 à 80 % de la biomasse totale des non copépodes.

Seul Oikopleura conserve une biomasse relativement élevée tout au long de l'année, ses plus fortes valeurs sont atteintes en mars - avril (2,9 mg/m^3) et en octobre - décembre 1968 (0,8 et 1,5 mg/m^3). Il peut constituer au cours de ces périodes de 57 à 78 % du poids des non copépodes. Bien que sa biomasse se réduise fortement au cours des autres mois, il constitue en permanence plus des 20 % du groupe.

Chacun des autres genres ne domine que pour une période très brève: les Polychaetes en décembre et janvier (1 à 3 mg/m^3 soit 40 à 60 % du groupe), Sagitta en mars, avril et décembre 1968 (0,5 à 3 mg/m^3, 17 à 44 %); Creseis constitue plus des 60 % du groupe en juillet et octobre avec des biomasses respectives de 0,6 et 2,4 mg/m^3. Evadne est localisé au mois de juin, sa biomasse est 1,9 et 0,2 mg/m^3 soit 68 et 48 % du groupe pour les deux années successives.

F. Composition chimique élémentaire. Variations saisonnières.

La concentration du Carbone d'origine zooplancto-nique varie de 2,15 à 20,3 mg/m^3 ; la concentration en Azote de 0,496 à 4,26 mg/m^3 (TAB. XXIV).

La variation de ces teneurs au cours des saisons est identique à ce qui a été décrit pour le poids sec: les maxima sont atteints en mars - avril et en novembre - décembre, les minima en juin - juillet (FIG. 29).

Si on exprime ces concentrations en pourcentage du poids sec total , on observe que la constitution du zooplancton en C et en N demeure relativement constante tout au long de l'année: 41,96 % (de 38,64 à 46,5 %) pour le C et 9,64 % (de 8,76 à 10,07 %) pour le N. Les écarts types sont respectivement de 1,90 et 0,40 % pour le C et le N (TAB. XXIV).

Ce phénomène s'explique par la très faible proportion que représentent lors de chaque campagne les nauplii et les espèces à carapace calcaire dont les teneurs en C et en N diffèrent des moyennes calculées pour les copépodes et les espèces à carapace molle ou chitineuse. En effet, les nauplii ne représentent jamais plus des 15 % du C total ou du N total, les espèces à carapace calcaire plus des 10 % du C et du N.

La stabilité dans les concentrations en C et N du zooplancton total maintient un rapport C / N également constant tout au long de l'année. Sa valeur moyenne est de 4,35 (de 4,23 à 4,76) avec un écart type de 0,15.

De manière à obtenir une comparaison entre les teneurs en C et N obtenues par certains auteurs à partir du zooplancton total sans séparation des espèces, une série de mesures a été réalisée sur des échantillons prélevés lors de chaque campagne, filtrés sur toile de nylon de 180 µ de dimension de mailles comme exposé précédemment. Les résultats sont exposés dans le tableau XXVI et comparés (FIG. 30) aux résultats obtenus précédemment.

On constate que la variabilité est plus importante au sein des séries effectuées sur plancton mixte que sur espèces isolées; d'autre part, les moyennes obtenues y sont généralement plus faibles et moins constantes au cours des saisons. On peut expliquer ces

TAB. XXIV Variation saisonnière de la biomasse du zooplancton de La Spezia exprimée en poids de Carbone et d'Azote par m^3. (Teneur en C et N exprimée en μ/m^3 et en % du total)

	1968								1969					
	JANVIER	FEVRIER	MARS	AVRIL	JUIN	JUILLET	OCTOBRE	DECEMBRE	JANVIER	MARS	AVRIL	JUIN	EXTREMES	MOYENNE
NAUPLII.														
C $\mu g/m^3$	171	193	446	950	506	59	186	114	109	561	143	33	33-950	289
C % total		9	2,2	7,97	14,96	1,79	3,36	1,14	2,76	8,06	1,36	1,19	1,19-14,96	4,89
N $\mu g/m^3$	33	38	87	185	99	11,5	36,3	22,3	21,3	109,5	27,9	6,5	6,5-109,5	56,44
N % total		7,66	2,04	6,65	12,96	1,49	2,89	0,97	2,31	6,77	1,12	0,99	0,97-12,96	4,17
COPEPODES.														
C $\mu g/m^3$	4.185	1.857	15.790	10.417	1.833	3.031	4.282	6.766	3.210	5.795	9.982	2.580	1833-15790	5810
C % total		86,61	77,75	87,39	54,2	91,82	77,47	67,89	81,22	83,26	94,78	92,81	54,2-94,78	81,38
N $\mu g/m^3$	994	441	3.749	2.473	435	720	1.016	1.606	762	1.375	2.370	613	435-3.749	1379
N % total		88,91	87,96	88,96	56,94	93,51	81,02	69,58	82,65	85,04	95,30	93,30	56,9-95,3	83,92
NON COPEPODES.														
A PEAU MOLLE														
C $\mu g/m^3$		35	1.760	491	939	785	543	2.782	561	524	359	152	35-2782	811,9
C % total		1,63	8,67	4,12	27,76	2,38	9,82	27,91	14,19	7,53	3,41	5,47	1,63-27,9	10,26
N $\mu g/m^3$		7,96	400,4	111,6	213,6	17,9	123,5	632,8	127,7	119,2	81,6	34,56	7,96-632,8	170,1
N % total		1,61	9,38	4,01	28,01	2,32	9,85	27,42	13,85	7,37	3,28	5,26	1,61-28,01	10,21
A CARAPACE														
C $\mu g/m^3$		58,7	169,5	61,7	103,9	133,7	515,8	304,3	72,2	79,8	47,4	14,7	14,7-516	142
C % total		2,74	0,83	0,52	3,07	4,05	9,33	3,05	1,83	1,15	0,45	0,52	0,45-9,33	2,501
N $\mu g/m^3$		8,9	25,6	9,3	15,7	20,2	77,8	45,9	10,9	12,03	7,14	2,22	2,22-77,8	21,43
N % total		1,79	0,6	0,33	2,09	2,62	6,2	1,99	1,19	0,74	0,29	0,34	0,29-6,2	1,65
TOTAL.														
C $\mu g/m^3$		2.144	20.309	11.920	3.382	3.301	5.527	9.966	3.952	6.960	10.532	2.780	2144-20309	7343
C % du P.S.		41,42	46,5	42,49	40,95	40,97	38,64	41,26	41,89	42,15	42,68	42,61	38,6-46,5	41,96 ± 1,89
N $\mu g/m^3$		496	4.262	2.780	764	770	1.254	2.308	922	1.618	2.487	657	496-4262	1.665
N % du P.S.		9,58	9,75	9,90	9,25	9,55	8,76	9,55	9,77	9,79	10,07	10,07	8,76-10,07	9,64 ± 0,38
C/N		4,32	4,76	4,29	4,42	4,29	4,41	4,32	4,28	4,30	4,23	4,23	4,23-4,76	4,35 ± 0,15

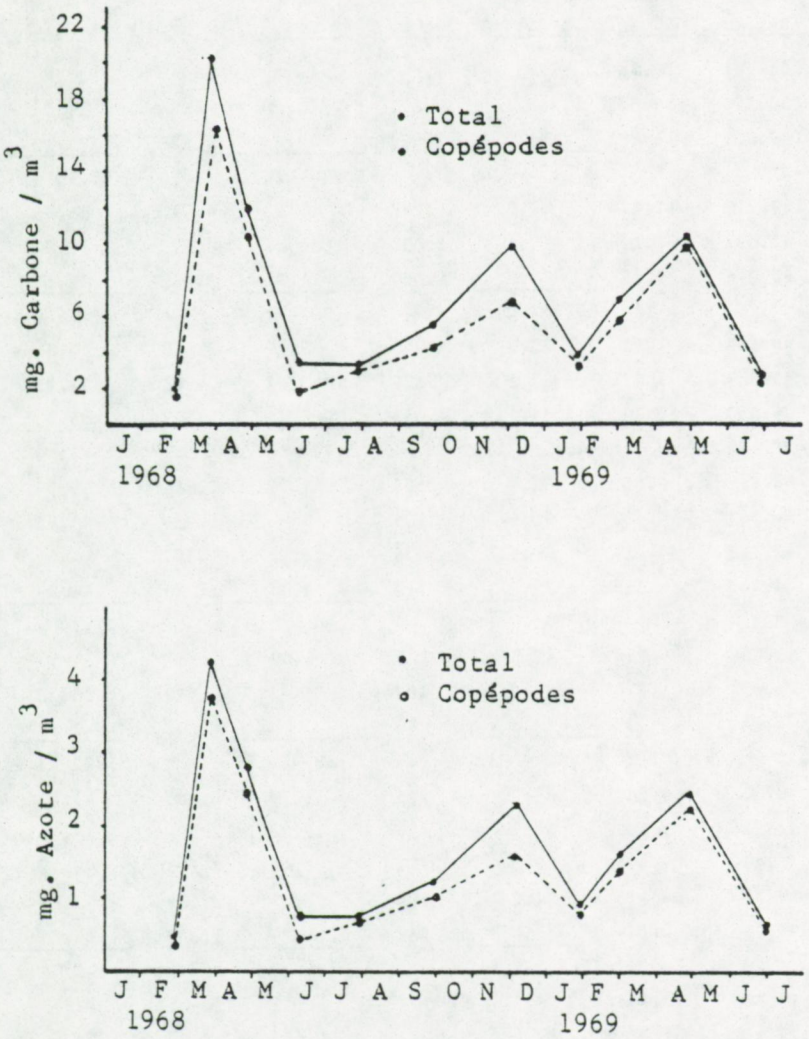


FIG. 29 Variations saisonnières de la biomasse du zooplancton de La Spezia exprimées en teneur(mg/m^3) de Carbone et d'Azote.

TAB. XXVI Variations saisonnières des teneurs en Carbone, en Azote, en Hydrogène et en eau, du rapport C/N déterminées à partir d'échantillons de plancton mixtes.
(P.FF = poids frais; P.S. = poids sec; σ = écart type)

DATES.	POIDS FRAIS µg.	POIDS SEC µg.	H2O % P.F.	N en µg.	N % P.S.	C en µg.	C % P.S.	H en µg.	H % P.S.
21.11.68.	123.581	16.384	86,8	1.945	11,87	5.446	33,24	366	2,24
	138.720	16.575	88,1	1.671	10,08	4.894	29,52	377	2,28
	140.052	19.183	86,4	1.659	8,65	4.628	24,12	338	1,76
moyennes ± σ			87,1 ± 0,89		10,2 ± 1,61		28,96 ± 4,59		2,09 ± 0,29
29. 2.68.	107.210	11.474	89,3	1.283	11,18	4.137	36,05	503	4,35
	92.432	9.206	90,1	1.050	11,41	3.585	38,94	343	3,73
	95.746	9.532	90,3	1.050	11,0	3.482	36,5	326	3,4
moyennes ± σ			89,9 ± 0,53		11,20 ± 0,30		37,16 ± 1,55		3,83 ± 0,48
25. 3.68.	46.762	7.537	83,9	746	9,89	2.623	34,81	338	4,49
	55.869	9.273	83,5	874	9,42	2.981	32,15	354	3,81
	44.453	6.843	84,7	671	9,81	2.409	35,20	326	4,76
moyennes ± σ			84,03 ± 0,61		9,71 ± 0,25		34,05 ± 1,66		4,35 ± 0,49
22. 4.68.	48.195	4.657	90,4	555	11,92	1.851	39,74	257	5,52
	44.347	4.283	90,4	405	9,46	1.754	40,95	254	5,93
	42.763	4.259	90,1	555	13,03	1.887	44,31	265	6,22
	44.445	4.368	90,2	513	11,74	1.826	41,79	248	5,67
moyennes ± σ			90,24 ± 0,15		11,54 ± 1,5		41,70 ± 1,93		5,83 ± 0,31
4. 7.68.	6.094.	1.758	71,2	107	6,09	659	37,52	113	6,42
	8.597	1.619	81,2	109	6,75	570	35,22	92	5,69
	4.741	1.439	69,8	70	4,8	606	42,1	91	6,32
moyennes ± σ			74,06 ± 6,2		5,88 ± 0,99		38,2 ± 3,5		6,14 ± 0,4
2.10.68.	40.308	6.569	83,7	775	11,79	2.838	43,20	323	4,92
	31.226	5.682	81,8	734	12,92	2.736	48,15	325	5,71
	20.409	4.495	78,0	573	12,75	2.163	48,12	289	6,43
	19.314	4.415	77,2	584	13,14	2.132	47,96	299	6,73
	14.996	4.149	71,4	489	11,79	1.856	44,73	248	5,98
moyennes ± σ			78,4 ± 4,75		12,28 ± 0,63		46,43 ± 2,32		5,95 ± 0,7
29. 1.69.	72.728	7.908	89,2	904	11,43	2.991	37,83	338	4,28
	73.589	7.856	89,4	943	11,99	3.094	39,38	333	4,24
	82.001	8.496	89,7	1.044	12,29	3.431	40,39	348	4,09
moyennes ± σ			89,4 ± 0,25		11,90 ± 0,43		39,2 ± 1,29		4,20 ± 0,10
22. 4.69.	46.127	4.690	89,8	638	13,61	2.194	46,77	289	6,17
	34.402	3.970	88,5	543	13,67	1.907	48,04	274	6,91
	21.874	2.867	86,3	380	13,26	1.468	51,19	229	7,99
moyennes ± σ			88,4 ± 1,45		13,51 ± 0,22		48,67 ± 2,27		7,02 ± 0,91
22. 7.69.	16.260	2.979	81,7	310	10,40	1.181	39,65	178	5,97
	16.677	2.350	85,8	255	10,84	949	40,36	164	6,97
	15.791	2.398	84,9	259	10,81	1.023	42,65	167	6,95
	17.032	2.675	84,3	298	11,14	1.087	40,62	178	6,65
	14.554	2.602	82,1	311	11,97	1.166	44,81	181	6,97
	15.112	2.652	82,5	297	11,18	1.102	41,55	179	6,75
	18.507	2.955	84	303	10,24	1.082	36,60	178	6,02
	15.312	2.828	81,6	292	10,33	1.099	38,88	201	7,11
moyennes ± σ			83,36 ± 1,59		10,86 ± 0,57		40,64 ± 2,47		6,67 ± 0,44
MOYENNES GENERALES.			84,99 ± 5,6		10,78 ± 2,15		39,44 ± 5,98		5,12 ± 1,6

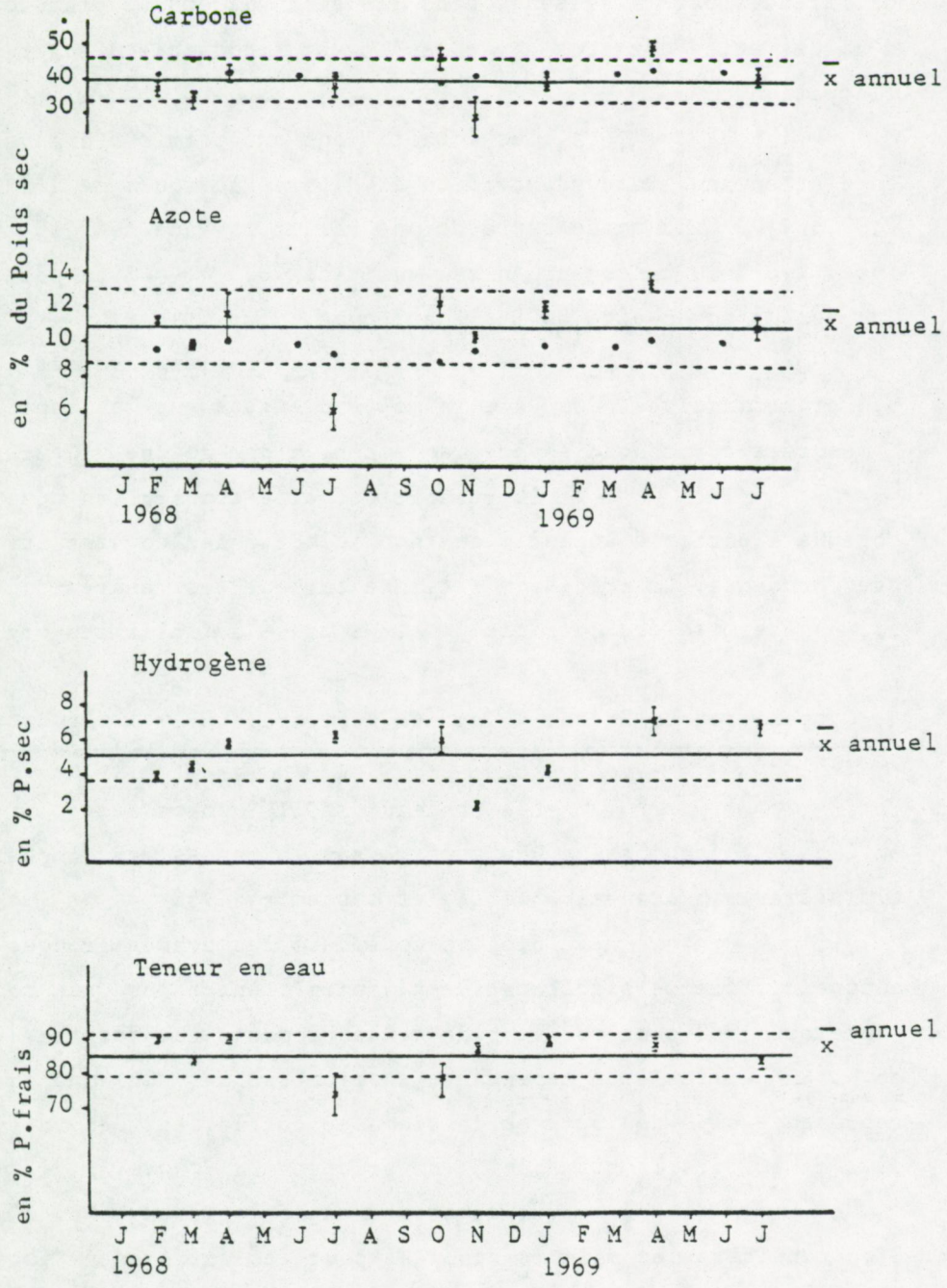


FIG. 30 Variations saisonnières dans les teneurs en Carbone, Azote, Hydrogène et eau du zooplancton de La Spezia. Comparaison entre déterminations effectuées sur échantillons non triés (X) et valeurs calculées à partir de mesures effectuées sur espèces isolées:•(C, N et H en % du poids sec, H_2O en % du poids frais.)

différences par la présence dans les échantillons de plancton mixte, d'algues et de détritus divers qu'il est impossible d'écarter par filtration.

Ces échantillons ont permis d'analyser les teneurs en H et en eau. La concentration en H varie au cours de l'année de 2,09 à 7,02 % du poids sec avec une valeur moyenne de 5,12 % (écart type: 1,6 %). La teneur en eau varie de 90,3 à 74 % du poids frais avec une valeur moyenne de 85 % (écart type : 5,6 %).

Les différences entre les diverses campagnes sont peu significatives. Ces valeurs moins précises que les teneurs en C et en N mesurées sur chaque espèce isolément, n'ont qu'une valeur d'orientation.

Il ressort de cette comparaison que les résultats obtenus à partir d'échantillons non sélectionnés doivent être considérés avec prudence. La précision atteinte lorsque les mesures sont effectuées sur espèces isolées justifie le temps passé à isoler les organismes.

G. Comparaison La Spezia - Tarante, comparaison avec d'autres régions.

Les tableaux XXIII (poids secs) et XXV (teneurs en C et N) établissent une comparaison entre les deux zones pour des croisières simultanées: juillet et septembre 1968.

Si l'on considère les grands groupes d'organismes, aucune différence significative n'apparaît entre les deux zones en septembre 1968 tant sur le plan de la biomasse que des teneurs en C et en N. En juillet 1968 cependant, la biomasse des non copépodes à Tarante représente plus des 58 % de la biomasse totale, soit en valeur absolue plus de 10 fois la biomasse de ce groupe à La Spezia.

La diversité entre les deux zones s'accentue si l'on considère les valeurs établies pour les différentes espèces séparé-ment: en effet, une abondance plus marquée de la biomasse de la plupart des copépodes à Tarante est équilibrée à La Spezia par la très forte biomasse (4,9 µg/l) de Centropages qui constitue à lui seul 69 % de la biomasse totale des copépodes. Par contre, nombre d'espèces non copépodes telles que Sagitta, Polychaetes, Evadne et Penilia avirostris constituent une biomasse importante à Tarante qui n'a pas son équivalent à La Spezia.

En septembre, la différence entre les deux zones

TAB. XXIII Biomasse des différents constituants du zooplancton.
Comparaison entre la zone de La Spezia et le Golfe de Tarante.
(X = valeur moyenne en µg Poids sec/m^3, Dr = dominance relative en %,
Da = Dominance absolue en %)

		JUILLET 68.		SEPTEMBRE 68.	
		TARANTE.	SPEZIA.	TARANTE.	SPEZIA.
NAUPLII.	$\bar{X}$	310,5	144	435	457
	Dr. %	1,6	1,8	3,4	3,2
COPEPODES.	$\bar{X}$	8.059	7.055	7.675	9.968
	Dr. %	41	87,6	59,5	69,7
NON COPEPODES.	$\bar{X}$	11.385	858	4.799	3.878
	Dr. %	57,6	10,6	37,2	27,1
TOTAL.	$\bar{X}$	19.754	8.057	17.708	14.303
	Dr. %	100	100	100	100
COPEPODES.					
Clausocalanus a.	$\bar{X}$	2.134	473	3.537	4.239
	Dr	26,47	6,70	46,08	42,53
	Da	10,8	5,87	19,97	29,63
Oithona sp.	$\bar{X}$	1.314	610	1.626	1.527
	Dr	16,30	8,65	21,18	15,32
	Da	6,65	7,57	9,18	10,67
Oncaea sp.	$\bar{X}$	497	303	318	371
	Dr	6,17	4,29	4,14	3,72
	Da	2,52	3,76	1,8	2,59
Euterpina a.	$\bar{X}$	56	+	194	62
	Dr	0,69	+	2,53	0,62
	Da	0,28	+	1.09	0,43
Acartia c.	$\bar{X}$	+	397	+	129
	Dr	+	5,63	+	1,29
	Da	+	4,92	+	0,90
Microsetella r.	$\bar{X}$	200	81	48	457
	Dr	2,48	1,15	0,63	4,58
	Da	1,01	1	0,27	3,19
Centropages t.	$\bar{X}$	468	4.899	507	1.090
	Dr	5,81	69,44	6,6	10,94
	Da	2,37	60,80	2,86	7,62

		JUILLET 68.		SEPTEMBRE 68.	
		TARANTE.	SPEZIA.	TARANTE.	SPEZIA.
Calocalanus s.	$\bar{X}$	30	28	152	363
	Dr	0,37	0,4	1,98	3,64
	Da	0,16	0,34	0,86	2,53
Corycaeus c.	$\bar{X}$	1.115	195	239	231
	Dr	13,84	2,77	3,11	2,32
	Da	5,65	2,42	1,35	1,61
Ctenocalanus v.	$\bar{X}$	1.227	69	62,4	335
	Dr	15,22	0,98	0,81	3,36
	Da	6,21	0,85	0,35	2,34
Temora s.	$\bar{X}$	858	+	910	1.164
	Dr	10,65	+	11,86	11,68
	Da	4,34	+	5,14	8,13
Paracalanus sp.	$\bar{X}$	160	-	64	-
	Dr	1,98	-	0,83	-
	Da	0,81	-	0,36	-
Eucalanus sp.	$\bar{X}$	+	-	18	-
	Dr	+	-	0,23	-
	Da	+	-	0,11	-
PROTOZOAIRES.					
Acantharia sp.	$\bar{X}$	-	0,35	0,2	3,1
	Dr	-	0,04	0,004	0,08
	Da	-	0,004	+	0,02
Tintinnidés sp.	$\bar{X}$	0,39	2,5	0,9	+
	Dr	0,003	0,3	0,018	+
	Da	0,002	0,03	+	+
Foraminifères sp.	$\bar{X}$	2,43	11	1,02	70
	Dr	0,02	1,28	0,02	1,80
	Da	0,01	0,13	+	0,48
COELENTERES.					
Siphonophores sp.	$\bar{X}$	-	30	86	181
	Dr	-	3,50	1,79	4,67
	Da	-	0,37	0,49	1,26
POLYCHAETES.					
varie specie	$\bar{X}$	207	+	276	242
	Dr	1,82	+	5,75	6,24
	Da	1,05	+	1,56	1,69
CLADOCERES.					
Evadne s.	$\bar{X}$	203	+	159	64
	Dr	1,78	+	3,31	1,65
	Da	1,02	+	0,9	0,44
Penilia a.	$\bar{X}$	2.929	-	113	-
	Dr	25,73	-	2,36	-
	Da	14,83	-	0,64	-

		JUILLET 68.		SEPTEMBRE 68.	
		TARANTE.	SPEZIA.	TARANTE.	SPEZIA.
GASTEROPODES.					
Creseis a.	$\bar{X}$	198	631	29,2	2.441
	Dr	1,74	73,54	0,61	62,95
	Da	1,002	7,83	0,16	17,06
Limacina sp.	$\bar{X}$	549	24	181	69
	Dr	4,82	2,80	3,77	1,78
	Da	2,78	0,29	1,02	0,48
Veliger	$\bar{X}$	-	3	64,5	10
	Dr	-	0,35	1,35	0,26
	Da	-	0,03	0,36	0,06
CHAETOGNATHES.					
Sagitta sp.	$\bar{X}$	7.080	+	2.516	+
	Dr	62,19	+	52,43	+
	Da	35,8	+	14,2	+
APPENDICULAIRES.					
Oikopleura sp.	$\bar{X}$	197,4	156	1.331	780
	Dr	1,73	18,18	27,73	20,11
	Da	1	1,93	7,52	5,45
VERTEBRES.					
Oeufs de poissons.	$\bar{X}$	19,6	+	41,2	18,4
	Dr	0,17	85	0,86	0,47
	Da	0,1	+	0,24	0,12

TAB. XXV Comparaison entre La Spezia et Tarante sur le plan des quantités de Carbone et d'Azote constituées par le zooplancton. (N et C exprimés en $\mu g/m^3$ et en % du N ou C total)

		JUILLET 68		SEPTEMBRE 68	
		Tarante.	Spezia.	Tarante.	Spezia.
NAUPLII.					
C	$\mu g/m^3$	126,5	59	177,17	186
	% total	1,5	1,8	3,3	3,4
N	$\mu g/m^3$	25,1	11,5	34,6	36,3
	% total	1,3	1,5	2,7	2,9
COPEPODES.					
C	$\mu g/m^3$	3.462	3.031	3.297	4.282
	% total	41,71	91,9	60,9	77,5
N	$\mu g/m^3$	822	720	783	1.016
	% total	42,1	93,5	61,7	81
NON COPEPODES.					
A PEAU MOLLE					
C	$\mu g/m^3$	4.569	785	1.841	543
	% total	55,05	2,4	34	9,8
N	$\mu g/m^3$	1.085	17,9	437,2	123,5
	% total	55,6	2,3	34,5	9,9
A CARAPACE					
C	$\mu g/m^3$	149	133,7	103	515,8
	% total	1,8	4,05	1,9	9,3
N	$\mu g/m^3$	22,5	20,2	15,4	77,8
	% total	1,2	2,6	1,2	6,2
TOTAL.					
C	$\mu g/m^3$	8.306	3.301	5.418	5.527
	% total	42,05	41	42	38,6
N	$\mu g/m^3$	1.954	770	1.270	1.254
	% total	9,9	9,6	9,8	8,8
C/N		4,25	4,29	4,26	4,41

est principalement constituée par l'importance de Sagitta à Tarante (52 % de la biomasse totale des non copépodes) équilibrée par la forte biomasse de Creseis à La Spezia qui constitue 63 % de la biomasse du groupe.

Il est cependant à remarquer que, tant au niveau des groupes qu'au niveau des espèces séparées, la constitution pondérale du zooplancton à Tarante reste incluse dans les limites des variations observées pour ces paramètres dans la zone de La Spezia.

Tant sur le plan de la constitution numérique que sur le plan des biomasses ou des teneurs en C et N d'origine zooplanctoni-que, les deux zones ne peuvent être considérées comme deux entités différentes.

Nos résultats sont difficilement comparables aux données de la littérature relatives à d'autres régions méditerranéennes (TAB. XXVII). On observe que le bassin oriental a été mieux étudié que les régions occidentales pour lesquelles nous ne disposons d'aucune valeur représentative.

Les deux zones de La Spezia et de Tarante semblent s'insérer entre la Mer Noire et les régions nettement plus pauvres du bassin oriental. Suivant l'approximation de M.L.FURNESTIN (1968) à partir des résultats de JESPERSEN (1923) obtenus par comparaison de mesures volumétriques, il y aurait entre la région Nord occidentale et les régions orientales de la Méditerranée un rapport de 1 à 0,2 - 0,5. Nos résultats confirment cet ordre de grandeur. Si l'on poursuit la comparaison à partir des indications de JESPERSEN, la région la plus riche du bassin occidental, la Mer ibérique, ne devrait pas dépasser une biomasse annuelle moyenne de 85 mg/m^3 ou une biomasse maximum de 200 mg/m^3, soit 5 fois plus élevée qu'à La Spezia.

TAB. XXVII Données de la littérature relatives à la biomasse du zooplancton dans diverses zones de la Méditerranée ou des mers voisines.

A. Zooplancton total.

Station	Auteur	Saison	Biomasse mg/m^3 Poids frais
Mer noire au large de Sébastopol	GREZE (1970)	été	100,5
Baie de Sébastopol	"	"	220,5
Atlantique tropical	"	printemps	54
Mer Ionienne	"	été	58,4
Mer Noire	PAVLOVA (1966)	"	257
Mer Egée	"	"	12,1
Mer Levantine	"	"	16,9
Mer Ionienne	"	"	33
Mer Adriatique	"	"	53
Mer Tyrrhénienne	"	"	11,5
Mer Noire occidentale	DIMOV (1966)	Biomasse annuelle 1960-1964	66,9 à 151,4
Mer d'Azov	MALOVITSKAYA (1967)	décembre	62
		janvier	63
La Spezia (Mer Ligure)	NASSOGNE (1972)	Extrêmes annuels	26 à 220
		Moyennes	85
Tarante (Mer Ionienne)	"	juillet	99
		septembre	86

B. Différents groupes trophiques d'après GREZE (1970).

	(1)	Herbivores	Carnivores	Détritivores	Total
Mer Noire,	mg P.F./m^3	191,9	28,6	43,3	263,8
Baie de sébastopol	mg P.S./m^3	40,3	6	9,1	55,4
Mer Noire au large de	mg P.F./m^3	74,8	35,7	16,5	127
Sébastopol	mg P.S./m^3	15,7	7,5	3,5	26,7
Mer Ionienne	mg P.F./m^3	10,7 à 48,7	9,7 à 10,7	2,2 à 1,7	22,6 à 61,1
	mg P.S./m^3	2,3 à 10,3	2,1 à 2,3	0,5 à 0,4	4,8 à 12,9

(1) P.F. = Poids frais; P.S. = Poids sec.

RESUME ET CONCLUSIONS.

Les équations de régression entre poids sec et longueur ont été établies pour la plupart des espèces quantitativement importantes dans la constitution de l'ensemble du zooplancton méditerra--néen.

La précision des pesées et des mesures permet d'obtenir des coefficients de corrélation voisins de l'unité. La biomasse d'un organisme ou la biomasse totale d'un échantillon peut donc être déterminée avec une erreur négligeable. La méthode proposée ici remplace avantageusement les estimations basées sur des mesures volumétriques du zooplancton total ou les estimations de biomasses individuelles de poids frais obtenues par une approximation du volume d'un organisme.

La taille moyenne des différentes espèces de copépodes, leur poids sec moyen, leur teneur en Carbone et Azote et par ce fait le rapport C / N semblent relativement stables tout au long de l'année. Les variations observées entre les différentes espèces dans les teneurs en Carbone et en Azote ne sont pas significatives.

Il n'existe pas pour la Méditerranée de données comparables; l'examen des données de la littérature concernant d'autres mers montre que pareille stabilité ne se retrouve que dans les mers chaudes, notamment dans les régions à caractère subtropical.

Il faut de plus remarquer que les teneurs des copépodes en Carbone et en Azote,ainsi que leur rapport C / N,y sont du même ordre que les valeurs déterminées ici pour les copépodes méditerranéens.

Ces observations apportent un élément nouveau illustrant l'aspect subtropical des zones étudiées ici, aspect déjà suggéré lors de l'examen de la composition faunistique du zooplancton.

La taille moyenne des différentes espèces de copépodes pour lesquelles une comparaison est possible est plus faible en Méditerranée que dans les mers plus froides,tel l'Atlantique Nord. En outre, les espèces dominantes en nombre d'organismes par mètre cube sont de taille nettement plus petite en Méditerranée.

Le zooplancton méditerranéen présente donc un aspect de nanisme par rapport au zooplancton de mers plus froides où

dominent des espèces de grande taille appartenant aux genres Calanus, Acartia, Centropages. Des études biogéographiques prenant en considération la taille moyenne des espèces dominantes pourraient probablement mettre en évidence des corrélations entre ce caractère et les conditions climatiques ou physico-chimiques du milieu.

Les différences de teneur en Carbone, Azote et dans le rapport C / N entre les organismes à peau molle, tels que les Nauplii, Copépodes, Appendiculaires et Polychaetes, ne sont pas significatives. On peut accepter pour l'ensemble de ces organismes, les valeurs moyennes suivantes exprimées en fonction du poids sec: 40 à 43 % de Carbone; 7,9 à 10,2 % d'Azote; le rapport moyen C / N varie de 4,2 à 5,3.

Les organismes à carapace calcaire (Véligers et Gastéropodes) ont des compositions élémentaires plus faibles que les précédents (C: 18,8 à 22,6 % et N: 2,5 à 3,8 % du poidss sec). Leur rapport C / N varie de 3,6 à 6.

L'importance de ces Véligers et Gastéropodes dans la composition pondérale du zooplancton étudié ici est trop faible pour introduire une erreur significative si l'on retient comme moyenne générale pour l'ensemble du zooplancton les moyennes établies pour les organismes dépourvus de carapace.

Déterminée à partir d'échantillons non triés, (Net zooplankton) la composition élémentaire du zooplancton total est stable tout au long du cycle annuel. Le Carbone représente de 38,6 à 46,5 % du poids sec, soit en moyenne 42 %; l'Azote en constitue de 8,8 à 10 %, soit 9,64 % de moyenne; l'Hydrogène de 2 à 6,5 % soit en moyenne 5,2 %. La teneur en eau représente de 75 à 90 % du poids frais, avec une moyenne annuelle de 85 %.

Ces valeurs sont moins fiables que les résultats obtenus à partir d'analyses effectuées sur des organismes répartis en espèces et isolés des détritus ou des algues présents dans l'échantillon brut récolté dans le filet.

Il serait souhaitable d'étendre ces déterminations à l'ensemble du zooplancton méditerranéen. Comme le suggèrent des résultats préliminaires concernant une comparaison entre le Golfe de Tarante et la zone de La Spezia, il est permis de penser que les valeurs déterminées ici sont extrapolables à l'ensemble de cette mer encore mal

connue sur le plan de la composition chimique du plancton.

En valeur absolue, la biomasse totale du zooplancton varie à La Spezia de 5,2 à 43,7 mg de matière sèche par mètre cube. La biomasse annuelle moyenne est de 17,2 mg/m^3. Les biomasses totales relevées dans le Golfe de Tarante sont légèrement supérieures aux valeurs déterminées à La Spezia aux mêmes saisons.

L'évolution saisonnière de la biomasse totale est similaire à l'évolution saisonnière décrite pour l'abondance numérique: deux maxima apparaissent au printemps et en automne, les minima se retrouvent au cours des mois d'été et d'hiver.

La littérature fournit peu de renseignements sur la biomasse planctonique en Méditerranée; de plus, la diversité des méthodes rend toute comparaison assez difficile. Par rapport aux données publiées sur le bassin oriental de la Méditerranée, les zones étudiées dans ce travail se situent au niveau des régions les plus pauvres de ce bassin.

Le rôle des différentes espèces dans l'évolution saisonnière de la biomasse du zooplancton a été défini. Seules une douzaine d'entre elles ont une importance significative. Sur la base de la dominance relative maximum qu'elles atteignent à l'une ou l'autre saison, on peut les répartir en trois groupes:

1- Clausocalanus arcuicornis, Centropages typicus et Acartia clausi qui à certaines époques peuvent représenter individuellement près des 60 % de la biomasse totale;
2- Oncaea sp., Oithona helgolandica, Corycaeus clausi et Temora stylifera peuvent en constituer 20 %;
3- Microsetella rosea, Euterpina acutifrons, Ctenocalanus vanus et Calocalanus sp. n'en représentent jamais plus des 5 %.

La biomasse des Nauplii ne représente que quelques pour-cents de l'ensemble.

Parmi les non copépodes, seuls quelques genres, tels Sagitta sp., Polychaetes sp. et Cladocères peuvent constituer une fraction significative du total.

TROISIEME PARTIE:

ETUDE DES RELATIONS TROPHIQUES AU NIVEAU DU ZOOPLANCTON. LEURS VARIATIONS SAISONNIERES.

Les deux premières parties consistaient en une étude descriptive du zooplancton considéré sous le double aspect du nombre et de la biomasse des organismes en fonction des variations saisonnières; cette troisième partie sera consacrée à une étude de la dynamique des relations trophiques entre les différents groupes constituant le zooplancton d'une part, entre le zooplancton et les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs d'autre part. Nous définirons ainsi le rôle du zooplancton dans l'élaboration et la transformation de la matière organique aux premiers échelons de la chaîne alimentaire marine.

GREZE (1970) et PETIPA et AL. (1970) ont abordé ce problème à partir de l'étude de quelques stations situées en Mer Noire et en Mer Ionienne. Ces travaux sont les seules références auxquelles nos résultats pourront être comparés. A notre connaissance, aucune recherche n'a été effectuée dans ce sens en Méditerranée occiden-tale ou dans l'ensemble de la Méditerranée au cours d'un cycle annuel complet.

L'importance écologique de chaque espèce dans le cadre des relations trophiques, sera préalablement déterminée à partir d'une série de critères relatifs à leur abondance, à leur dominance et à leur fréquence considérée en valeur numérique et en valeur pondérale.

On recherchera ensuite les modifications éventuelles qui pourraient survenir au cours des saisons dans les aspects qualitatifs et quantitatifs du réseau alimentaire,considéré au niveau du zooplancton.

La productivité des espèces écologiques importan-tes sera déterminée à partir de recherches expérimentales en laboratoire. Ces résultats expérimentaux permettront d'estimer la production des différents groupes d'organismes constituant la population zooplanctonique naturelle au cours du cycle saisonnier.

Enfin, nous tenterons, à partir d'un modèle simplifié, de définir qualitativement et quantitativement les transformations de la matière organique à travers les premiers niveaux de la chaîne alimentaire marine.

I.ROLE ET IMPORTANCE DES DIFFERENTES ESPECES DANS LA CHAINE ALIMENTAIRE MARINE.

A. Nature des relations trophiques au niveau du plancton.

Les connaissances acquises sur le régime alimen--taire des différents groupes zoologiques du zooplancton et des niveaux trophiques directement supérieurs (voir synthèse dans MARSHALL 1958, TREGOUBOFF et ROSE 1957, NICOL 1960, JORGENSEN 1966 , RAYMONT 1963, PETIPA et AL. 1970) ont permis d'établir schématiquement(FIG. 31) la nature des relations trophiques dans les premiers échelons de la chaîne alimentaire marine.

La nourriture de base des Acanthaires, Radiolaires, Tintinnides et Foraminifères est composée de cellules végétales telles que Coccolithophoridées, Chlorophycées, Myxophycées, Diatomées, Flagellates, etc... La plupart de ces espèces peuvent cependant se dévorer entre elles, leur mode de nutrition n'étant pour la plupart qu' un phénomène relativement passif.

Les Copépodes des zones étudiées sont généralement phytophages. Les rares travaux effectués sur des espèces méditerranéennes (PETIPA 1957, NASSOGNE 1969, GAUDY 1970) montrent qu'ils peuvent employer toute la gamme des algues présentes dans le milieu naturel. Certaines espèces cependant, ont une tendance carnivore qui représente souvent la réponse de l'animal à des conditions de nutrition défavora--bles (PETIPA 1957, GAUDY 1970). Citons parmi ces espèces Acartia clausi, Centropages typicus et Temora stylifera. De plus,la plupart des Copépodes ont une tendance au cannibalisme, tendance accentuée en conditions de nutrition défavorables.

Les Cladocères ont des caractéristiques de nutrition analogues à celles des Copépodes. Le rôle des bactéries, des détritus ou des substances organiques dissoutes dans la nutrition est encore largement discuté à l'heure actuelle (JORGENSEN 1966).

Les Gastéropodes et leurs larves, de même que les Appendiculaires se nourrissent de micro et de nanoplancton. Ils sont principalement phytophages mais peuvent également ingérer des Protistes (Péridiniens, Tintinnides, Radiolaires) ou de jeunes larves

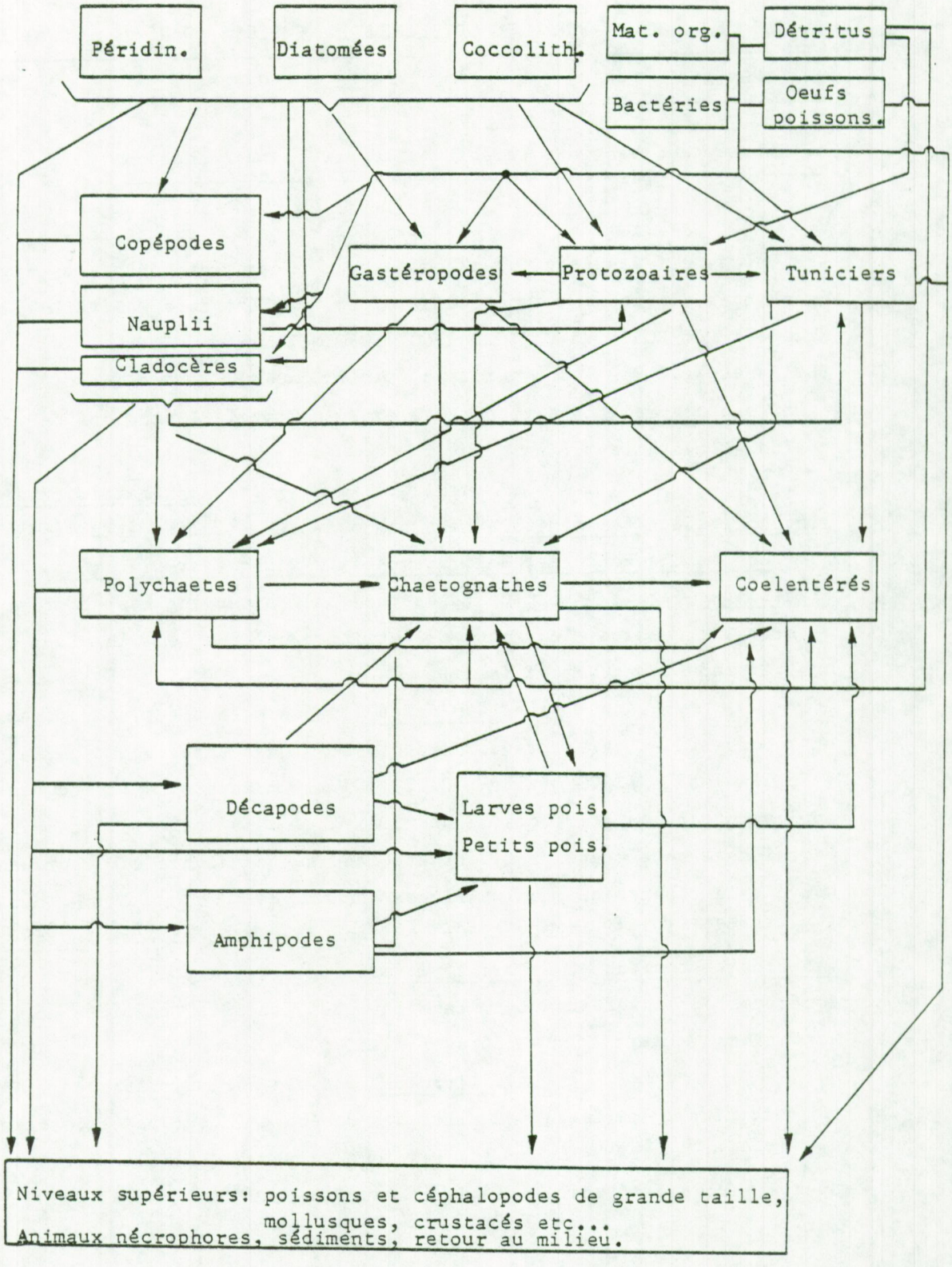


FIG. 31 Relations trophiques aux premiers niveaux de la chaîne alimentaire marine. (Mat.org. = matière organique; pois. = poissons)

de Crustacés (Copépodes et Cladocères).

Nous admettrons que l'ensemble de ces animaux appartient au premier niveau hétérotrophique de la chaîne alimentaire marine; ils n'en constituent cependant pas la totalité: à ce niveau appartiennent également les espèces phytophages qui se rencontrent en dehors du zooplancton.

Les Polychaetes, les Siphonophores et les Chaetognathes peuvent se nourrir de cellules algales à leurs stades juvéniles mais deviennent rapidement carnivores. Ces trois genres peuvent en outre se dévorer mutuellement et ont une tendance au cannibalisme. Leur nourriture s'étend à toute la gamme des petits animaux planctoniques mais consiste également en larves de Poissons et de Crustacés de grande taille , Amphipodes, Euphausiacés, etc...

Ces animaux appartiennent donc principalement au second niveau hétérotrophique et ce sont les seuls planctontes à le constituer dans les zones étudiées ici.

Au second niveau hétérotrophique, appartiennent également des organismes de dimensions plus importantes: Poissons, Méduses, Céphalopodes, etc..., que nous ne considérons pas dans ce travail.

Ne pouvant prendre en considération l'appartenance de certaines espèces à plusieurs niveaux trophiques, le cannibalisme, la sélectivité de chaque espèce dans le choix de sa nourriture, la répartition des organismes dans les divers niveaux trophiques adoptée ici,n'est donc ni complète ni rigoureusement exacte. C'est malheureuse-ment également le cas de toutes les classifications trophiques adoptées dans la littérature. Une solution satisfaisante de ce problème requiert encore de nombreuses recherches principalement dans le domaine quantitatif peu considéré jusqu'à présent en Méditerranée.

B. Importance écologique des espèces sur le plan trophique.

L'importance trophique d'une espèce est tributaire d'un ensemble de critères indissociables que nous discuterons brièvement.

Un premier critère est l'abondance absolue de l'espèce au cours des saisons qui peut être définie soit par le nombre d'individus au mètre cube, soit par la biomasse qu'ils représentent.

La biomasse d'une espèce est le produit du poids individuel moyen et du nombre d'individus présents dans le volume considéré. L'un et l'autre de ces facteurs sont à considérer pour établir l'importance écologique de l'espèce dans les relations trophiques. En effet, des organismes très abondants tels que les Nauplii ou les Foraminifères, bien qu'ayant une biomasse individuelle faible, servent probablement de support alimentaire indispensable à certaines espèces qui en font leur nourriture spécifique. Ils se nourrissent par ailleurs aux dépens de certains organismes dont ils peuvent être les prédateurs spécifiques. Au contraire, des organismes peu nombreux, tels que les Chaetognathes, assureront grâce à leur biomasse individuelle élevée, la transformation de quantités importantes de matière organique.

Les seules valeurs absolues de la biomasse et de la dominance numérique d'une espèce ne suffisent pas à en déterminer l'importance trophique; doit également être considérée la dominance relative, c'est à dire la part que prend cette espèce dans la constitution de l'ensemble du zooplancton. En effet, la part que prend chaque espèce dans l'ensemble des transformations de la matière organique varie en fonction de la constitution globale du zooplancton; cette fraction peut être extrêmement importante sur le plan trophique, grâce à une dominance relative élevée de l'espèce à un moment de l'année qui ne correspond pas nécessairement à son maximum annuel de dominance absolue.

La fréquence suivant laquelle l'espèce prend une part significative dans la constitution du zooplancton est également à prendre en considération.

Enfin, un dernier critère important est représenté par la vitesse de reproduction et de croissance des organismes, qui caractérisent leur aptitude à transformer des quantités importantes de matière organique. Cet aspect ne sera pas considéré ici; nous le traiterons ultérieurement dans le chapitre consacré à l'étude de la durée de recyclage et de la production.

Nous établirons une première classification des espèces constituant le zooplancton de La Spezia à partir de l'analyse simultanée des critères exposés ci-dessus: dominance relative et absolue en nombre et en biomasse, fréquence moyenne dans les relevés.

Le tableau XXVIII indique pour chaque espèce, pour chaque groupe et enfin pour les carnivores et les herbivores les

TAB. XXVIII Abondance et dominance numériques et pondérales, fréquence des différents composants du zooplancton. Tableau récapitulatif.

ORGANISMES.	VALEURS NUMERIQUES.						FREQUENCES.		VALEURS PONDERALES.					
	Abondance org/m^3.		Dominance relative %.		Dominance absolue %.		%.		Abondance µg/m^3.		Dominance relative %		Dominance absolue %.	
	Limites.	$\bar{X}$.	Limites.	$\bar{X}$.	Limites.	$\bar{X}$.	Limites.	$\bar{X}$.	Limites.	$\bar{X}$.	Limites.	$\bar{X}$.	Limites.	$\bar{X}$.
NAUPLII	547 - 15.548	5.103			22 - 77	45,8			82 - 2.332	777			1,15 - 15,05	5,2
COPEPODES	924 - 11.688	3.628			7 - 66	32,6			4.268 - 36.756	13.526			51,68 - 94,16	79,6
Clausocalanus a.	132 4.984	976	6 - 46	24	1 19	7,8	100 - 100	100	381 24.969	4.467	7,6 - 68	33	4,6 57	22,3
Oithona h.	355 4.600	1.237	19 71	33	1,6 20,5	10,8	100 100	100	422 4.000	1.535	3 32,9	11,3	2,6 27,5	9
Oncaea sp.	12 635	215	0,2 26	11,3	0,1 10,8	3,7	10 100	76	35 1.873	635	0,2 21	4,7	0,1 16,5	3,7
Euterpina a.	+ 1.115	221	+ 13	5	+ 3	1,6	10 100	70	+ 187	187	+ 2,4	1,4	0,3 2	1,1
Acartia c.	21 519	53	0,5 34	4,7	0,3 2,8	1,5	20 100	67	129 9.819	1.585	1,3 70,5	11,7	0,9 59,5	9,3
Microsetella r.	0 1.139	309	0 48	10	0 8,5	3,3	0 100	66	0 695	188	0,2 9,8	1,4	0 5,04	1,1
Centropages t.	+ 1.019	249	+ 23	7,5	+ 12,3	2,4	50 100	81	+ 15.000	3.677	+ 69,5	27	3,07 60,8	21,5
Calocalanus v.	+ 313	111	+ 10	3,7	+ 3,5	1,2	70 100	88	+ 345	133	+ 3,6	1	+ 2,53	0,8
Corycaeus c.	+ 141	40	+ 4	1,2	+ 2,1	0,4	40 100	66	+ 1.988	546	+ 10,6	4	+ 9,7	3,2
Ctenocalanus v.	+ 162	40	+ 4	1,3	+ 1,4	0,4	+ 75	41	+ 847	168	+ 3,7	1,2	+ 3,43	0,96
Temora s.	+ 132	18	0 3	0,4	0 1,5	0,13	+ 90	10	0 3.619	426	0 23	3,2	0 15	2,6
ESPECES DIVERSES	282 - 11.816	2.016			8 - 52	18,08			378 - 5.023	2.485			4,4 - 33,6	15,3
Protozoaires:														
Acantharia	+ - 2.410	269	+ - 89	11	+ - 10	1,98	+ - 100	52	+ - 7,91	7,27	+ - 4,4	0,3	+ - 0,23	0,05
Tintinnidés	+ 10.165	893	+ 94	14	+ 45	2,53	+ 100	21	0 315	30,4	0 19,2	1,2	0 1,9	0,18
Foraminifères	+ 670	164	+ 35	18	+ 8,7	3,25	+ 100	72	+ 342	83,5	+ 65,4	3,4	+ 4,8	0,52
Polychaetes	+ 241	35	+ 14	2,9	+ 2,8	0,5	+ 100	34	+ 2.776	394	+ 59,8	15,8	+ 11,5	2,42
Cladocères:														
Evadne s.	+ - 644	71	+ 64	9	+ - 6	1,6	+ - 100	23	0 - 1.827	207	0 - 68	8,3	0 - 22,6	1,27
Gastéropodes:														
Creseis a.	+ - 418	72	+ - 36	7	+ - 5	1,3	+ - 100	35	+ - 2.441	419	0 - 73,5	16,8	0 - 17	2,60
Limacina sp.	+ 165	58	+ 16	5	+ 1,5	0,9	50 100	83	+ 284	101	+ 11,06	4,05	+ 3,43	0,62
Veliger	+ 328	123	+ 38	11	+ 6,3	2	+ 100	65	+ 141	57	+ 12,6	2,3	+ 1,4	0,35
Chaetognathes:														
Sagitta sp.	+ - 61	10	+ - 3,5	0,2	+ - 0,7	0,03	+ - 50	12	+ - 2.192	336	+ - 43,9	13,5	+ - 9,07	2,06
Appendiculaires:														
Oikopleura sp.	18 - 626	164	1,7 - 33	12	0,2 - 3,8	2,17	50 - 100	88	83 - 2.873	755	13 - 77,7	30,3	0,7 - 6,2	4,64
Coelentérés:														
Siphonophores sp.	+ - 80	17	+ - 4	1	+ - 0,5	0,18	+ - 70	40	+ - 344	75	+ - 12	3	+ - 1,3	0,46
Oeufs de poissons	+ - 558	57	+ - 5,2	1	+ - 2,5	0,18	+ - 100	49	+ - 223	23	+ - 13,6	1	+ - 1,35	0,15
TOTAL	2.172 - 26.497	11.148							5.175 - 43.684	17.165				

moyennes annuelles concernant:

1- la dominance numérique absolue et relative exprimée respectivement en nombre d'organismes par mètre cube et en pourcentage du nombre total d'organismes;
2- la dominance pondérale absolue et relative exprimée en mg. de poids sec par mètre cube et en pourcentage de la biomasse totale;
3- la fréquence moyenne annuelle exprimée sous forme de pourcentage des relevés dans lesquels l'espèce apparaît.

Chacune de ces valeurs est accompagnée de ses limites de variations annuelles.

Dans les tableaux XXIX et XXX, les différentes espèces ont été groupées et classées en fonction de leur dominance relative numérique et pondérale.

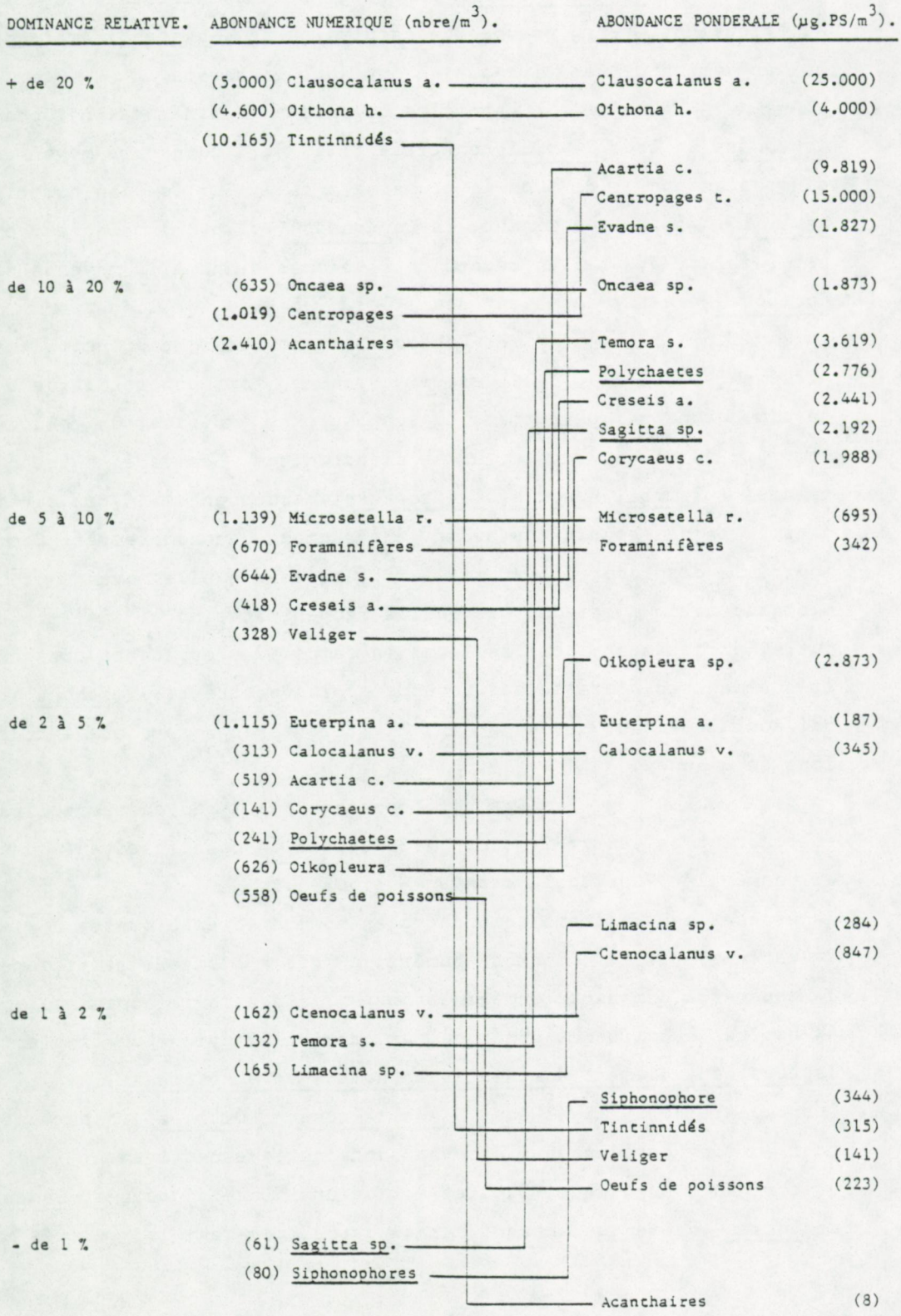
Le tableau XXIX a été établi à partir des moyennes annuelles, il illustre donc l'importance pondérale et numérique de chaque espèce sur la base de la constitution d'ensemble du zooplancton au cours d'un cycle saisonnier. Il ne suffit cependant pas à démontrer le rôle particulier de certaines espèces à des moments de l'année bien définis, ainsi une espèce qui aurait une éclosion importante mais très limitée dans le temps n'y serait représentée que par une très basse moyenne annuelle. C'est pour cette raison que le tableau XXIX a été complété par le tableau XXX, identique mais calculé à partir des maxima relevés pour chaque espèce à l'un ou l'autre moment de l'année.
Le tableau XXIX met en évidence les espèces qui, même peu dominantes, ont une présence assez constante tout au long de l'année, tandis que le tableau XXX n'accorde aucune valeur à la permanence de l'espèce au cours de l'année mais illustre son importance absolue même si cette importance n'est que très limitée dans le temps ou à caractère exceptionnel. Cette situation d'ensemble peut être complétée par l'examen des minima annuels atteints par chaque espèce. On constate que seuls les Nauplii et 5 espèces conservent tout au long du cycle annuel des dominances numériques ou pondérales mesurables. Ces 5 espèces sont Clausocalanus sp., Oithona sp., Oncaea sp. et Acartia clausi pour les Copépodes et Oikopleura sp. pour les non copépodes.

L'examen des moyennes annuelles et de leurs limites de variation fait apparaître une dominance exceptionnelle des phytophages sur les carnivores. Ces derniers (Chaetognathes, Polychaetes et

TAB. XXIX Classification des différentes espèces en fonction de leur dominance relative en nombre et en biomasse. Valeurs annuelles moyennes calculées sur l'ensemble des relevés.

DOMINANCE RELATIVE.	ABONDANCE NUMERIQUE (nbre/m^3).	ABONDANCE PONDERALE ($\mu g.PS/m^3$).
+ de 20 %		Clausocalanus a. (4.467)
		Centropages t. (3.677)
de 10 à 20 %	(1.237) Oithona h.	
de 5 à 10 %	(976) Clausocalanus a.	
		Acartia c. (1.585)
		Oithona h. (1.535)
de 2 à 5 %	(215) Oncaea sp.	Oncaea sp. (635)
	(164) Oikopleura sp.	Oikopleura sp. (755)
	(249) Centropages t.	
	(269) Acantharia sp.	
	(893) Tintinnidés	
	(164) Foraminifères	
	(123) Veliger	
	(309) Microsetella r.	
		Sagitta sp. (336)
		Creseis a. (419)
		Polychaetes (394)
		Temora s. (426)
		Corycaeus c. (546)
de 1 à 2 %	(221) Euterpina a.	Euterpina a. (187)
	(71) Evadne s.	Evadne s. (207)
	(53) Acartia c.	
	(72) Creseis a.	
	(111) Calocalanus v.	
		Microsetella r. (188)
- de 1 %	(40) Ctenocalanus v.	Ctenocalanus v. (168)
	(58) Limacina sp.	Limacina sp. (101)
	(17) Siphonophores	Siphonophores (75)
	(57) Oeufs de poissons.	Oeufs de poissons (23)
	(18) Temora s.	
	(40) Corycaeus c.	
	(35) Polychaetes	
	(10) Sagitta sp.	
		Calocalanus v. (133)
		Acantharia sp. (7)
		Tintinnidés (30)
		Foraminifères (84)
		Veliger (57)

TAB.XXX Classification des différentes espèces du zooplancton en fonction de leur dominance relative en nombre et en biomasse. Valeurs maxima atteintes au cours du cycle annuel.



Siphonophores) considérés séparémment, constituent moins d'1 % du nombre annuel moyen d'organismes par mètre cube et environ 6 % de la biomasse annuelle moyenne. Les Polychaetes et les Chaetognathes peuvent toutefois représenter 10 à 20 % de la biomasse totale à certaines saisons alors que les Siphonophores n'en constituent jamais plus des 2 %. Numériquement, ces 3 groupes de carnivores ne dépassent jamais plus de 5 % en dominance relative quelle que soit la saison.

Parmi les organismes à tendance phytophage, les Copépodes et leur Nauplii constituent les 82 % du nombre moyen annuel du zooplancton et 85 % de la biomasse totale. Sur le plan numérique, les Nauplii (45,8 %) dominent les Copépodes (32,6 %) mais leur biomasse est faible (5,2 %) en regard de la biomasse annuelle moyenne des Copépodes constituant à eux seuls les 79,6 % du total.

Ces Copépodes,se nourrissant principalement des différentes cellules d'algues en suspension, ont un très large éventail de dimensions qui permettent de supposer une exploitation relativement complète du niveau autotrophique planctonique. Les espèces les plus grandes (Temora, Acartia, Centropages) soupçonnées d'être carnivores dans certaines conditions, sont généralement peu nombreuses. Comme le montre la disproportion entre leur biomasse annuelle moyenne et la biomasse maximum saisonnière qu'ils peuvent atteindre, ils semblent en outre, étroitement localisés dans le temps. Ces espèces surpassent fréquemment en biomasse des copépodes plus petits tels Oithona et Oncaea, qui sont cependant présents dans les relevés en nombre élevé tout au long de l'année.

Les différentes espèces peuvent être classées en fonction de leur rôle dans la constitution quantitative (numérique et pondérale) du zooplancton en 4 groupes:

1- espèces généralement dominantes en nombre et en biomasse;
2- espèces à forte dominance numérique mais à biomasse relativement réduite,
3- espèces à dominance numérique réduite mais à forte dominance pondérale;
4- espèces à dominance numérique et pondérale moyenne ou faible.

Espèces généralement dominantes en nombre et en biomasse.

Les plus significatives sont Clausocalanus et Oithona constamment présentes tout au long de l'année et pouvant atteindre respectivement 19 et 20,5 % de dominance numérique, 22,3 et 9 % de dominance pondérale. Centropages et Oncaea ne se rencontrent pas en permanence dans les relevés mais

représentent respectivement 11,3 et 7,5 % du nombre total d'organismes, 3,7 et 21,5 % de la biomasse moyenne annuelle.

Espèces à forte dominance numérique mais à biomasse relativement réduite. Les Nauplii de copépodes sont abondants tout au long de l'année constituant de 22 à 77 % du total numérique mais seulement de 1,15 à 15,05 % de sa biomasse suivant les saisons. Les Vélivers de Gastéropodes, les Tintinnides, les Foraminifères, les Acanthaires et le Copépode Microsetella rosea constituent chacun plus des 2 % du nombre annuel moyen des zooplanctontes mais leur biomasse est inférieure à 1 % de la moyenne générale annuelle.De plus ces organismes n'apparaissent que temporaire--ment dans les relevés, leur fréquence atteint rarement 100 %.

Espèces à dominance numérique réduite mais à forte dominance pondérale. Centropages, Acartia et Temora ont des dominances relatives inférieures à 3 % en valeur numérique et ne se retrouvent dans les relevés qu'à certaines saisons. Leurs biomasses annuelles moyennes représentent respectivement 21,5 , 9,3 et 2,6 % de la biomasse totale annuelle. Creseis, les Polychaetes et les Chaetognathes constituent à peine 1 % du total en nombre avec des fréquences relativement faibles mais près des 3 % en biomasse. Ces espèces de grande taille participent donc aussi activement à la biomasse de l'ensemble que des espèces très abondantes telles que Oncaea et Oithona. En effet, elles peuvent constituer à certaines saisons des pourcentages élevés de la biomasse totale soit près des 60 % pour Acartia et Centropages, près des 15 % pour Temora et Creseis, près des 10 % pour les Polychaetes et les Chaetognathes.

Espèces à dominance numérique et pondérale moyenne ou faible. Euterpina a. et les Cladocères constituent en moyenne 2 % environ du nombre total d'organismes. Leur fréquence dans les relevés est respectivement de 70 et de 23 %; la part qu'ils représentent dans la biomasse annuelle est de l'ordre du %. Cette valeur reste assez constante pour Euterpina au cours des saisons mais peut atteindre les 20 % pour les Cladocères fortement localisés dans le temps. Ctenocalanus , Calocalanus, Limacina, les oeufs de Poissons et les Siphonophores ne représentent,tant en nombre qu'en biomasse, que moins d'1 % de la moyenne annuelle avec des valeurs maxima de quelques %.

Cette classification des espèces en fonction de leur participation à la constitution du zooplancton montre que tant sur le plan numérique que sur le plan pondéral, une quinzaine seulement,

parmi les espèces dénombrées, constitue la presque totalité du zooplancton: ce sont les espèces classées dans les 3 premiers groupes. Quelques espèces classées dans le dernier groupe ont une participation évaluable; la participation des autres espèces présentes dans les listes de détermination (une centaine), prend dans la constitution du zooplancton de La Spezia, une part qui quantitativement ne peut être significative.

C. Modifications saisonnières dans les réseaux alimentaires.

Les échanges trophiques au sein du zooplancton et entre ce zooplancton et les niveaux voisins, se modifient au cours des saisons.

Dans le tableau XXXI, la biomasse saisonnière, exprimée en mg. de poids sec par mètre cube et en % du total, a été reportée pour chaque groupe d'organismes. Une distinction est établie entre organismes à tendance herbivore et organismes à tendance carnivore.

Les carnivores ne représentent au cours de la plupart des saisons que 0 à 3 % de l' ensemble du zooplancton. Seuls décembre et janvier sont caractérisés par une proportion importante de carnivores. Parmi ceux-ci, les Coelentérés ont des biomasses toujours inférieures à 1,5 %; les Polychaetes et les Chaetognathes se partagent donc la constitution de ce second niveau hétérotrophique. Ces animaux de taille relativement importante ne sont jamais très nombreux.
Parmi les organismes à tendance phytophage, les Copépodes dominent tout au long des saisons. Tant en nombre qu'en biomasse, ils imposent à eux seuls l'allure à la courbe saisonnière de fluctuation décrite précédemment. Les Cladocères, groupe très voisin par sa morphologie et sa biologie, n'apparaissent que durant le mois de juin. Les Appendiculaires constituent, après les Copépodes, le groupe le plus régulier; ils ne peuvent toutefois constituer que 7 % au plus de la biomasse totale. Les Protozoaires, bien que généralement présents, ont plus d'importance sur le plan numérique que sur le plan pondéral où leur participation n'est significative qu'au cours des mois de décembre à mars. Enfin, les Gastéropodes, organismes de taille moyenne, participent en permanence à la constitution tant numérique que pondérale du zooplancton. Leur biomasse culmine au cours des mois de juin à janvier, en dehors de la

TAB. XXXI Variations saisonnières de la biomasse des différents composants trophiques du zooplancton. (Abondance exprimée en $\mu g/m^3$ et dominance relative en %.)

		1968.							1969.				
		FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	MOYENNES.
Nauplii	µg.	473	1.905	2.332	1.243	144	457	280	268	1.378	351	82	777
	%.	9	4,4	8,3	15	1,8	3,2	1,2	2,9	8,4	1,4	1,3	5,2
Copépodes	µg.	4.324	36.756	24.248	4.268	7.055	9.968	15.75o	7.472	13.490	23.235	6.007	13.526
	%.	84	84	86,5	52	88	70	65,2	79	82	94	92	80
Cladocères	µg.	-	-	139	1.867	-	64	-	-	-	-	209	207
	%.	-	-	0,5	23	-	0,5	-	-	-	-	3,2	1,3
Protozoaires	µg.	247	350	92	-	14	73	93	1.117	334	17	10	121
	%.	5	0,8	0,3	-	0,2	0,5	1,1	12	2	0,1	0,2	5
Gastéropodes	µg.	488	603	218	315	658	2.520	1.436	259	67	220	64	577
	%.	1	1,2	0,8	4	8,2	18	6	2,7	0,4	0,9	1	3,6
Appendiculaires	µg.	83	2.873	202	358	156	780	1.523	317	1.019	845	151	755
	%.	1,6	7	0,7	4,4	2	5,5	6,3	3,4	6,2	3,4	2,3	4,7
Oeufs poissons	µg.	-	-	-	-	-	-	6	-	-	5	-	23
	%.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+
TOTAL HERBIVORES	µg.	5.615	42.487	27.231	8.051	8.027	13.862	19.088	9.433	16.288	24.673	6.523	15.986
	%	100	97	97	97,5	99,5	97	79,5	89	100	100	100	95
Polychaètes	µg.	-	92	-	207	-	242	2.776	1.013	-	-	-	394
	%.	-	0,2	-	2,5	-	1,7	11	11	-	-	-	2,4
Chaetognathes	µg.	-	862	646	-	-	-	2.192	-	-	-	-	336
	%.	-	2	2,3	-	-	-	9,1	-	-	-	-	2,1
Coélentérés	µg.	-	344	176	-	30	181	95	-	-	-	-	75
	%.	-	0,8	0,6	-	0,4	1,3	0,4	-	-	-	-	0,5
TOTAL CARNIVORES	µg.	-	1.298	822	207	30	423	5.063	1.013	-	-	-	805
	%.	-	3	3	2,5	0,5	3	20,5	11	-	-	-	5
TOTAL GENERAL		5.615	43.785	28.053	8.258	8.057	14.285	24.151	10.446	16.288	24.673	6.523	16.791

grande efflorescence des Copépodes.

Si l'on pousse plus en détail cette analyse en la réalisant au niveau des espèces, on peut obtenir une vue relativement précise des fluctuations saisonnières dans la composition numérique et pondérale du zooplancton de La Spezia et par là des modifications éventuelles qui apparaîtraient au niveau des échanges trophiques. On prendra comme point de départ les mois d'été, correspondant aux populations les plus pauvres (TAB. VIII et XII).

En juin, le zooplancton présente une physionomie de nanisme, dûe sur le plan numérique à une abondance de Nauplii (76 %), de Cladocères, de Microsetella r. (6 %) et d'Oithona sp. (4 %), coïncidant avec une pauvreté des formes moyennes ou de grandes tailles telles que Centropages t., Acartia c., Clausocalanus a. Ce sont cependant ces formes qui contribuent à plus de la moitié de la biomasse. Centropages t. seul, en constitue les 24 %, Acartia c. et Clausocalanus a. 6 % chacun , contre 15 % pour les Nauplii, 10,3 % pour Oithona sp. et 5 % pour Microsetella r. Certaines espèces, dont le nombre n'atteint pas 1 % du total constituent toutefois une part significativement plus élevée de la biomasse: citons Corycaeus c. (9 %) , Oikoleura sp. (4,5 %), Limacina sp. (3,4 %). Les Polychaetes , très peu nombreux, représentent 2,5 % de la biomasse totale; ce sont les seuls carnivores auxquels pourraient s'ajouter des formes carnivores accidentelles telles que Centropages t. (24 %) et Acartia c. (4 %).

Cet aspect se modifie très peu de juin à octobre: Centropages t. affirme sa dominance atteignant 64 % de la biomasse totale, les Cladocères, Oikoleura sp., Limacina sp. et les Polychaetes disparaissent. Creseis a. constitue en juillet près des 7 % de la biomasse totale.

La biomasse totale reste relativement constante bien que le nombre d'organismes par mètre cube diminue de presque 5 fois par le jeu de la réduction du nombre des Nauplii.

La pauvreté en Algues, la diminution du nombre de Nauplii et de Copépodes, conjointement à un accroissement de Centropages t. laisseraient supposer une possibilité de nutrition carnivore de ce dernier.

En Octobre, la physionomie du zooplancton se modifie sensiblement: la biomasse totale a presque doublé (14,4 mg poids sec par m^3) alors que le nombre d'organismes par mètre cube a

quadruplé. On assiste à une dominance des formes de taille moyenne, telles Clausocalanus a. et Oithona sp. qui constituent respectivement 16,5 et 14,2 % du nombre total soit 30 et 10,7 % de la biomasse totale. Les formes les plus grandes telles que Temora s. et Centropages t. ont augmenté en nombre et en biomasse mais ne constituent toutefois que moins d'1 % de la population totale et de 7 à 8 % de la biomasse. Plusieurs espèces participent pour quelques pour-cents dans la constitution du nombre total d'organismes (Oncaea sp., Creseis a., Oikopleura sp., Foraminifères, Acanthaires) ou de la biomasse totale (Creseis a., Oikopleura sp., Microsetella r., Calocalanus v., Clausocalanus a., Siphonophores, etc...). Parmi les carnivores, les Polychaetes seuls constituent 1,7 % de la biomasse. Ce plancton d'automne présente un aspect nettement plus diversifié que celui d'été non seulement par le plus grand nombre d'espèces qui le constituent mais aussi par un meilleur étalement de la taille de ses organismes. Il coïncide avec la seconde efflorescence phytoplanctonique.

En décembre, le nombre total d'organismes reste stationnaire par rapport à octobre mais la biomasse totale passe de 14,4 à 24,2 mg de poids sec/m^3. Cet accroissement est dû en grande partie à une augmentation du nombre des gros copépodes tels Temora s., Corycaeus c. et Acartia c. mais surtout à la poussée des Polychaetes et des Chaetognathes constituant respectivement 11,5 et 9,07 % de la biomasse totale. Cette apparition des carnivores est à mettre en parallèle avec le fait que la poussée phytoplanctonique de l'automne n'a pas accru proportionnellement le nombre des Copépodes phytophages; ces derniers ayant probablement subi une prédation soutenue de la part des carnivores qui ont également à leur disposition des organismes tels que Creseis a. ou Oikopleura sp., dont le plancton est assez riche depuis octobre.

En janvier la biomasse totale diminue, le nombre d'organismes est réduit de moitié. Le nombre de Nauplii reste inchangé, le nombre de Copépodes diminue dans la proportion du total mais la biomasse des espèces non copépodes est réduite de 80 %, grâce à la disparition totale des Chaetognathes, de Sagitta sp. et de Creseis a. Les Polychaetes, bien que fortement réduits, représentent encore 10 % de la biomasse totale. L'apport de la production primaire au cours de cette saison hivernale est réduit et on assiste à une régression des

phytophages parallèle à une diminution des carnivores. Temora s., susceptible de se nourrir d'autres copépodes, à lui aussi disparu des relevés. Acartia c. par contre a progressé en biomasse depuis décembre .

Cet appauvrissement se poursuit en février, mois au cours duquel apparaissent, tant en nombre qu'en biomasse, les minima de l'année.On y retrouve à peine 50 % des valeurs constatées en janvier. Les carnivores sont absents des relevés; les Foraminifères sont les seuls à s'être accrus (4,77 % de la biomasse), le plancton est pauvre en nombre d'espèces parmi lesquelles les Nauplii, Clausocalanus a. et Oithona sp.dominent formant ensemble 92 % du nombre total d'organismes et près des 65 % de la biomasse. Acartia c., Centropages t., Corycaeus c., Oncaea sp. et Oikopleura sp., quoique constituant moins d'1 % du nombre total, forment cependant une part significative de la biomasse (de 2 à 8,5 %), grâce à leur poids individuel relativement important par rapport à celui des formes dominantes en nombre.

Au cours du mois de mars apparaît la floraison printanière du phytoplancton qui amorce l'éclosion de la plupart des espèces de copépodes, éclosion qui se poursuivra tout au long du mois d'avril pour diminuer jusqu'en juin. Clausocalanus a. ou Centropages t. dominent avec Oithona sp., Corucaeus c., Acartia c., Calocalanus v., Ctenocalanus v. et Euterpina a.qui atteignent généralement leur maximum annuel au cours de ces mois. L'éclosion de ces copépodes herbivores est accompagnée de celle d'autres espèces phytophages telles Oikopleura sp., Tintinnides, Sagitta sp., Acanthaires, etc... On observe au cours de ces mois une augmentation appréciable du nombre des carnivores, Polychaetes, Chaetognathes et Siphonophores, qui cependant ne semble pas caractéristique de cette saison puisqu'elle ne se répète pas en 1969.

Ces observations permettent de scinder le cycle annuel en 4 grandes périodes, groupées deux à deux. Deux périodes de pauvreté: de mai à juin et de fin décembre à février; deux périodes de richesse : d'octobre à décembre et de mars à mai.

Au cours de chacunes de ces périodes les relations trophiques s'effectuent à travers un réseau d'organismes caractéristiques; ces 4 réseaux sont illustrés dans le figure 32, la biomasse de chaque espèce y étant représentée à l'échelle.

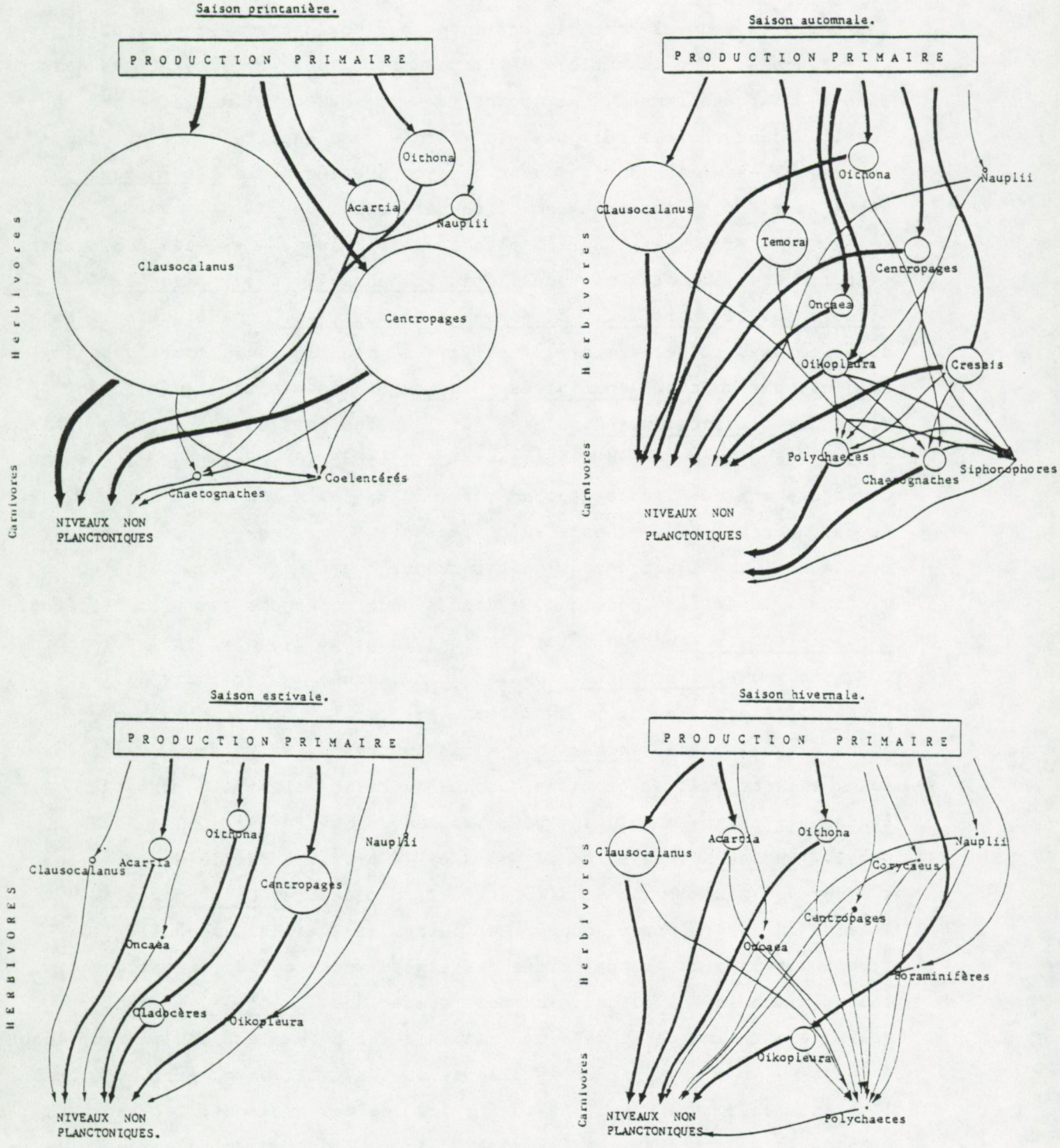


FIG. 32 Modifications saisonnières des réseaux alimentaires au niveau planctonique de la chaîne alimentaire marine. L'abondance de chaque espèce (en mg de poids sec/m^3) est représentée à la même échelle pour les 4 saisons.

Périodes pauvres.

Les périodes pauvres sont caractérisées par une biomasse zooplanctonique inférieure à 10 mg de matière sèche par mètre cube et, suivant les mesures effectuées précédemment, par moins de 4 mg. de C et 1 mg. de N par mètre cube. Au cours de ces périodes, les carnivores n'apparaissent pas dans les relevés sauf en janvier où on observe une rémanence des Polychaetes, ayant atteint leur maximum annuel en décembre.

Sur le plan de la biomasse, 4 espèces dominantes sont communes aux deux périodes: Clausocalanus a., Centropages t., Oithona sp. et Acartia c. Oithona sp.et Acartia c. ont l'une et l'autre des biomasses et des dominances relatives identiques au cours des deux saisons; par contre, Centropages t. a une biomasse plus élevée en été alors que Clausocalanus a. domine au cours des mois d'hiver. Il est assez curieux de constater que la biomasse et l'importance relative de ces 2 espèces ont des ordres de grandeur comparables si on les condidère lors de leur période de dominance ou de récession. Ces deux espèces semblent se remplacer l'une l'autre tout en maintenant constante la somme de leur biomasse. La taille individuelle de ces deux copépodes est très différente: Clausocalanus a.,avec un poids sec individuel de 2,8 µg, est 2 fois moins volumineux que Centropages t.pesant en moyenne 6 µg par individu. Cette différence de taille se répercutera sur la constitution numérique, moins élevée en été. Oncaea sp., moins important, se retrouve également aux 2 saisons avec sa biomasse absolue où relative assez comparable . Evadne s.atteint en juin une biomasse pouvant représenter jusqu'à 20 % du total. Oncaea sp. conserve au cours de la première partie de la saison d'hiver son maximum annuel déjà atteint en décembre; Centropages t. y atteint lui son minimum annuel. Les autres espèces de Copépodes, les Nauplii et la plus grande partie des espèces non copépodes atteignent leur minimum annuel au cours de mois d'été; seul Evadne s. , dont la présence est limitée au mois de juin, atteint évidemment son maximum annuel.

Sur le plan de la constitution numérique, 4 groupes d'organismes dominent à l'une ou l'autre des deux saisons: Les Nauplii, Oithona sp., Oncaea sp. et Clausocalanus a. Alors qu'en valeur absolue le nombre d'organismes par mètre cube est légèrement plus faible en été qu'en hiver, en valeur relative chaque groupe se retrouve à ces deux saisons dans des proportions similaires. Une différenciation assez nette apparaît cependant dans la physionomie du zooplancton de l'été dûe à la

présence de Centropages t., d'Evadne s. et de Microsetella r., qui en hiver sont remplacés par les Véligers de Gastéropodes et les Foraminifères de tailles plus petites.

Le zooplancton hivernal a donc un caractère de nanisme plus marqué que le zooplancton d'été.

Périodes riches.

Intercalées entre deux périodes pauvres, apparaissent deux saisons de richesse planctonique. Le zooplancton s'accroît parallèlement à l'accroissement du phytoplancton. La biomasse zooplanctonique est supérieure à 13 mg de poids sec/m^3 (5,2 mg de C et 1,4 mg de N par m^3); elle atteint des valeurs de 43,6 mg de poids sec/m^3 (17,44 mg de C et 4,4 mg de N par m^3). Au cours de ces périodes d'abondance, les espèces carnivores prennent généralement une part importante à la constitution du zooplancton, pouvant atteindre 20 % de la biomasse totale. Sur la plan de la biomasse, 3 espèces dominent: Clausocalanus a., Centropages t. et Oithona sp. Clausocalanus a. semble prendre le pas sur Centropages t. en automne, l'inverse se produit au printemps. La dominance relative d'Oithona sp. paraît mieux marquée au printemps qu'en automne. Creseis a. et Oncaea sp. prennent une part significative à la constitution pondérale du zooplancton d'automne; Acartia c. domine, pouvant constituer les 59 % de la biomasse totale. Microsetella r., Corycaeus c., Ctenocalanus v. et Calocalanus v. se rencontrent en faible proportion à l'une ou l'autre des deux saisons. En valeur absolue, la biomasse de la plupart des espèces est beaucoup plus élevée au printemps qu'en automne. Ces espèces atteignent généralement leur maximum annuel en mars - avril. Les carnivores caractérisent le zooplancton d'automne; en valeur absolue et en valeur relative, leur biomasse y est très élevée, représentant un maximum annuel deux fois plus élevé que les valeurs déterminées au printemps.

Sur le plan de la composition numérique, le zooplancton d'automne et de printemps est dominé par 3 espèces: les Nauplii, Clausocalanus a. et Oithona sp. Oncaea sp. et Oikopleura sp., en valeur relative, sont plus abondants dans le plancton d'automne, Centropages t. et les Protozoaires atteignent généralenent des valeurs plus élevées au printemps. Ces deux saisons ont par contre en commun, une richesse spécifique nettement supérieure au plancton d'été ou d'hiver, richesse plus accentuée encore au cours des mois de mars et d'avril.

Au terme de cette analyse, il apparaît que l'élaboration et la transformation de la matière organique au niveau du zooplancton, soient tributaires d'une douzaine d'espèces seulement, parmi lesquelles dominent largement les herbivores constitués à plus de 85 % en nombre et en biomasse par des Copépodes.

Chaque saison est caractérisée par un réseau alimentaire particulier dans lequel seules quelques espèces, prennent une place prépondérante. Clausocalanus a., Centropages t., et Oithona sp. constituent tout au long de l'année une part importante de la biomasse. Avec ces 3 espèces " permanentes " s'ajoutent Acartia c. au cours des mois d'hiver, de printemps et d'été, Oncaea sp. et Creseis sp. en automne.

Sur le plan de la constitution numérique, les Nauplii de Copépodes, Oithona sp. et Clausocalanus a. dominent tout au long de l'année. En plus de ces 3 espèces, on retrouve Oncaea sp. au cours de l'été , de l'hiver et de l'automne; les Protozoaires au printemps. Les carnivores (Polychaetes, Chaetognathes et Siphonophores) ne semblent prendre une importance relative qu'au cours des mois hivernaux.

Il est intéressant de noter que la liste des espèces proposée ici comporte la plupart des espèces qui ont été considérées comme numériquement importantes par les différents auteurs ayant étudié le zooplancton d'autres régions méditerranéennes. Il est donc probable que dans l'ensemble de la Méditerranée, ces mêmes espèces assurent la plus grande part dans la transformation de la matière élaborée au premier niveau trophique.

II. LA PRODUCTION DU ZOOPLANCTON.

A. Définitions et méthodes.

L'importance d'un groupe d'organismes, dans le cadre des échanges trophiques, ne réside pas uniquement dans l'abondance numérique ou la biomasse qu'il représente, mais également dans son aptitude à synthétiser la matière organique. Cette aptitude peut être exprimée par deux concepts assez proches: la production et la productivité.

La production, définie comme quantité de matière synthétisée par unité de temps, est proportionnelle à la biomasse de la

population et inversément proportionnelle au temps que requiert cette population pour reconstituer sa propre biomasse (turn - over time ou durée de recyclage).

La productivité est la capacité de production de matière organique par unité de biomasse dans l'unité de temps; inversément proportionnelle au turn - over time de la population, elle est indépendante de la biomasse présente . On peut l'exprimer soit en pourcentage de cette biomasse, soit par le simple rapport Production/Biomasse, employé par les auteurs russes, ce qui permet une comparaison aisée entre espèces, zones ou saisons diverses.

Le turn - over time d'une population dépend d'un certain nombre de paramètres internes ou externes à l'organisme. Parmi ces facteurs, les plus importants sont le temps de génération, le taux de reproduction et de mortalité et le taux de croissance; ces facteurs sont sous la dépendance de l'ensemble des facteurs du milieu tels que température, présence de prédateurs, valeur qualitative et quantitative de la nourriture à disposition, ces facteurs fluctuant en permanence dans le temps et dans l'espace.

La productivité (ou la production) est donc la résultante de l'action complexe de l'ensemble des facteurs du milieu sur le métabolisme et la physiologie de l'animal.

Les recherches expérimentales effectuées jusqu'à présent sont peu nombreuses et n'intéressent généralement que des espèces isolées, rarement l'ensemble d'une population naturelle.

Les méthodes qui ont été appliquées varient d'un auteur à l'autre, aucune d'elles ne s'étant avérée complètement satisfaisante. On peut distinguer deux voies d'approche importante:

1) l'étude directe d'une population naturelle,
2) l'étude de la production potentielle individuelle des organismes.

Etude directe d'une population naturelle.

Un premier groupe de méthodes est directement ou indirectement axé sur la connaissance de la dynamique des populations en milieu naturel. Ces méthodes se rapprochent des méthodes généralement utilisées pour l'étude des populations animales en milieu terrestre. Elles requièrent l'analyse de la population à des intervalles de temps très courts, effectuée régulièrement durant une période relativement longue.

Les paramètres mesurés sont multiples: taux de reproduction (EDMONSON et AL. 1962), accroissement en nombre ou en biomasse des stades juvéniles (YABLONSKAYA 1961), durée de recyclage. Ce facteur est estimé soit par les apports et les disparitions journalières dans l'ensemble de la population (EDMONSON 1960), soit par la comparaison entre la dimension théorique de la population, calculée à partir du taux de natalité, et la dimension réelle observée (HALL 1964). MARSHALL (1962), HEINLE (1969) déterminent, à partir de l'observation en milieu naturel, le taux de survie ou de mortalité leur permettant de définir le taux d'accroissement intrinsèque ou le turn - over time de la population.

Ces méthodes présentent l'intéret de considérer dans leur ensemble tous les facteurs physiologiques ou écologiques qui influencent la productivité. Elles postulent toutefois la possibilité d'échantillonner en permanence la même population naturelle au cours d'un laps de temps assez long. Leur application n'est donc possible que dans les zones où la distribution des organismes est homogène, à l'abri de tout transport vertical ou horizontal. Ce postulat ne peut être accepté en zone de mer ouverte et principalement dans le domaine néritique dont il est question dans le présent travail. En effet, comme le démontre l'étude de la distribution quantitative du zooplancton (première partie) et une étude de microdistribution en cours de réalisation (NASSOGNE et VAN DER EYK résultats non publiés), la variabilité dans la répartition spatiale dépasse en amplitude les variations journalières que l'on devrait déterminer.

Production potentielle individuelle des organismes.

Un second groupe de méthodes consiste à déterminer la production ou la productivité à partir de l'accroissement potentiel journalier de chacun des organismes constituant la population naturelle dénombrée numériquement et pondéralement (GREZE 1970, YABLONSKAYA 1962, HILLBRICHT 1967, SHUSKINA 1968, GREZE et BALDINA 1964, GAUDY 1970, PETIPA 1966 a - b, PETIPA, PAVLOVA et MIRONOV 1970).

L'augmentation de poids par unité de temps, ou taux de croissance pondérale est déterminé de différentes façons. Le temps de génération ou la durée d'intermue,dans le cas des Copépodes notamment, est déduit le plus souvent d'observations en milieu naturel, sauf dans le cas de rares espèces cultivables en laboratoire. Le poids de chaque stade de développement, de chaque classe d' âge, est généralement calculé

à partir de mesures volumétriques. Une courbe de croissance en poids est établie pour chaque espèce en fonction du temps de génération ou des différents stades de développement et permet de calculer l'accroissement journalier de chaque individu constituant la population. Ces accroissements journaliers en poids ont été estimés par SHUSKINA(1968) à partir de mesures de respiration sur les animaux prélevés en milieu naturel. PETIPA et AL. (1970) estiment la production à partir des rations journalières prélevées dans le milieu et d'une estimation de l'efficience de la nutrition.

La productivité ou la production potentielle de la population totale est aisément calculable en multipliant les accroissements journaliers individuels par le nombre d'individus d'une classe puis en faisant la somme des résultats obtenus pour l'ensemble des classes.

Ces méthodes, axées sur l'estimation de la productivité individuelle, ne présentent pas le désavantage de devoir suivre dans le temps une population dans le milieu naturel. Elles ne fournissent cependant qu'une valeur potentielle qui est probablement une surestimation de la production réelle; en effet, ne sont pas pris en considération des paramètres tels que prédation, mortalité naturelle, variations dans les conditions du milieu,qui peuvent modifier le taux de production journalière. Cette valeur " potentielle ", établie pour chacun des niveaux trophiques suffit cependant à établir avec une approximation suffisante les interactions quantitatives entre ces différents niveaux qui nous intéressent ici. Nous avons donc opté pour une méthode similaire, nous avons cherché à éviter l'erreur inhérente à l'estimation des taux de croissance journalière par l'intermédiaire d'observations en milieu naturel et d'approximations dans la mesure des poids.

Des techniques originales ont permis de cultiver en laboratoire, au cours de nombreuses générations successives, les Copépodes les plus représentatifs. Les temps de développement et les accroissements de poids ont donc pu être mesurés sur des organismes isolés ou sur l'ensemble d'une population bien individualisée , maintenue en conditions constantes.

B. Détermination des durées de recyclage (turn - over time) et de la productivité potentielle en laboratoire.

Culture des Copépodes.

Malgré de nombreux essais au cours des cinquante dernières années, les tentatives d'obtenir en laboratoire, dans des conditions favorables de croissance et de reproduction, des cultures d'organismes zooplanctoniques,se sont très souvent soldées par un échec. Parmi les Copépodes notamment, seules quelques espèces ont pu être obtenues:

Calanus hyperboreus et Calanus nasutus, CONOVER 1962, MULLIN et BROOKS 1967
Acartia clausi et Acartia tonsa, CORKETT et URRY 1968, ZILLIOUX et WILSON 1964, JACOBS 1961.
Eurytemora affinis et Acartia tonsa, HEINLE 1969, 1970
Tigriopus sp., FRASER 1936, PROVASOLI et AL. 1959, GILAT 1967.
Euterpina acutifrons, BERNARD 1961, NEUNES et PONGOLINI 1965.

Il s'agit généralement d'espèces étrangères à la Méditerranée, survivant au cours d'un petit nombre de générations. Une série de recherches a mis en évidence l'influence de la quantité et de la qualité de la nourriture sur les taux d'ingestion, de filtration, sur la reproduction et sur le développement d'un copépode (NASSOGNE 1969 a, b).

Ces expériences ont démontré que les différents stades se nourrissent d'algues de dimensions diverses; lorsqu'on augmente la concentration en nourriture dans la solution, la quantité d'algues ingérées par animal en 24 heures, ainsi que la production d'oeufs, augmentent pour atteindre un plateau à des concentrations proches des concentrations maxima en milieu naturel.

Il apparaît de plus, qu'à concentration égale, diverses algues déterminent différents taux d'ingestion, de filtration et de production d'oeufs. Une solution de plusieurs algues favorise une production d'oeufs plus élevée que chaque algue séparément. Sur la base de ces observations, une méthode originale de culture a été mise au point: une grande variété d'algues est mise à disposition de l'animal et leur concentration dans la solution de culture est voisine ou légèrement supérieure aux concentrations maxima relevées en milieu naturel.
Les cultures sont aérées en permanence et maintenues à 18°C, température

printanière représentant une moyenne raisonnable entre les extrèmes annuels. Tous les matériaux employés (bouchons, tubes, verreries, etc...) ont été testés pour leur toxicité (BERNHARD et AL. 1966, 1969).

Ces conditions permettent d'obtenir des populations de copépodes dont la concentration est près de 1.000 fois supérieure aux concentrations maxima relevées en milieu naturel (NASSOGNE in BERNHARD 1968).

Les copépodes sont probablement élevés dans des conditions optimales par rapport au milieu naturel; il apparaît cependant que si la nature ou la concentration de la nourriture qui leur est offerte ont une influence sur le taux de reproduction, elles ne semblent influencer ni la durée du cycle de développement, ni les dimensions des animaux aux différents stades d'évolution.

Comme le suggère HALL (1964) l'effet de la température doit être prépondérant à l'effet de la nourriture , si l'on envisage uniquement le taux de croissance des individus et non la dynamique de la population. Les durées de développement, déterminées à partir de ces cultures pourront être corrigées ultérieurement en fonction des températures observées en milieu naturel (Mc LAREN 1963, 1965, HEINLE 1969).

Turn - over time et productivité en laboratoire.

Le temps de génération, c'est à dire le temps écoulé entre l'apparition de deux maxima de poussée nauplienne, a été déterminé par des observations effectuées sur des cultures de masses (TAB. XXXII). Pour chaque espèce, des variations ont été observées d'une génération à l'autre;elles peuvent s'expliquer par le fait qu'il est malaisé de déterminer avec exactitude le moment précis correspondant au maximum réel. Une similitude apparaît entre les différentes espèces: le temps de génération, généralement supérieur à 15 jours, ne dépasse jamais un mois.

Le temps de développement, temps nécessaire pour que l'oeuf se développe en un copépode adulte, a pu être mesuré avec plus de précision à partir de cultures débutées par des oeufs ou des nauplii.

Pour chaque espèce la durée du développement nauplien, du développement copépodique et le temps requis pour passer de l'oeuf à l'adulte ont été déterminés. Ces différentes valeurs sont reprises dans le tableau XXXIII affectées de leurs limites de variation.

TAB. XXXII Temps de génération et de développement (en jours) de différentes espèces de Copépodes déterminés à partir des cultures de masse au laboratoire.

	TEMPS DE GENERATION.		OEUF-NAUPLII 6.		COPEPODITE 1-ADULTE.	
	$\bar{X}$	LIMITES.	$\bar{X}$	LIMITES.	$\bar{X}$	LIMITES.
Euterpina a.	28	25 - 32	8	6 - 15	9	6 - 20
Temora s.	56	44 68	7	6 8	15	13 17
Tigriopus b.	32	24 40	7	6 8	9	8 10
Acartia c.	30	22 37	8	6 12	13	12 16
Ctenocalanus v.	31	30 32	12	8 15	13	10 16
Oithona h.	20	14 28				
Centropages t.	38	29 44	8	6 10	12	8 14
Clausocalanus a.	32	25 40	8	6 9	13	9 17

TAB. XXXIII Temps de développement (en jours) de différentes espèces de Copépodes déterminés au laboratoire à partir d'observations effectuées sur des organismes isolés.

	OEUF-COPEPODITE 1.		COPEPODITE 1-ADULTE.		OEUF-ADULTE.	
	$\bar{X}$	LIMITES	$\bar{X}$	LIMITES	$\bar{X}$	LIMITES
Euterpina a.	8	6 - 15	9	6 - 20	17	12 - 35
Temora s.	9	7 12	12	9 15	21	17 26
Tigriopus b.	7	6 13	9	7 13	26	14 24
Acartia c.	10	8 15	12	9 14	22	17 28
Ctenocalanus v.	9	7 15	11	8 14	20	16 26
Oithona h.	8	6 12	10	7 13	18	14 23
Centropages t.	8	6 15	11	6 14	19	13 26
Clausocalanus a.	7	6 9	12	8 15	19	12 25

Afin de déterminer la durée des intermues, des oeufs,ou des nauplii stade 1,ont été isolés et observés à des temps rapprochés. Deux difficultés techniques se sont présentées: 1) il n'est pas toujours possible de déterminer in vivo le stade auquel appartient l'organisme examiné et 2) le taux de mortalité des stades juvéniles isolés dans des récipients de petites dimensions est élevé. Nous ne disposons donc pas de séries complètes concernant la durée de l'ensemble des intermues d'une même espèce. Les résultats obtenus ne permettent pas de penser qu'il y ait,pour une même espèce, une variation dans ces durées au cours des différents stades. Le temps moyen d'intermue pour les stades naupliens ou copépodites, obtenu en divisant la durée totale de l'ensemble des stades par le nombre de stades, est en parfaite concordance avec les valeurs obtenues par observation directe (TAB. XXXIV).

Pour chaque espèce, ont été déterminées les longueurs moyennes de chacun de ses stades de développement à partir d'échantillons prélevés en milieu naturel. Les poids secs moyens correspondants ont été calculés à partir des formules de corrélation taille - poids établies précédemment. Pour les copépodites, la formule de corrélation caractéristique de l'espèce a été employée; pour les nauplii on ne disposait que d'une formule générale pour l'ensemble des espèces (TAB. XXXV).

Le poids sec moyen des différents stades naupliens peut donc être affecté d'une erreur, en valeur absolue; cette erreur est négligeable lorsque l'on compare deux stades voisins dans le but de déterminer l'accroissement en poids survenu au cours de la transformation. Elle peut cependant expliquer les écarts, parfois élevés, entre le dernier stade nauplii et le premier stade copépodite, qui, pour ce motif, n'ont pas été employés dans la détermination du taux de croissance.

Si on reporte le poids sec moyen des différents stades de chaque espèce sur un graphique semilogarithmique en fonction du temps, on obtient une relation linéaire; le taux de gain en poids pour l'ensemble des espèces considérées est donc une fonction exponentielle, comme l'avait démontré HEINLE (1966) pour Acartia tonsa.

Le rapport entre le poids d'un stade quelconque n et le poids du stade précédent(n-1) peut s'exprimer par l'équation:

$$\text{Poids } n = \text{Poids } (n-1)\, e^{kt}$$

où k est le taux instantané de gain en poids et t la durée d'intermue;

TAB. XXXIV Durée d'intermue (en jours) déterminée pour les stades Naupliens, Copépodites et pour l'ensemble des stades de développement de différentes espèces de Copépodes en culture. ($\bar{X}$ = moyenne, m = minimum, M = maximum)

	NAUPLII.			COPEPODITES.			ENSEMBLE DES STADES.		
	$\bar{X}$.	m.	M.	$\bar{X}$.	m.	M.	$\bar{X}$.	m.	M.
Euterpina a.	1,33	1	2,41	1,5	1	3,33	1,41	1	2,91
Temora s.	1,5	1,16	2	2	1,5	2,5	1,75	1,41	2,16
Tigriopus b.	1,16	1	2,16	1,5	1,16	2,16	2,16	1,16	2
Acartia c.	1,66	1,33	2,50	2	1,5	2,33	1,83	1,41	2,33
Ctenocalanus v.	1,5	1,16	2,50	1,83	1,33	2,33	1,66	1,33	2,16
Oithona h.	1,33	1	2	1,66	1,16	2,16	1,5	1,16	1,91
Centropages t.	1,33	1	2,50	1,83	1	2,33	1,58	1,08	2,16
Clausocalanus a.	1,16	1	1,5	2	1,33	2,50	1,58	1	2,08

TAB. XXXV Longueurs et poids secs moyens des différents stades de développement des Copépodes les plus importants. Valeurs du turn - over time de la matière organique (en jours) et de la production potentielle journalière en % de la biomasse.

NAUPLII.

Stades	I	II	III	IV	V	VI
Clausocalanus arcuicornis.						
Longueur µ	75	97	143	172	182	190
Poids sec µg/10	4,28	6,17	10,7	13,8	15,1	19,3
Turn-over t. jours	2,8	2	3,5	10,8	4,4	
Production %	35,3	49,3	28,3	9,2	22,7	
Centropages typicus.						
Longueur µ	110	135	170	200	220	260
Poids sec µg/10	0,74	0,99	1,37	1,73	1,98	2,51
Turn-over t. jours	3,2	2,8	4	6,8	3,9	
Production %	31,6	35,6	25,3	14,8	25,7	
Acartia clausi.						
Longueur µ	103	148	166	187	210	237
Poids sec µg/10	0,67	1,13	1,33	1,57	1,85	2,20
Turn-over t. jours	2,3	6,7	6,9	7	6,7	
Production %	44,5	15	14,4	14,2	15,0	
Euterpina acutifrons.						
Longueur µ	96,8	119,4	137,9	160,4	177,9	203,4
Poids sec µg/10	0,6	0,8	1,01	1,25	1,45	1,76
Turn-over t. jours	2,9	4,4	4,3	6,2	4,8	
Production %	33,8	22,6	23,1	16,2	21	
Oithona helgolandica.						
Longueur µ	78	93	104	110	130	150
Poids sec µg/10	0,045	0,058	0,068	0,074	0,093	0,115
Turn-over t. jours	3,7	5,8	11,5	3,8	4,5	
Production %	27,2	17,4	8,7	25,9	22,3	

Stades	I	II	III	IV	V	VI
Temora stylifera.						
Longueur µ	102	143	185	202	235	272
Poids sec µg/10	6,7	10,7	15,5	17,5	21,8	26,5
Turn-over t. jours	2,1	2,9	8,3	4,5	5,3	
Production %	46,5	34,9	12	22	18,8	

COPEPODITES.

Clausocalanus arcuicornis.						
Longueur µ	375	455	527	670	825	976
Poids sec µg/10	26	30,5	43,5	61,7	98	129
Turn-over t. jours	8,66	3,90	3,97	3	9,69	
Production %	11,54	25,61	25,181	33,41	10,32	

Centropages typicus.						
Longueur µ	461	543	642	758	895	1.052
Poids sec µg/10	2,80	3,55	5,25	8,01	12,5	16,9
Turn-over t. jours	5,3	4,7	2,9	2,9	4,2	
Production %	18,8	21,5	34,8	35,1	23,8	

Acartia clausi.						
Longueur µ	487	560	625	702	797	903
Poids sec µg/10	2,05	2,79	3,85	5,45	7,85	11,25
Turn-over t. jours	4,5	4,3	4	3,8	3,8	
Production %	22,3	23,2	25	26,3	25,9	

Euterpina acutifrons.						
Longueur µ	293	327	349	374	425	449
Poids sec µg/10	4,93	5,65	6,49	7,53	8,33	10,97
Turn-over t. jours	7,6	7,5	5,2	7	10,3	
Production %	13,2	13,3	19,2	14,3	9,7	

Stades	I	II	III	IV	V	VI
Oithona helgolandica.						
Longueur µ	197	245	300	375	460	543
Poids sec µg/10	0,52	0,62	0,74	0,92	1,12	1,37
Turn-over t. jours	6,6	6,3	5,5	5,6	5,9	
Production %	15	16	18,3	18	17	
Temora stylifera.						
Longueur µ	395	475	565	645	760	895
Poids sec µg/10	34,1	50,1	69,5	98,5	132,5	182,8
Turn-over t. jours	3,6	4,2	3,9	4,6	3,3	
Production %	27,7	23,6	25,2	21,6	30,2	

les poids n et n-1 ainsi que la durée d'intermue t étant connus, le taux instantané se calcule pour chacun des stades suivant la formule:

$$k = \frac{\text{Log}_e \text{ Poids } n \; - \; \text{Log}_e \text{ Poids } (n-1)}{t}$$

A partir de la valeur k du taux instantané de croissance en poids, le temps nécessaire à chaque stade pour doubler son poids, ou autrement dit le turn - over time, peut se calculer suivant la formule:

$$T = \frac{\text{Log}_e \; 2 \times \text{Poids } (n-1) \; - \; \text{Log}_e \text{ Poids } (n-1)}{k} \quad \text{soit } T = \frac{\text{Log}_e \; 2}{k}$$

Pour chaque stade nauplien ou copépode, le taux instantané de croissance en poids k et le temps de turn - over time T ont été calculés à partir de la durée moyenne d'intermue de l'espèce. Les temps de turn - over caractéristiques de chaque stade ont été reportés dans le tableau XXXV pour les différentes espèces de Copépodes.

La production potentielle caractérisant chacun des ces stades peut être obtenue en divisant le poids sec par le temps de turn - over time T. Si l'on suppose une biomasse égale à 100, la valeur obtenue représente la productivité potentielle journalière à chaque stade exprimée en % de la biomasse. Ces valeurs sont également reportées dans le tableau XXXV.

Pour chaque espèce, les valeurs moyennes du turn - over time et de la productivité au cours de l'ensemble des stades naupliens ont été calculées à partir des poids secs du premier et du dernier stade, considérant les durées moyennes de développement nauplien. Les mêmes calculs ont été effectués pour l'ensemble des stades copépodites. Ces valeurs moyennes sont reprises dans le tableau XXXVI.

Considérant les durées minima puis les durées maxima de développement, les mêmes calculs ont été répétés. Les valeurs extrêmes ainsi obtenues pour le turn - over time et la productivité constituent les limites indiquées dans le tableau XXXVI pour les valeurs moyennes déterminées à partir des temps de développement moyen.

TAB. XXXVI Durée d'intermue, durée de recyclage et production potentielle journalière moyennes de différentes espèces de Copépodes.

		DUREE D'INTERMUE EN JOURS.		TURN OVER TIME EN JOURS.		PRODUCTION POTENTIELLE JOURN. EN % DE LA BIOMASSE.	
		MOYENNES.	LIMITES.	MOYENNES.	LIMITES.	MOYENNES.	LIMITES.
Clausocalanus a.	Naup.	1,5	1,16 - 2,5	4,15	3,22 - 6,91	24,13	14,47 - 31,03
	Cop.	2	1,33 2,5	5,66	3,77 6,60	17,68	15,15 26,51
Centropages t.	Naup.	1,3	1 2,5	4,53	3,40 8,49	22,09	11,77 29,45
	Cop.	1,8	1 2,33	3,47	2,31 5,78	28,82	17,29 43,23
Acartia c.	Naup.	1,6	1,3 2,5	5,84	4,67 8,76	17,12	11,41 21,40
	Cop.	2	1,5 2,3	4,88	3,66 6,11	20,47	16,38 27,30
Euterpina a.	Naup.	1,3	1 2,4	5,48	3,87 9,67	18,25	10,35 25,87
	Cop.	1,5	1 3,3	8,62	5,75 19,14	11,60	5,22 17,40
Oithona h.	Naup.	1,3	1 2	5,92	4,44 8,85	16,88	11,26 22,51
	Cop.	1,7	1,2 2,2	6,79	5 9,29	14,73	10,77 19,99
Temora s.	Naup.	1,5	1,2 2	4,50	3,50 6	22,22	16,67 28,57
	Cop.	2	1,5 2,5	4,95	3,71 6,19	20,20	16,16 26,93
Ctenocalanus v.	Naup.	1,5	1,16 2,5	4,15	3,22 6,91	24,13	14,47 31,03
	Cop.	1,8	1,3 2,3	5,26	3,83 6,70	19,05	14,94 26,13

Comparaison avec les résultats de la littérature.

L'examen de l'ensemble de nos résultats comparés aux données de la littérature, nous amène aux constatations suivantes: les durées moyennes d'intermue calculées sur l'ensemble des stades naupliens ou copépodites des différentes espèces fluctuent de 1,3 à 1,8 jours. Cette uniformité peut s'expliquer peut-être par le fait que toutes les observations ont été effectuées sur des animaux maintenus dans des conditions de culture identiques. On devrait admettre dans ce cas que l'ensemble des copépodes constituant une même population naturelle auraient des durées de développement identiques. Cette hypothèse est à contrôler en milieu naturel lorsque des méthodes de culture in situ seront mises au point.

L'ensemble des copépodes étudiés ici ont des durées d'intermue de même importance tout au long de leur développement, indépendamment du stade considéré. HEINLE (1969) a obtenu de semblables résultats avec les copépodes Eurytemora affinis et Acartia tonsa. Se basant sur des observations de KATONA et MOODIE (1969), de MULLIN et BROOKS (1967) effectuées sur des copépodes de régions plus froides et cultivés en laboratoire, GAUDY (1970) suppose pour Acartia clausi et Centropages typicus un accroissement logarithmique des durées d'intermue en passant du stade 1 au stade adulte. Nous ne pouvons vérifier cette supposition.

Les durées moyennes de développement oscillent de 18 à 26 jours suivant l'espèce. Elles sont supérieures aux chiffres déterminés par HEINLE (1969) pour Acartia tonsa à 15 °C (12 jours) mais du même ordre que les valeurs rencontrées par ZILLIOUX et WILSON (1966) pour ce même copépode à 16 °C. Nos valeurs sont cependant plus faibles que les estimations établies à partir d'études effectuées en milieu naturel (DEEVEY 1948, CONOVER 1956,WOODMANSEE 1958, GAUDY 1970) ou effectuées en laboratoire pour des organismes de régions plus froides tels que Pseudocalanus elongatus, Calanus helgolandicus, Calanus finmarchicus (FILTEAU et TREMBLAY 1953, REES 1949, KATONA et MOODIE 1969, MULLIN et BROOKS 1967). Il est à remarquer cependant que ces copépodes supportent mal les conditions de culture artificielle , ce qui pourrait concourir à augmenter leur temps de génération, d'autre part nous avons exposé précédemment les difficultés d'obtenir des résultats fiables à partir de mesures effectuées en milieu naturel. La durée de développenent

déterminée par ces auteurs fluctuent de 30 à 40 jours.

Les mesures de temps de développement ont été effectuées ici à 18 °C. Il a été démontré, pour des copépodes étrangers à la Méditerranée (HEINLE 1966, 1969 a,b, CONOVER 1959, ANRAKU 1964, BURNS et RIGLER 1967, SIEFKEN et ARMITAGE 1968, etc...), qu'une augmentation de la température accélère bon nombre d'activités biologiques ou métaboliques, telles que temps de génération, durée de développement, durée de l'éclosion des oeufs, développement embryonnaire, activité respiratoire, etc... Elle engendre par contre une diminution dans la taille et dans le poids sec des adultes (DEEVEY 1960, 1966, Mc LAREN 1963, HEINLE 1969).

Nous n'avons pas expérimenté sur les espèces en culture l'effet de la température qui dans le milieu naturel ne descend au minimum annuel, et pour une période assez brève, que de 4 degrés sous la température à laquelle sont cultivés les copépodes en laboratoire. Quelques résultats (HEINLE 1966, 1969)montrentque pareil écart ne peut influencer fortement les durées de développement qui fluctuent seulement de 9 à 11 jours pour des écarts de température passant de 15,5 à 22,4 °C.

Malgré la stabilité des conditions de culture, la variabilité individuelle dans les temps de génération ou les durées d'intermue sont importantes. Ainsi, Centropages typicus peut passer de 6 à 15 jours aux stades nauplii et de 6 à 14 jours aux stades copépodites. Le temps de développement total varie de 13 à 26 jours et le temps de génération de 29 à 44 jours. De pareils écarts sont plus importants que les fluctuations que pourrait subir le temps de développement moyen sous l'effet des variations de la température entre les extrêmes observés en milieu naturel. Ces écarts ont une incidence importante sur la moyenne adoptée comme durée d'intermue et par là sur le turn - over time calculé à partir de ces moyennes. Les durées moyennes de recyclage (turn - over time) fluctuent de 4,15 à 6,8 jours, Euterpina a. excepté; elles ne semblent pas dépendre de l'espèce considérée ni du fait qu'il s'agisse de nauplii ou de copépodites. Ces moyennes s'inscrivent cependant entre les valeurs limites variant de 2,3 à 9,3 jours, exception faite pour la valeur de 19,14 jours pour les copépodites d'Euterpina a.

Les temps de recyclage rencontrés dans la littérature sont voisins des nôtres : 4 jours pour Daphnia galeata mendataea(HALL 1964), de 2,2 à 2,5 jours pour Acartia tonsa cultivé

en réservoir (calculés par HEINLE 1969 à partir de RAYMONT et MILLER 1966), 1,93 et 2,54 jours pour les nauplii et les copépodites d' Acartia tonsa, cultivé en laboratoire (HEINLE 1966).

La production journalière, inverse du turn - over time, exprimée en pourcentage de la biomasse, oscille entre 11,6 et 22,8 %, indépendamment des espèces ou des stades. Les variations individuelles sont évidemment très fortes entre le minimum de 5,22 et un maximum de 43,23 %. Les valeurs moyennes (entre 11,6 et 28,8% suivant l'espèce) sont comparables aux rares valeurs rencontrées dans la littérature (TAB. XXXVII). La plupart d'entre elles ont été obtenues à partir d'observations en milieu naturel dans lesquels apparaissent les effets de la prédation et de la mortalité. Nos résultats sont généralement supérieurs aux valeurs rencontrées dans les zones voisines en Méditerranée; leur limite inférieure est cependant dans l'ordre des valeurs présentées dans la littérature. Ces valeurs sont elles-mêmes des moyennes dont la variabilité est probablement importante. La productivité d'Acartia tonsa, déterminée par HEINLE (1969) ou calculée par cet auteur à partir des résultats de RAYMONT et MILLER (1962) est nettement plus élevée, ce qui peut s'expli-quer par la richesse en phytoplancton et les températures élevées qui caractérisent l'estuaire étudié par cet auteur.

La disparité des valeurs déterminées pour la productivité des copépodes reflète probablement des variations réelles entre milieux différents. Il est permis de penser qu'une bonne part des divergences constatées ne sont cependant dûes qu'à la diversité des méthodes employées.

C. Production en milieu naturel.

A partir de la productivité potentielle moyenne déterminée en laboratoire et des biomasses relevées aux différentes saisons dans le milieu naturel, la production potentielle moyenne en milieu naturel a été calculée pour les différents genres de copépodes aux diverses saisons. Ces résultats sont reportés dans le tableau XXXVIII. La production de chaque espèce y est exprimée en µg de matière sèche produits par mètre cube. Les trois valeurs exposées sont les moyennes, les minima et maxima obtenus en effectuant les calculs à partir des

TAB. XXXVII Données de la littérature relatives à la production des Copépodes.

Auteurs	Espèces	Stations	Production potentielle journal. en % de biomasse
GREZE et BALDINA (1964)	Centropages kroyeri,	Sébastopol	7,7
	Acartia tonsa		3,5
GREZE, BALDINA et BILEVA (1968)	Ensemble de 6 espèces	"	4 à 9 (période de basse produc.)
			17 à 90 (période de haute produc.)
ZAIKA (1968)	Centropages kroyeri	Mer d'Azof	3,1 à 6,9
	Acartia clausi		3,8 à 46
SHUSKINA (1968)	Cyclopoides lacustres	Lacs de Russie	3,3 à 9,7
	Haloptilus longicornis	Pacifique trop.	2 à 20
YABLONSKAYA (1962)	Diaptomus salinus	Mer d'Aral	0,2
HEINLE (1966)	Acartia tonsa	Patuxent Estuary	env. 50
GAUDY (1970)	Acartia clausi	Golfe de Marseilles	4,92
	Centropages typicus		3,43 à 6,25
PETIPA, PAVLOVA et MIRONOV (1970)	Zooplancton herbivores	Mer Noire	7 à 12
HALL (1964)	Daphnia galeata mendotae	Lac américain	env. 25
RAYMONT et MILLER (1962)	Acartia tonsa	Réservoir	40 à 45
GREZE (1970)	Zooplancton herbiv. et carniv.	Mer Noire	8 à 30
	Copépodes		9 à 14

TAB. XXXVIII Variations saisonnières de la production potentielle journalière totale des différentes espèces de Copépodes en milieu naturel (La Spezia). Valeurs calculées en fonction du taux de production moyen ($\bar{X}$), minimum (l) et maximum (L) repris dans le tableau XXXVI.

		1968.								1969.				
		JANVIER.	FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	MOYENNE.
Clausocalanus a.	$\bar{X}$	820	220	4.410	357	67	83	749	1.004	522	185	842	208	749
	l	703	188	3.880	307	57	71	642	860	448	159	721	178	676
	L	1.230	330	6.610	537	101	125	1.123	1.505	784	278	1.262	313	1.184
Oithona h.	$\bar{X}$	122	209	589	799	125	89	224	142	72	62	181	95	226
	l	89	153	430	584	91	65	164	104	52	45	133	69	165
	L	166	284	799	1.085	170	121	305	193	98	84	246	128	306
Oncaea sp.	$\bar{X}$	331	23	14	6	18	53	65	303	275	35	93	125	112
	l	283	20	12	5	15	45	56	259	236	30	81	107	96
	L	496	35	22	9	27	80	98	454	413	53	140	187	168
Euterpina a.	$\bar{X}$	-	4	100	52	4	-	7	23	9	19	16	2	21
	l	-	2	45	24	1	-	3	10	4	8	7	1	9
	L	-	7	151	78	6	-	10	34	14	29	24	3	32
Acartia c.	$\bar{X}$	25	166	232	259	100	81	26	119	232	2.009	146	263	324
	l	20	133	185	207	80	65	21	95	185	1.608	117	210	259
	L	34	221	309	345	134	108	35	159	309	2.680	196	35	432
Microsetella r.	$\bar{X}$	-	-	122	7	73	14	80	18	16	-	51	12	33
	l	-	-	105	6	63	12	69	16	14	-	44	11	28
	L	-	-	184	11	110	21	121	28	25	-	77	19	49
Centropages t.	$\bar{X}$	-	125	723	4.321	573	1.411	314	213	176	427	471	352	1.059
	l	-	75	434	2.591	344	847	188	128	105	256	2.442	211	635
	L	-	188	1.085	6.482	860	2.117	471	320	264	641	6.111	529	1.589
Calocalanus sp.	$\bar{X}$	60	6	31	-	-	5	64	30	27	10	30	15	23
	l	52	5	26	-	-	4	54	25	23	8	26	13	20
	L	91	9	47	-	-	7	96	45	41	15	45	23	35
Corycaeus c.	$\bar{X}$	142	52	351	-	-	34	40	294	62	-	69	111	96
	l	121	44	301	-	-	29	34	251	53	-	59	95	82
	L	213	78	527	-	-	51	61	440	93	-	104	167	144
Ctenocalanus v.	$\bar{X}$	-	-	-	-	-	13	63	57	5	54	161	28	32
	l						10	50	44	4	42	126	22	25
	L						18	87	78	7	74	221	39	43
Temora s.	$\bar{X}$	-	-	66	-	-	-	235	731	-	-	-	-	86
	l	-	-	53	-	-	-	188	584	-	-	-	-	68
	L	-	-	88	-	-	-	313	974	-	-	-	-	114

valeurs correspondantes déterminées pour la productivité. Comme le taux journalier de productivité est du même ordre de grandeur pour l'ensemble des copépodes, l'importance relative de chaque espèce dans la production journalière est similaire à l'importance que prenait chaque espèce dans la constitution de la biomasse totale. De même, l'évolution annuelle de la production est comparable à l'évolution saisonnière de la biomasse exposée dans la deuxième partie. Quelques valeurs caractéristiques sont à mettre en évidence. Seules trois espèces (Clausocalanus a., Acartia c., Centropages t.) dépassent à certaines périodes de l'année une production journalière supérieure à 1 mg de matière sèche/m^3. Avec Oithona sp, ces trois espèces constituent tout au long de l'année plus des 80 % de la production journalière de l'ensemble des copépodes.

Le maximum de production journalière atteint par une espèce est de 4,41 mg de matière sèche par m^3 (Clausocalanus a. en mars 1968). Si l'on considère l'ensemble des copépodes, on remarque que la production journalière varie de 0,8 à 6,9 mg de matière sèche/m^3. Les seules valeurs comparables, en Méditerranée ont été publiées par GAUDY (1969) pour Acartia c. et Centropages t.: la production journalière de Centropages t. varierait suivant les saisons de 8,4 à 130 µg de matière sèche par mètre cube dans le Golfe de Marseille. La production d'Acartia c. serait de l'ordre de 1,65 µg/m^3. Ces chiffres sont nettement plus faibles que les nôtres mais, la méthode de prélèvement et d'estimation de la biomasse employée par l'auteur, peut expliquer cette différence.

A titre de comparaison, nous avons tenté d'estimer la production des groupes non copépodes à partir des rares valeurs de turn - over time ou de productivité rencontrées dans la littérature pour ces organismes. D'après les données de GREZE (1970) la productivité journalière, exprimée en % de la biomasse, atteindrait 30 % pour Oikopleura sp., 15 % pour les larves de Mollusques et de Polychaetes, 20 % pour Sagitta sp. et 30 % pour les larves de Poissons. ; elle oscille entre 8 et 19 % pour les Copépodes. PETIPA et AL. (1970) avancent les valeurs de 7 à 12 % pour les herbivores et les animaux " mixtes ", c'est à dire herbivores et carnivores occasionnels, 3 à 9 % pour les carnivores secondaires et 4 à 16 % pour les carnivores tertiaires. A l'examen de ces données, il apparaît que les différences

entre copépodes et non copépodes d'une part, entre herbivores et carnivores d'autre part, se marquent peu sur le plan de la productivité. Nous avons donc adopté comme valeur de productivité potentielle pour les non copépodes, les valeurs déterminées pour l'ensemble des copépodes. L'erreur ainsi commise semble acceptable; en effet, nous avons vu précédemment que les copépodes représentent en permanence plus des 80 % de la biomasse totale du zooplancton. Un erreur d'estimation dans la productivité potentielle des non copépodes n'inciderait que faiblement sur la production totale du zooplancton et sur la participation relative des différents groupes dans la production totale.

La production potentielle journalière des différents groupes à chaque saison apparaît dans le tableau XXXIX ; elle est exprimées en µg de matière sèche produite par jour par mètre cube, les trois valeurs indiquées correspondent à la moyenne, aux minima et maxima estimés à partir des valeurs correspondantes déterminées pour le turn - over time.

La productivité potentielle totale des herbivores varie de 1,1 à 8,4 mg de matière sèche par mètre cube par jour, la production des carnivores de 0 à 1 mg.La production potentielle du zooplancton, considéré dans sa totalité, fluctue suivant les saisons de 1,1 à 8,7 mg de matière sèche par jour.

A notre connaissance, il n'existe pas de données publiées sur la production de l'ensemble du zooplancton considéré au cours d'un cycle annuel en Méditerranée. Les seules données comparables ont été publiées par GREZE (1970). Comparant la baie de Sébastopol, la Mer Noire au large de Sébastopol et la Mer Ionienne, cet auteur fournit quelques valeurs de production estivale exprimées em mg de poids frais par mètre cube par jour. Nous les avons transformées en poids sec et reportées dans le Tableau XL. On constate une diminution de la production parallèle à la diminution du caractère néritique dans les zones étudiées; les valeurs rapportées par l'auteur pour la Mer Ionienne sont du même ordre que les valeurs déterminées dans le présent travail pour la saison estivale.

Une étude sur la productivité du zooplancton estival de la partie septentrionale de la Mer Noire a été réalisée par PETIPA et AL (1970). Le fait que ces auteurs expriment la production journalière en calories par unité de surface, rend difficile

TAB. XXXIX Estimation des variations saisonnières de la production potentielle journalière totale des différents groupes trophiques en milieu naturel (La Spezia). Valeurs calculées en fonction du taux de production moyen ($\bar{X}$), minimum (l) et maximum (L).

		1968.							1969.				
		FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	MOYENNES.
Nauplii	$\bar{X}$	97	394	482	257	29	94	57	55	285	72	16	160
	l	61	245	300	160	18	58	36	34	177	45	10	100
	L	128	516	631	336	39	123	75	72	373	95	22	210
Copépodes	$\bar{X}$	817	6.946	4.582	806	1.333	1.883	2.976	1.412	2.549	4.391	1.135	2.556
	l	592	5.035	3.321	584	966	1.365	2.157	1.023	1.848	3.183	822	1.853
	L	1.158	9.850	6.498	1.143	1.890	2.671	4.221	2.002	3.615	6.226	1.609	3.624
Cladocères	$\bar{X}$	-	-	27	369	-	12	-	-	-	-	41	40
	l	-	-	18	248	-	8	-	-	-	-	27	27
	L	-	-	37	498	-	17	-	-	-	-	55	55
Protozoaires	$\bar{X}$	48	69	18	-	2	14	18	221	66	3	1	23
	l	32	46	12	-	1	9	12	148	44	2	1	16
	L	65	93	24	-	3	19	24	298	89	4	2	32
Gastéropodes	$\bar{X}$	96	119	43	62	130	498	284	51	13	43	12	114
	l	64	80	28	41	87	335	190	34	8	29	8	76
	L	130	161	58	84	175	672	383	69	17	58	17	154
Appendiculaires	$\bar{X}$	16	568	39	70	30	154	301	62	201	167	29	149
	l	11	382	26	47	20	103	202	42	135	112	20	100
	L	22	767	539	95	41	208	406	84	272	225	40	201
Oeufs de poissons	$\bar{X}$	-	-	-	-	-	-	1,2	-	-	0,9	-	4,5
	l	-	-	-	-	-	-	0,8	-	-	0,6	-	3
	L	-	-	-	-	-	-	1,6	-	-	1,3	-	6
TOTAL HERBIVORES	$\bar{X}$	1.111	8.412	5.391	1.594	1.589	2.744	3.779	1.867	3.225	4.885	1.291	3.165
	l	746	5.650	3.621	1.070	1.067	1.843	2.538	1.254	2.166	3.281	867	2.126
	L	1.499	11.344	7.270	2.149	2.143	3.701	5.096	2.518	4.348	6.587	1.741	4.268

		1968. FEVRIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	JUILLET.	OCTOBRE.	DECEMBRE.	1969. JANVIER.	MARS.	AVRIL.	JUIN.	MOYENNES.
Polychaetes	$\bar{X}$	-	18	-	40	-	47	549	200	-	-	-	78
	l	-	12	-	27	-	32	369	134	-	-	-	52
	L	-	24	-	55	-	64	741	270	-	-	-	105
Chaetognathes	$\bar{X}$	-	170	127	-	-	-	430	-	-	-	-	66
	l	-	114	85	-	-	-	291	-	-	-	-	44
	L	-	230	172	-	-	-	585	-	-	-	-	89
Coelentérés	$\bar{X}$	-	68	34	-	5,9	35	18	-	-	-	-	14
	l	-	45	23	-	3,9	24	12	-	-	-	-	9
	L	-	91	46	-	8	48	25	-	-	-	-	20
TOTAL CARNIVORES.	$\bar{X}$	-	257	162	40	5	83	1.002	200	-	-	-	159
	l	-	172	109	27	3	56	673	134	-	-	-	107
	L	-	346	219	55	8	112	1.351	270	-	-	-	214
TOTAL GENERAL	$\bar{X}$	1.111	8.669	5.554	1.635	1.595	2.828	4.781	2.068	-	-	-	3.324
	l	746	5.823	3.731	1.098	1.071	1.899	3.212	1.389	-	-	-	2.233
	L	1.499	11.690	7.490	2.204	2.151	3.814	6.448	2.789	-	-	-	4.483

TAB. XL Production (en mg Poids sec/m^3) des différents niveaux trophiques en Mer Noire, Mer Ionienne et Atlantique tropical à diverses saisons (d'après GREZE 1970).

Station:	Au large de Sébastopol	Baie de Sébastopol	Atlantique tropical	Mer Ionienne
Saison:	été	été	printemps	été
Phytoplancton	450	2.100	19	6,8
Phytophages	74,8	191,9	36,6	48,7
Carnivores	35,7	28,6	17,4	9,7
Détritivores	213,2	43,3	9,2	2,2
Total zooplancton	323,7	263,8	63,2	60,6

toute comparaison avec les résultats présentés ci-dessus.

III. DETERMINATION QUANTITATIVE DES ECHANGES ENTRE NIVEAUX TROPHIQUES DANS LA ZONE DE LA SPEZIA.

A. Modèle pour l'étude des relations trophiques.

L'ensemble des résultats relatifs aux variations saisonnières de la biomasse et de la production du zooplancton permet une première approche quantitative du problème des interactions trophiques entre les différents constituants des niveaux de la chaîne alimentaire marine. La nature de ces interactions peut se résumer comme suit:le phytoplancton, production primaire, se développe en fonction des conditions physiques et chimiques du milieu. Il supporte et contrôle partiellement le développement des herbivores qui, réciproquement par leur action de broutage, peuvent à leur tour contrôler la propagation algale. Semblable interaction se retrouve aux niveaux supérieurs entre herbivores et carnivores zooplanctoniques d'abord, entre ces derniers et les maillons successifs ensuite.

Chacun des niveaux trophiques rejette dans le milieu des produits de métabolisme ou des déchets qui d'une part,influent sur les conditions de ce milieu donc sur la production primaire, d'autre part peuvent être le départ d'une chaîne alimentaire annexe dont les consommateurs primaires seraient les organismes détritivores, les bactéries, etc...

L'ensemble des interactions possibles entre les différents niveaux trophiques présents dans le milieu au moment de l'échantillonnage peut être schématisé et analysé quantitativement dans un modèle simple établi à partir de trois paramètres importants: la biomasse, la production potentielle journalière et la ration journalière de chacun des niveaux. (FIG. 33). Au premier échelon, la biomasse du phytoplancton (Ba) assure une production potentielle journalière(Pa). Ce premier niveau doit assurer la nutrition des herbivores dont la biomasse est (Bh). Différentes possibilités se présentent.

1.- La production du phytoplancton est supérieure à la ration journalière requise par les herbivores (Pa > Rh). Le surplus de la production (SPa) contribuera à alimenter les herbivores étrangers au zooplancton

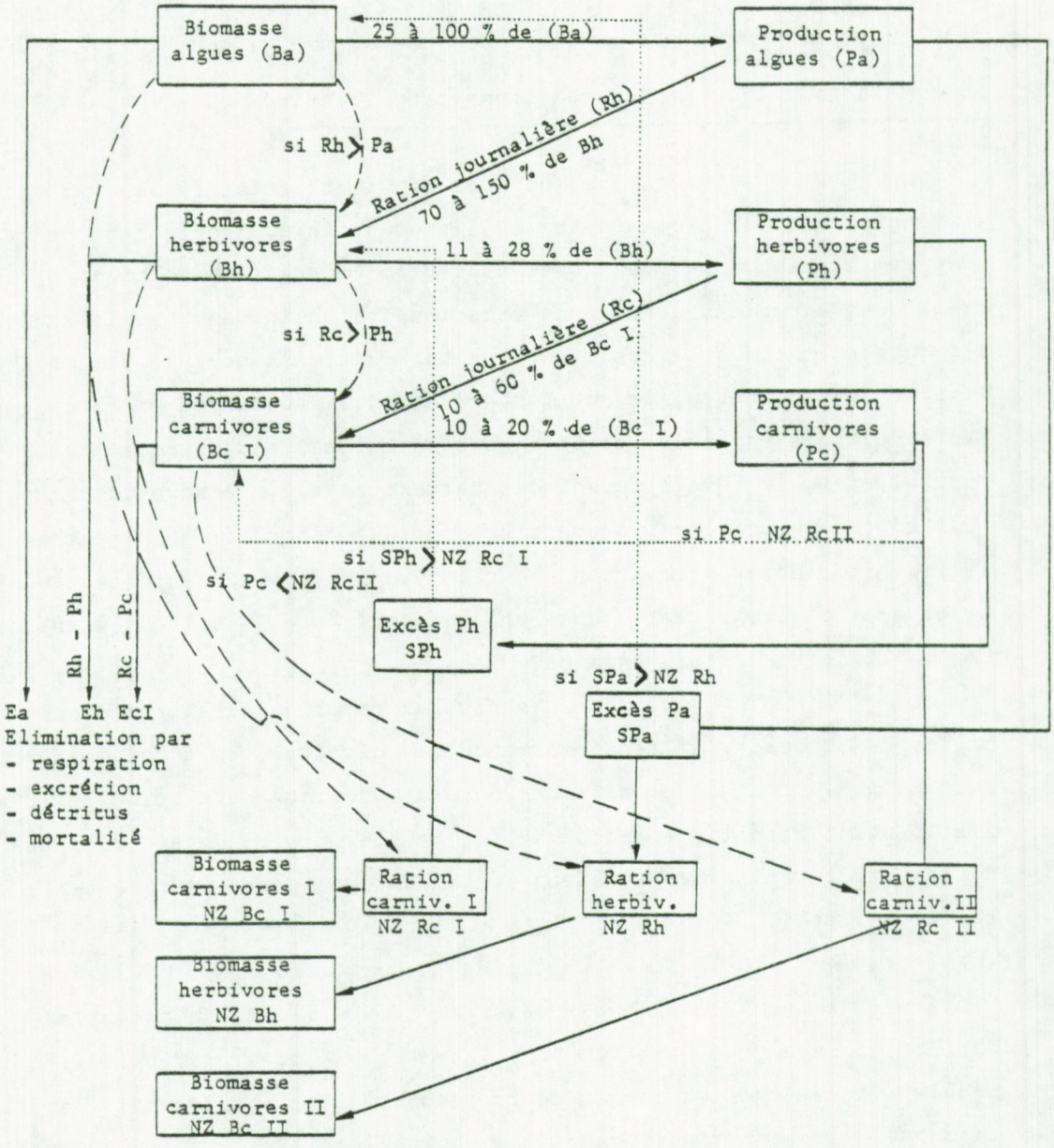


FIG. 33 Modèle simple pour l'étude des relations trophiques entre les premiers niveaux de la chaîne alimentaire marine.

(NZ Bh). Si le surplus de production du phytoplancton est encore supérieur à la ration journalière de ces herbivores non planctoniques (SPa > NZ Rh) on constatera un accroissement progressif de la biomasse algale (Ba). Au contraire, si le surplus de la production algale est inférieur à la ration des herbivores non planctoniques (SPa < NZ Rh), ces derniers se nourriront aux dépens de la biomasse algale (Ba) qui diminuera dans le temps.

2.- Dans le cas où la production journalière du phytoplancton est inférieure à la ration journalière des herbivores planctoniques (Pa < Rh) ces derniers, tout comme les herbivores non planctoniques, se nourriront au détriment de la biomasse algale qui se réduira dans le temps. Qu'elle soit dûe à cet effet de déprédation ou a des variations dans les conditions physico-chimiques du milieu, une diminution de la biomasse algale (Ba) peut entraîner une réduction de la production journalière des herbivores (Ph) et par là de leur biomasse (Bh).

On peut observer le même type d'interactions entre herbivores et carnivores. En effet, si la production des herbivores planctoniques est supérieure à la ration des carnivores zooplanctoniques (Ph > Rc), un surplus apparaît (SPh) qui sera utilisé par les carnivores non planctoniques. Dans le cas où le surplus dépasse la ration journalière des carnivores non planctoniques (SPh > NZ Rc), la biomasse des herbivores (Bh) s'accroît. Dans le cas contraire (SPh < NZ Rc) les carnivores non planctoniques se nourriront au détriment de la biomasse des herbivores (Bh) qui diminuera. Cette diminution serait renforcée encore au cas où la production des herbivores ne suffirait pas à couvrir les besoins des carnivores planctoniques (Ph < Rc). Une diminution de la biomasse des herbivores planctoniques (Bh) engendrerait une diminution de la biomasse des carnivores planctoniques (Bc) ou non planctoniques (NZ Bc).

A chaque niveau, la différence entre la ration journalière et la production potentielle représente la portion de matière organique remise en solution ou détruite par les processus de respiration, excrétion, mortalité etc.....Ces produits contribuent à reconstituer le milieu à partir duquel se développent algues, bactéries et autres détrivores qui ne sont pas envisagés dans cette étude.

L'application de ce modèle à des situations concrètes présente de sérieuses limitations,en effet:

1.- les différents organismes sont répartis entre herbivores et carnivores suivant leur régime alimentaire dominant et probable; il est cependant certain, comme nous l'avons vu précédemment, que le même organisme peut appartenir à différents niveaux.

2.- L'ensemble d'un niveau trophique est supposé supporter l'ensemble d'un niveau trophique supérieur; il est probable que chaque organisme d'un niveau trophique, ou même chaque stade de développement d'un même organisme, se nourrit préférentiellement d'espèces bien déterminées. Le régime alimentaire précis des copépodes méditerranéens par exemple, est encore inconnu; il est cependant évident qu'ils ne se nourrissent pas indifféremment de l'ensemble du phytoplancton (NASSOGNE 1968).

3.- Les rations journalières d'une même espèce varient fortement en fonction de la concentration et de la nature des algues dans le milieu ou de l'âge physiologique de l'animal (NASSOGNE 1968, 1970). Les rares valeurs dont on dispose sont des données expérimentales pour lesquelles l'extrapolation aux conditions naturelles est hasardeuse à l'heure actuelle.

4.- Les valeurs de biomasse et de productivité, déterminées pour chaque niveau sont tributaires d'erreurs d'origine méthodologique (imprécision de l'échantillonnage par exemple) et d'ordre expérimental dans la mesure où elles ont été acquises sur des organismes vivants en laboratoire dans des conditions peut-être éloignées des conditions du milieu.

Ces limitations affectent généralement l'application pratique de l'ensemble des modèles relatifs à la productivité du milieu marin que l'on rencontre dans la littérature : CUSHING 1959, Mc ALLISTER 1970, BROCKSEN, DAVIS et WARREN 1970, PALOHEIMO et DICKIE 1970, HALL 1970, EDMONSON et WINBERG 1971, SUSHCHENYA 1970, etc...

Elles mettent en évidence la nécessité d'intensifier les recherches sur la détermination qualitative et quantitative des régimes alimentaires des espèces les plus importantes, sur leur métabolisme et leur dynamique dans des conditions voisines des conditions naturelles. Des résultats précis dans ces différents domaines permettraient l'application pratique des modèles à des organismes particuliers, plus adéquate que leur application aux niveaux trophiques considérés dans leur ensemble.

Dans l'état des connaissances actuelles, l'analyse de nos résultats en fonction du modèle proposé ci-dessus, suppose un certain nombre d'approximations.

Les conclusions issues de cette analyse ne pourront donc être considérées que comme orientatives, leur principale utilité sera de fixer des ordres de grandeur pour les échanges trophiques au niveau des premiers échelons de la chaîne alimentaire et de spécifier les voies les plus importantes d'élaboration et de transformation de la matière organique. Ces informations contribueront à fixer un cadre plus précis aux études ultérieures sur la productivité en Méditerranée.

Les interactions entre herbivores et carnivores du zooplancton seront définies à partir des résultats acquis au cours du présent travail. A partir des données de nos collègues du Laboratoire de Fiascherino, nous tenterons ensuite d'estimer les interactions entre production primaire et consommateurs primaires d'une part, entre les herbivores planctoniques et les carnivores non planctoniques d'autre part.

B. Interaction herbivores - carnivores.

Dans le tableau XLI, ont été reportés en valeurs absolues, les différents paramètres concernant biomasse, production potentielle journalière et rations journalières des herbivores et des carnivores du zooplancton. La biomasse et la production des carnivores sont de plus exprimées en pourcentage de la biomasse et de la production déterminées pour les herbivores.

Les valeurs concernant les rations journalières sont calculées en supposant différents taux d'ingestion qui correspondent aux valeurs limites rencontrées dans la littérature. La ration journalière des carnivores est également exprimée en pourcentage de la production potentielle journalière des herbivores.

L'examen de ces résultats montre que:

1) la biomasse des carnivores représente généralement moins de 3 % de la biomasse des herbivores, excepté au cours des mois d'hiver où elle atteint en décembre 26,63 et 10,75% en janvier. Au cours de certaines campagnes, cette biomasse est voisine de 0.

TAB. XLI Estimation des variations saisonnières dans les biomasses, les productions potentielles journalières et les rations journalières des différents niveaux trophiques à La Spezia.

MOIS.	BIOM. HERBIV. mg/m³	PRODUC. HERBIV. mg/m³	BIOMASSE CARNIVORE. mg/m³	% biom.herb.	PRODUCTION CARNIV. mg/m³	% prod.herb.	RATION HERBIV. mg/m³ (1)	(2)	RATION CARNIV. mg/m³ (1)	%prod.herb.
1968.										
Février	5,6	1,11					4,48	1,12		
Mars	42,5	8,41	1,30	3,06	0,34	4	34	8,5	1,04	12,36
Avril	27,2	5,39	0,82	3,01	0,22	4	21,76	5,44	0,64	11,87
Juin	8	1,59	0,21	2,62	0,06	3,77	6,40	1,58	0,16	10,06
Juillet	8	1,59	0,03	0,38	0,01	0,628	6,40	1,7	~0	~0
Octobre	13,9	2,74	0,42	3,02	0,12	4,38	11,12	2,78	0,32	11,67
Décembre	19	3,78	5,06	26,63	1,35	35,7	15,2	3,8	4	105,8
1969.										
Janvier	9,4	1,87	1,01	10,75	0,27	14,44	7,5	1,9	0,8	42,78
Mars	16,3	3,23	~0	~0	~0	~0	13,04	3,28	~0	~0
Avril	24,7	4,89	~0	~0	~0	~0	19,76	4,94	~0	~0
Juin	6,5	1,30	~0	~0	~0	~0	5,2	1,3	~0	~0
Moyenne	16	3,17	0,80	5	0,21	6,63	12,8	3,2	0,64	20,18

(1): calculée en supposant un taux d'ingestion journalier = à 80 % de la biomasse.

(2): " " " " " " " = " 20 % " " "

2) La ration journalière des carnivores est généralement inférieure à 20 % de la production potentielle journalière des herbivores. Elle en représente cependant 42,8 % en janvier et près de 106 % en décembre 1968.
3) Le rapport entre les productions potentielles journalières des carnivores et des herbivores est généralement faible. La production des carnivores, en effet, ne dépasse 5 % de la production des herbivores que durant les mois d'hiver avec des valeurs de 35,7 % en décembre et 14,44 % en janvier.

Une illustration de ces observations est fournie dans la figure 34 établie à partir des valeurs annuelles moyennes des biomasses, des productions et des rations journalières exprimées en pourcentage de la biomasse des herbivores.

La production des herbivores est généralement excédentaire par rapport à la ration des carnivores planctoniques, excepté en janvier 1969 où elle l'équivaut plus ou moins. L'exploitation du premier niveau hétérotrophique par les animaux zopplanctoniques du second est donc relativement faible excepté au cours des mois hivernaux. L'évolution saisonnière dans la biomasse des herbivores ne paraît que peu influencée par la prédation des carnivores du zooplancton. Réciproquement, l'évolution de la biomasse des carnivores ne semble pas limitée par la quantité de nourriture qu'ils ont à disposition, à moins qu'il n'existe une compétition serrée entre eux et certains organismes non planctoniques.

Le rôle des carnivores planctoniques dans la transformation de la matière organique semble donc extrêmenent réduit. Les herbivores (copépodes principalement) peuvent ainsi constituer une source de nutrition importante pour les carnivores non planctoniques parmi lesquels dominent probablement les Sardines, les Anchois et de nombreux Crustacés (BERNHARD, NASSOGNE, ZATTERA 1970; BERNHARD, CAGNETTI, NASSOGNE, PERONI, PIRO, ZATTERA 1971).

La comparaison entre production journalière et ration journalière des herbivores démontre que la plus grande partie de la matière organique ingérée par ces animaux se retrouve sous forme de détritus ou de déchets de leur métabolisme. Ceux-ci peuvent constituer le point de départ d'une chaîne annexe importante dans laquelle interviennent les Bactéries, Polychaetes, Echinodermes, Gastéropodes, Bivalves et certains poissons tels que les Mulets (BERNHARD, CAGNETTI,

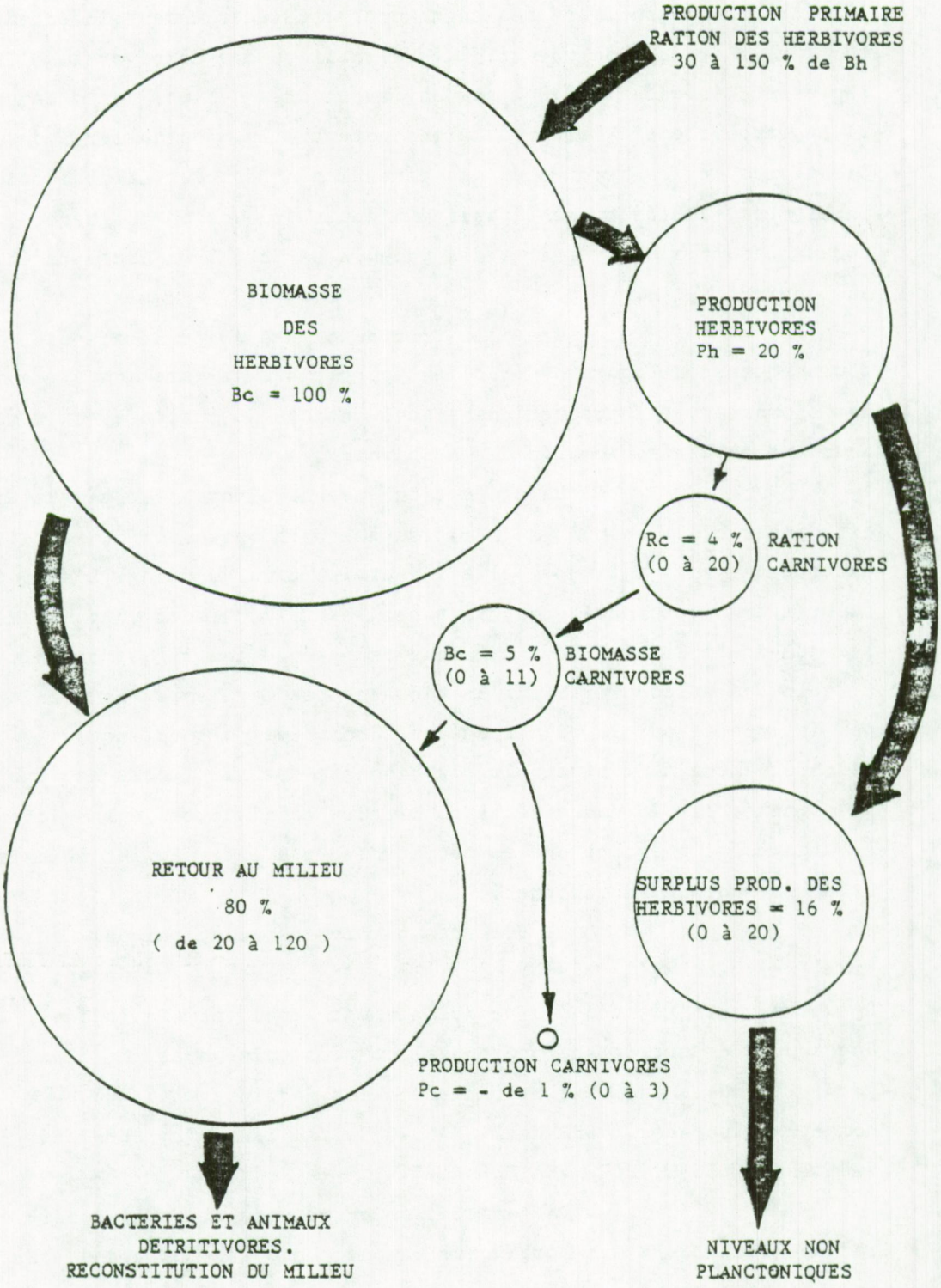


FIG. 34 Représentation schématique des voies de transfert les plus probables de la matière organique entre production primaire et niveaux non planctoniques de la chaîne alimentaire marine. (Biomasse, ration journalière et production des différents niveaux sont exprimées en % de la biomasse des herbivores)

NASSOGNE, PERONI, PIRO et ZATTERA 1971).

C.Relations herbivores - phytoplancton.

Le phytoplancton dans la zone de La Spezia est intensément étudié par BERNHARD et ses collaborateurs depuis 1959. Leurs travaux peuvent être résumés comme suit: les méthodes optiques traditionnelles ne prennent en considération que des algues appartenant aux groupes des Diatomées, Péridiniens et Cocccolithophoridées (Utermohl - plancton).De nombreuses formes présentes dans le phytoplancton échappent à ces méthodes de dénombrement; il s'agit de formes indéterminées et de Flagellates qui sont détruits par les fixateurs ou ne conservent pas dans les échantillons. Ces formes (Non Utermohl plancton) ne peuvent être dénombrées que par une technique extrêmement laborieuse de culture basée sur les dilutions sériales. Elles peuvent cependant équivaloir ou dépasser en nombre ou en biomasse les formes relevées par comptage optique.

Grâce à des techniques de prélèvement originales, la microdistribution verticale et horizontale a été étudiée à partir d'échantillons prélevés en continu sur des distances successives de quelques mètres (BERNHARD, RAMPI 1965, BERNHARD, RAMPI et ZATTERA 1967).L'hétérogénéité dans la microdistribution des différentes espèces peut dépasser en ampleur les variations constatées au cours d'un cycle annuel. Deux cycles annuels ont été étudiés en 1959 et 1962 (BERNHARD et AL. 1963, BERNHARD, RAMPI et ZATTERA 1969). Les résultats obtenus, exprimés en valeurs numériques ou en biomasse, sont difficilement généralisables: l'évolution annuelle de chaque groupe varie en fonction de la profondeur échantillonnée; dans une même strate, l'évolution annuelle varie d'un groupe à l'autre et les résultats obtenus au cours des deux années présentent des différences très marquées. L'évolution numérique diffère en outre de l'évolution de la biomasse pour chacun des 3 groupes considérés, grâce aux jeux de la substitution d'espèces de tailles différentes au sein d'un même groupe. Les auteurs concluent à la difficulté d'obtenir des valeurs moyennes représentatives vu l'hétérogénéité de la population. Ils insistent sur la nécessité de mettre au point des méthodes de prélèvements et de comptage intéressant l'ensemble du phytoplancton et doutent de la

possibilité de décrire un cycle annuel type, dont l'amplitude de variation en cours d'année peut être inférieure aux variations instantanées dans l'espace de quelques mètres.

Nous ne disposons donc pas de valeurs précises, pour l'évolution annuelle du phytoplancton, qui puissent être mises en parallèle avec l'évolution des herbivores du phytoplancton. Toutefois, les limites de variation et les valeurs globales exposées dans les travaux de BERNHARD et AL. représentent des ordres de grandeur qui permettront d'estimer les interactions entre phytoplancton et herbivores avec une approximation acceptable (TAB. XLII).

La biomasse globale moyenne du phytoplancton déterminé optiquement (Utermohl plancton) varie de 1 à 30 mg de poids sec par mètre cube. Ces valeurs calculées à partir des poids frais exposées par BERNHARD et AL. (1969), peuvent être doublées par le jeu des espèces qui échappent au comptage optique (Non Utermohl plancton). On a vu que la biomasse des herbivores planctoniques variait en cours d'année entre 5 et 42 mg de poids sec par mètre cube, ordre de grandeur comparable aux variations observées pour le phytoplancton. Les valeurs extrêmes rencontrées sont de l'ordre de 50 mg de poids sec par mètre cube, tant pour les herbivores que pour le phytoplancton. Globalement le rapport moyen annuel entre biomasse du phytoplancton et biomasse des herbivores est donc voisin de l'unité. Bien que nous ne puissions définir la position réciproque des maxima et des minima des 2 populations dans le temps, ce rapport ne doit pas s'écarter beaucoup de cette valeur au cours des différentes saisons. En effet, nous avons relevé, à titre indicatif, les biomasses atteintes par le phytoplancton et les herbivores aux quatre saisons préalablement déterminées sur la base de l'évolution du zooplancton. Elles sont du même ordre de grandeur pour l'un et l'autre de ces deux niveaux trophiques (TAB. XLII).

Nous rappellerons par ailleurs, que les variations annuelles du nombre de cellules algales de grande taille ($>$ que 85 μ), relevées et comptées dans nos échantillons de zooplancton, épousent assez fidèlement l'évolution numérique des herbivores. Ces algues ne représentent toutefois qu'une portion infime de l'ensemble du phytoplancton et n'en sont pas représentatives car le seul critère de présence est la dimension des mailles du filet employé.

TAB. XLII Biomasse du phytoplancton dans la zone de La Spezia, calculée en µg de Poids sec/m^3 d'après BERNHARD, RAMPI et ZATTERA 1969.

A. Biomasse en mg Poids sec/m^3 du phytoplancton (Utermöhl plancton) à La Spezia au cours de 2 cycles annuels en 1959 et 1962. (D'après les données exprimées en poids frais par BERNHARD, RAMPI et ZATTERA 1968).

Profondeur	Mois : 1959. I	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0 m - 10 m	17,8	2,4	2,9	1,2	9,0	1,6	4,3	18,5	4,0	8,0	3,6
10 m - 50 m	12,6	3,5	0,7	6,8	7,4	1,5	12,8	19,7	9,6	0,5	2,8
50 m - 100 m	8,7	5,2	0,2	1,1	4,0	1,0	18,4	32,4	0,8	1,1	3,7
Moyenne	13,0	3,7	1,2	3,0	6,8	1,4	11,8	25,3	4,8	3,	3,4

	1962. I	II	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0 m - 10 m	3,4	13,8	29,7	1,3	1,6	1,6	1,0	2,7	1,2	0,7	28,0
10 m - 50 m	0,7	34,8	4,0	1,9	0,9	0,9	0,8	2,0	1,4	0,3	32,6
50 m -100 m	0,8	13,4	3,0	1,9	1,0	0,5	0,5	0,8	0,8	0,3	26,7
Moyenne	1,6	20,7	11,9	1,7	1,2	1,0	0,8	1,8	1,1	0,4	29,1

B. Variation de la biomasse du phyto- et du zooplancton (en mg Poids sec/m^3) en fonction des saisons. (Valeurs moyennes).

	Phytoplancton	Zooplancton
Mars à Mai	1,2 à 20,7	16,3 à 43,8
Juin à Août	1 à 11,8	6,5 à 8,2
Septembre à Novembre	0,4 à 25,3	~ à 14,3
Décembre à Février	3,4 à 29,2	9,4 à 24,1

Un rapport aussi faible entre les biomasses du phytoplancton et des herbivores planctoniques était inattendu. Il suggère que l'interaction entre ces deux niveaux sera un facteur limitant réciproque pour l'évolution des deux populations. A biomasse égale, la différence essentielle entre les deux niveaux sur le plan de la dynamique de la matière organique, réside dans leur productivité potentielle.

BERNHARD, RAMPI et ZATTERA (1967, 1969) ont estimé des temps de recyclage (turn - over time) variant de 1,5 à 3,8 jours pour les Diatomées et les Péridiniens, de 0,85 à 1 jour pour les algues intermédiaires ou les algues non déterminées du " Non Utermohl plancton ". Les productivités potentielles journalières correspondantes s'établissent donc entre 26,3 et 67 % pour les Diatomées et les Péridiniens, entre 100 % et 118 % pour les autres groupes. Ces valeurs sont nettement supérieures à la productivité potentielle, déterminée pour les herbivores, qui dépasse rarement 20 % de la biomasse par jour.

A biomasse égale, la production des algues est donc toujours supérieure à la production des herbivores planctoniques. Il est à remarquer cependant que la production journalière du niveau primaire (26 à 118 % de la biomasse algale) est comparable à la ration journalière des herbivores planctoniques (20 à 80 % de leur biomasse), si les biomasses des algues et des herbivores sont à peu près comparables.

La production algale a une double destination: elle doit d'une part alimenter les herbivores, d'autre part elle concourt à augmenter la biomasse algale à certaines saisons de l'année. Le jeu de cette répartition est partiellement contrôlé par l'activité métabolique des herbivores. Nous avons démontré (NASSOGNE 1968 a,b) que le taux d'ingestion et le taux de reproduction des copépodes diminuent parallèlement à une diminution de la concentration algale dans le milieu.

Lorsque la biomasse algale est

très faible, par exemple en début d'hiver, la concentration algale est basse et le taux d'ingestion des herbivores, soit r % de leur biomasse par jour, se situe à un niveau de survivance. Les algues ont une producti--vité qui même minimale, (par exemple p % de leur biomasse par jour) est supérieure en valeur absolue à la ration journalière des herbivores et concourt à accroître la biomasse du phytoplancton dans le milieu.

Parallèlement à l'accroissement de la concentration algale, le taux d'ingestion des herbivores (r) augmente entraînant un accroissement de leur reproduction et par là de leur biomasse. A de fortes valeurs de biomasse algale, la ration journalière des herbivores peut arriver à dépasser la production journalière du phytoplancton ($r > p$) et entamer sa biomasse. Cette situation pourrait se vérifier en mars - avril période de richesse phytoplanctonique et zooplanctonique. La biomasse des algues et par là leur concentration diminuent, induisant une diminution dans l'ingestion et le taux de reproduction des herbivores dont la biomasse décroît; cette évolution peut ainsi recréer la situation du départ.

Les résultats récoltés dans le présent travail, de même que les données de la littérature, ne permettent pas à l'heure actuelle une estimation précise des taux d'ingestion, de reproduction et de croissance des principaux herbivores planctoniques en milieu naturel en fonction de la concentration des algues particulières qu'ils ingèrent. En outre, nous ne disposons pas de connaissances suffisantes concernant la composition détaillée de la population en zooplancton parallèlement à la composition de la population algale. Il n'est donc pas possible d'introduire des valeurs numériques dans le raisonnement exposé ci-dessus à propos des interactions entre phytoplancton et herbivores planctoniques.

Nos résultats permettent cependant de tirer quelques conclusions importantes qui définiront le cadre général des interactions trophiques entre les deux premiers échelons de la chaîne alimentaire :

1. les variations dans la biomasse du phytoplancton sont un des facteurs importants qui contrôlent l'évolution saisonnière des herbivores planctoniques;
2. réciproquement, les herbivores planctoniques et surtout les copépodes jouent un rôle limitant peu négligeable parmi les paramètres qui influencent l'évolution saisonnière du phytoplancton.

3. L'exploitation de la production primaire par les herbivores planctoni-
-ques semble intensive ;
4. il semble donc qu'une fraction réduite de la biomasse ou de la production algale puisse passer directement aux niveaux non planctoniques.

D. Discussion et comparaison à d'autres régions méditerranéennes.

La matière organique élaborée au niveau des producteurs primaires semble intensément exploitée par les consommateurs primaires zooplanctoniques. Nous rejoignons ici les conclusions de GREZE (1970): comparant sous cet aspect diverses zones de la Mer Noire à quelques stations effectuées en Mer Ionique et dans l'Océan Atlantique équatorial, l'auteur observait que le taux d'exploitation du phytoplancton par les herbivores planctoniques diminue parallèlement à une diminution du caractère néritique du milieu. La concordance déjà observée entre les biomasses relevées par GREZE et les nôtres en Mer Ionique ou à La Spezia se vérifie également à propos des rapports entre production primaire et production secondaire zooplanctonique. Ce rapport relative-
-ment faible caractérise la pauvreté planctonique de ces zones par rapport à la Mer Noire notamment. Cette exploitation intensive laisse présumer que le passage direct entre production primaire et niveaux non planctoniques est limité.

Les herbivores planctoniques semblent peu exploités par les carnivores du zooplancton; nos résultats diffèrent sur ce point des valeurs élevées déterminées par GREZE pour la biomasse et la production des consommateurs secondaires appartenant au zooplancton. Cette différence pourrait cependant s'expliquer par le fait que les organismes zooplanctoniques ont été différemment repartis entre les deux premiers niveaux hétérotrophiques. En effet, GREZE considère comme carnivores la moitié de la biomasse des Copépodes Acartia clausi, Oithona similis et Oithona minuta, l'autre moitié est considérée comme herbivores. Pour notre part, nous avons classé tous les copépodes comme herbivores. Les carnivores non copépodes communs à nos relevés et aux relevés de GREZE sont Sagitta setosa et les larves de Poissons. GREZE considère comme herbivores les larves de Mollusques et de Polychaetes que nous avons classées dans les carnivores.

Nous ne disposons pas de données suffisamment détaillées pour permettre une comparaison précise entre les deux séries de résultats; il apparaît cependant de part et d'autre, que le rôle des carnivores non copépodes est extrêmement réduit dans les transformations de la matière organique. En d'autres termes, les travaux de GREZE, comme les nôtres, démontrent que les Copépodes, grâce à quelques espèces dominantes, constituent le chaînon principal entre la production primaire et les niveaux non planctoniques de la chaîne alimentaire.

A partir de ces Copépodes, deux chaînes alimen--taires distinctes se développent: d'une part les consommateurs primaires sont exploités par des carnivores non planctoniques tels que larves de poissons, Sardines, Anchois , etc...; d'autre part une seconde chaîne trouve son origine dans les détritus organiques remis en solution par les producteurs primaires. Ces détritus pourraient supporter, en plus des Protozoaires, une série importante d'animaux non planctoniques tels que Polychaetes, Crustacés, Gastéropodes, Bivalves ou poissons détritivores qui sont eux-mêmes les proies d'un grand nombre d'espèces économiquement importantes. Les différentes substances organiques remises en solution par les herbivores supportent également une popula--tion bactérienne dense, dont le rôle, encore mal connu dans le recycla--ge de la matière organique, semble important (PERONI 1968, 1969, 1970).

GREZE (1970) ne mentionne pas la possibilité d'existence de cette seconde chaîne alimentaire, se limitant à signaler la présence dans le plancton d'un détritophage, Noctiluca miliaris, dont la biomasse peut dépasser la biomasse du phytoplancton; semblables détritivores n'ont pas été rencontrés dans notre plancton.

Nous avons vu précédemment que la composition numérique relative du zooplancton méditerranéen semble stable à travers différentes régions pour lesquelles des informations existent dans la littérature; il est donc probable que les résultats obtenus ici à propos des relations trophiques au niveau du zooplancton illustrent une situation généralisable à l'ensemble du bassin méditerranéen.

RESUME ET CONCLUSIONS.

Les données relatives aux fluctuations de la composition pondérale et numérique du zooplancton, analysées en fonction des relations trophiques entre les différents organismes, ont permis de déterminer:

1) les espèces quantitativement importantes dans la transformation de la matière organique,
2) la structure quantitative des réseaux alimentaires au cours des saisons.

Les différentes espèces peuvent être classées en 4 groupes en fonction de leur importance écologique et trophique:

1. espèces dominantes en nombre et en biomasse: Clausocalanus arcuicornis et Oithona helgolandica sont perennes, Centropages t. et Oncaea sp. saisonnières;
2. espèces à dominance pondérale élevée, à dominance numérique faible: Acartia clausi, Temora stylifera, Polychaetes et Chaetognathes;
3. espèces à dominance pondérale faible, à dominance numérique élevée: les Nauplii sont pérennes, les Tintinnides, Foraminifères, Acanthaires plus saisonnières, les Gastéropodes et le copépode Microsetella rosea sont moins fréquents;
4. espèces à dominance numérique et pondérale faible: Euterpina acutifrons, les Cladocères, Limacina i. et Siphonophores.

Il est à remarquer que seule une quinzaine d'espèces sur le total d'une centaine relevée prend une part quantitativement évaluable aux échanges trophiques au sein du plancton.

L'étude des fluctuations saisonnières dans la structure de la chaîne trophique permet de distinguer 4 réseaux alimentaires importants correspondant aux 4 saisons préalablement déterminées lors de l'étude de la répartition saisonnière du zooplancton. L'étude comparée de ces 4 réseaux alimentaires démontre que:

1.- le niveau hétérotrophique secondaire (carnivores) est extrêmement réduit au sein du zooplancton; il n'atteint une importance relative qu'au cours des seuls mois hivernaux;
2.- le niveau des herbivores, premier niveau hérérotrophique, est dominé par les Copépodes. Clausocalanus a., Centropages t. et Oitona h.

constituent la part la plus importante de la biomasse tout au long de l'année. Clausocalanus domine Centropages au cours des mois d'automne et d'hiver; la situation inverse se produit au printemps et en été. A ces 3 espèces pérennes, s'ajoutent Acartia clausi (hiver, printemps, été) Oncaea sp. et Creseis a. (automne). Ces 6 espèces sont donc responsables de la transformation de la plus grande part de la matière organique élaborée au premier niveau hétérotrophique;

3.- sur la plan de la constitution numérique, 3 espèces ou groupes dominent tout au long de l'année: Nauplii, Oithona et Clausocalanus. A ces 3 espèces s'ajoutent Oncaea sp. (été, automne, hiver), Centropages t. et les Protozoaires (printemps). A part les Nauplii et les Protozoaires, les espèces ci-dessus sont importantes également sur le plan de la constitution pondérale. Les Nauplii et Protozoaires, peu importants sur le plan de la quantité de matière élaborée, prennent probablement une part active dans les échanges trophiques; ils se nourrissent des plus petites algues et servent probablement eux-mêmes de nourriture à des carnivores de petites tailles qui pourraient être les stades juvéniles de carnivores importants sur le plan des échanges trophiques.

Les méthodes traditionnelles, consistant à déterminer la productivité d'une espèce à partir d'observations effectuées sur le développement d'une population dans le milieu naturel, ne peuvent être adoptées pour les zones de mer ouverte. En effet, l'hétérogénéité dans la distribution du zooplancton et l'influence du déplacement continuel des masses d'eau ne permettent pas d'échantillonner la même population d'un prélèvement à l'autre.

Une méthode de détermination de la productivité potentielle de chaque espèce considérée isolément, a été recherchée à partir d'observations en laboratoire. Des techniques de culture appropriées ont permis d'obtenir la reproduction et le développement des Copépodes les plus importants. Les temps de développement, de génération et la durée d'intermue ont été déterminés. Le temps de turn - over de la matière organique et la productivité potentielle journalière ont été calculés à partir des mesures de poids secs effectuées pour chaque stade de développement et des données relatives à la vitesse de développement.

Les résultats obtenus montrent que:

1.- les durées d'intermue moyennes des différents stades d'une même espèce sont semblables: variant de 1,3 à 1,8 jour;

2.- qu'il existe une grande variabilité individuelle dans la vitesse du développement des organismes d'une même espèce;

2.- que les temps de turn - over oscillent entre 3,5 et 8,6 jours et la productivité potentielle journalière entre 11,6 et 28,8 %. Ces valeurs varient peu en fonction des stades d'une même espèce ou entre espèces différentes.

Ces différents paramètres sont discutés en fonction des données de la littérature. Les valeurs obtenues ici se situent entre les valeurs les plus élevées obtenues par certains auteurs à partir de mesures effectuées dans des cultures en laboratoire d'espèces de mer plus riche et les valeurs relevées par quelques auteurs à partir de mesures effectuées en milieu naturel. Dans ce dernier cas, la production déterminée est réelle et non potentielle, mais les erreurs d'estimation sont nettement plus importantes.

A partir de la productivité potentielle déterminée en laboratoire pour les Copépodes et estimée à partir des données de la littérature pour les non copépodes, peu importants sur la plan des échanges trophiques, la production journalière potentielle en milieu naturel a été calculée pour chaque espèce de copépodes et pour les différents groupes du zooplancton considérés aux diverses saisons.

Les interactions entre les différents niveaux trophiques du zooplancton d'une part, entre ces niveaux et le niveau de la production primaire et les niveaux non planctoniques d'autre part, ont été recherchées à partir d'un modèle très simplifié. Trois paramètres y sont retenus: la biomasse et la production potentielle journalière de chacun des niveaux trophiques, la ration journalière présumée de chacun de ces niveaux.

L'étude de ces interactions nous amène aux observations suivantes:

1.- la biomasse des carnivores planctoniques représente généralement moins de 3 % de la biomasse des herbivores, excepté au cours des mois de décembre et janvier (respectivement 26,7 et 10,8 %);

2.- la ration journalière des carnivores planctoniques représente généralement moins de 20 % de la production des herbivores, excepté

en décembre et janvier (respectivement 69 et 106 %);

3.- la production des carnivores planctoniques représente moins de 5 % de la production des herbivores. La production des herbivores est donc excédentaire par rapport à la ration des carnivores planctoniques. Peu exploités par ceux-ci, les herbivores peuvent constituer une source de nourriture importante pour les carnivores non planctoniques.

4.- D'après les données publiées par BERNHARD et AL., au sujet de la biomasse et de la production des algues au cours des cycles saisonniers, la biomasse algale est du même ordre que la biomasse des herbivores. La production journalière algale ne peut assurer en permanence les besoins nutritionnels journaliers des herbivores qui contrôlent ainsi le développement de la population algale.

5.- Réciproquement la concentration algale contrôle la reproduction des herbivores, principalement copépodes, et par là leur biomasse dans le milieu.

Ces conclusions comparées aux rares données de la littérature montrent une large exploitation du niveau primaire par le premier niveau hétérotrophique. Ces deux niveaux se contrôlent mutuellement; le second niveau hétérotrophique est mal représenté au sein du plancton.

Le cheminement le plus probable de la matière organique à partir de la production primaire peut être défini comme suit: la production primaire est exploitée presqu'en exclusivité par les herbivores planctoniques, dominés par les Copépodes. Ces consomma--teurs primaires servent directenent de support alimentaire aux carnivores non planctoniques: Sardines, Anchois, larves de poissons, proies d'organismes plus importants. Les détritus organiques remis en solution par les herbivores pourraient être le point de départ d'une seconde chaîne alimentaire importante dans laquelle interviennent les bactéries et des détritivores servant à leur tour de support alimentaire à bon nombre de poissons d'intéret commercial.

CONCLUSIONS.

Nous tenterons une synthèse des résultats présentés dans cette étude en considérant successivement 3 aspects:

1.- la recherche des méthodes adéquates,

2.- la description précise de la structure du zooplancton,

3.- l'analyse des interactions trophiques entre les différents groupes d'organismes.

Nous chercherons en outre à déterminer la mesure dans laquelle nos conclusions sont généralisables à l'ensemble du bassin méditerranéen et nous tenterons de dégager l'orientation à donner aux recherches ultérieures dans les différents domaines abordés ici.

Aspect méthodologique.

Le nouvel échantillonneur (Delfino I) et les méthodes de prélèvement, de dénombrement et de mensuration des organismes décrites ici ne donnent qu'un minimum d'erreur dans l'évaluation numérique du zooplancton. L'échantillonneur doit être tracté à une vitesse de 4 à 5 noeuds, sur des distances de plusieurs kilomètres, il doit porter des filets à ouverture de maille réduite (de 21 à 71 μ) et seuls les organismes de taille supérieure au minimum de rétention du filet doivent être pris en considération lors du comptage. Ne pas respecter l'une ou l'autre de ces conditions peut affecter les résultats d'erreurs considérables. Il est donc exclu de vouloir aborder l'étude quantitative du zooplancton à l'aide de l'appareillage et des méthodes traditionnels généralement en usage en Méditerranée.

La mensuration des organismes en cours de comptage allonge les opérations de dénombrement des échantillons, elle présente cependant l'avantage de fournir une détermination immédiate de la biomasse de l'organisme par l'intermédiaire des corrélations entre longueur et poids sec établies pour la plupart des espèces importantes du zooplancton méditerranéen.

Ce mode de détermination de la biomasse atteint une précision à laquelle ne peuvent prétendre les estimations de poids frais obtenues par des mesures volumétriques sur le plancton total ou

organismes isolés généralement en usage.

Exprimées en pourcentage du poids sec, les teneurs en Carbone, en Azote et le rapport C/N s'avèrent extrêmement stables pour une même espèce au cours des saisons. La connaissance du poids sec conduit donc automatiquement à une détermination des quantités de C et de N qu'il représente. Des rapports semblables, moins précis cependant, permettent également une approximation des quantités d'Hydrogène et d'eau présentes dans le plancton. Il est permis de penser que ces rapports déterminés à partir du zooplancton de 2 zones étudiées ici puissent être adoptés pour l'ensemble du plancton méditerranéen.

La détermination de la productivité aux différents niveaux trophiques requiert la connaissance de certains paramètres tels que durée de développement des espèces, courbes de croissance, durée de recyclage qui, vu l'hétérogénéité dans la microdistribution des organismes et le transport permanent des populations par les microcourants, ne peuvent être déterminés avec précision sur des populations naturelles. Les méthodes de culture adoptées dans ce travail permettent l'étude expérimentale de ces paramètres sur les Copépodes les plus importants maintenus en état de se développer et de se reproduire au cours de nombreuses générations successives. Ces cultures ouvrent la voie à une expérimentation concernant les problèmes nutritionnels et métaboliques peu connus pour les Copépodes en général, pour les espèces méditerranéennes en particulier.

Un certain nombre de problèmes intéressants ont été mis en évidence au cours de ce travail sans pouvoir être abordés par manque de techniques adéquates. Deux de ces problèmes semblent extrêmement importants: l'étude de la microdistribution du zooplancton et le rôle des déchets organiques particellaires dans la chaîne alimentaire marine; ils demandent la mise au point de nouvelles méthodes.

Un appareil est à l'étude pour les recherches sur la microdistribution. Il consiste en une modification du " Continuous sampling Recorder " de HARDY (1936). Des résultats préliminaires montrent que l'hétérogénéité dans la microdistribution des organismes est telle que certaines modifications saisonnières ou spaciales, attribuables à des modifications physico-chimiques ou biotiques du milieu, ne pourraient être qu'un simple effet de hasard dû au choix de l'époque et du lieu d'échantillonnage.

Ces observations préliminaires nous ont fait adopter une stratégie d'échantillonnage garantissant pour chaque campagne un grand nombre de prélèvements représentatifs d'un volume important de mer dans lequel la distribution est hétérogène. Ces observations démontrent en effet que les conclusions que l'on pourrait tirer de l'étude d'échantillons prélevés périodiquement en une seule station sont peu représentatives d'une situation générale .

L'étude de la microdistribution du zooplancton, effectuée parallèlement à l'étude de la microdistribution du phytoplancton, fournira de précieux renseignements sur les relations trophiques détaillées entre proies et prédateurs dans le milieu naturel; relations dont l'ignorance actuelle limite notre compréhension des interactions trophiques détaillées au sein du plancton.

L'étude de la distribution et du rôle des particules organiques dans la chaîne alimentaire est plus complexe. On a vu que la plus grande partie de la production primaire retourne probablement au milieu sous forme de déchets après ingestion par les Copépodes constituant le majeure partie des herbivores planctoniques. Une grande part de ces déchets pourrait se trouver à l'état particellaire et supporter une chaîne alimentaire annexe importante. L'étude de la distribution de ces déchets ne peut se concevoir au moyen des techniques de filtration et de comptage adoptées pour le phytoplancton ou le zooplancton. Le développement croissant des compteurs électroniques de particules, capables de distinguer entre particules de dimensions différentes, incite à orienter la recherche méthodologique vers l'adaptation au milieu marin de ces techniques de comptage automatique.

Aspect descriptif.

Pour la première fois, à notre connaissance, l'ensemble du zooplancton a été étudié dans une région méditerranéenne sous ses trois aspects quantitatifs fondamentaux: composition numérique, composition pondérale et productivité.

Bien que très peu de recherches quantitatives aient été effectuées en Méditerranée et que les résultats issus de ces recherches soient difficilement comparables à cause de différences d'ordre méthodologique , il semble que nos observations illustrent certaines situations qui pourraient caractériser l'ensemble du bassin méditerranéen.

Nous avons démontré qu'une quinzaine d'espèces seulement peuvent être considérées comme quantitativement importantes dans le cadre des échanges trophiques. Les Copépodes constituent en permanence plus des 75 % de la biomasse ou du nombre des herbivores du zooplancton. Clausocalanus arcuicornis, Centropages typicus, Oithona helgolandica dominent tout au long de l'année. Acartia clausi, Oncaea sp. et Temora stylifera ont des biomasses proportionnellement élevées à certaines saisons. Parmi les herbivores non copépodes, Creseis acicula et Oikopleura sp.ont une biomasse dépassant, sporadiquement seulement, les 5 % de la biomasse totale. Ces 8 espèces sont donc responsables de l'élaboration et de la transformation de la plus grande part de la matière organique au second niveau trophique. En dehors de ces espèces pondéralement importantes, seuls les Nauplii de Copépodes et les Protozoaires contribuent significativement à la constitution numérique de l'échelon herbivore. Les carnivores Chaetognathes, Polychaetes et Siphonophores représentent rarement plus que quelques pour-cents du nombre total des organismes. Leur biomasse constitue généralement moins de 3 % de la biomasse de l'ensemble du zooplancton.

Comparant ces résultats aux données de la littérature, on a observé que le zooplancton étudié ici s'identifie, tant par sa composition faunistique que par l'abondance relative des différentes espèces, au zooplancton des quelques communautés néritiques étudiées en Méditerranée. Ces communautés néritiques méditerranéennes s'incluent à leur tour (GAUDY 1970) dans l'ensemble des communautés néritiques mondiales (BJORNBERG 1963) caractérisées par un nombre réduit d'espèces dominantes qui, indépendamment des régions considérées, appartiennent aux mêmes genres ou à des genres voisins.

Sur le plan de la constitution quantitative, la comparaison peut être étendue à la province océanique. En effet, les quelques travaux quantitatifs effectués en Province océanique méditerranéenne montrent que la plupart des espèces qui y dominent (Copépodes notamment) figurent dans la liste des espèces que nous considérons ici comme quantitativement prépondérantes. Par ailleurs, l'importance numérique relative des différents groupes systématiques (Copépodes, Chaetognathes, Mollusques, etc...) ou trophiques (Carnivores, Herbivores) sont sensiblement du même ordre. Il ne semble donc pas que sur le plan de la structure de la chaîne alimentaire au niveau du zooplancton, la

distinction entre région néritique et province océanique puisse être aussi nette que ne le suggèrent les différences faunistiques établies sur l'ensemble des espèces. Comme le suggère le travail de GREZE (1970) les différences trophiques entre ces deux milieux se marqueraient principalement par une exploitation de plus en plus intensive de chaque niveau trophique au fur et à mesure que s'atténue le caractère néritique du milieu. En d'autres mots, les différences sur le plan trophique entre régions néritiques et milieu océanique seraient plus marquées sur le plan des relations quantitatives que qualitatives entre les niveaux trophiques. Les réseaux alimentaires critiques, définis dans cette étude pour la région de La Spezia, pourraient donc être caractéris-tiques de l'ensemble de la Méditerranée.

L'évolution saisonnière dans la constitution quantitative du zooplancton est bimodale. Les maxima, soit en nombre d'organismes, soit en biomasse, apparaissent en mars - avril et en septembre - novembre, les minima au cours des mois d'été (juin à août) et d'hiver (décembre à février). Bien que le présent travail n'ait pas été orienté vers l'étude autoécologique des différentes espèces, les observations effectuées ici rejoignent généralement les descriptions de cycles annuels présentées dans la littérature pour les espèces isolées.

Dans le plancton de La Spezia, certaines espèces dominantes se succèdent d'une saison à l'autre. L'étude de ces modifications permet de distinguer 4 réseaux alimentaires correspondant aux 4 saisons de l'année. Ces réseaux ont des caractères communs remarquables: 3 ou 4 espèces herbivores (Copépodes) constituent à elles seules la presque totalité de la biomasse ou du nombre total des organismes présents; les carnivores ne constituent qu 'une faible proportion du zooplancton total. Les résultats exposés dans la littérature à propos de la constitution numérique du zooplancton dans les régions néritiques ou océaniques méditerranéennes permettent de supposer une structure comparable des réseaux alimentaires considérés aux niveaux planctoniques.

Considéré dans son ensemble, le zooplancton méditerranéen comporte une prédominance de formes subtropicales (M.L. FURNESTIN 1968); cet aspect subtropical se marque par certains caractères mis en évidence dans ce travail, notamment par la stabilité relative dans les dimensions moyennes et la composition chimique élémentaire (Carbone, Hydrogène, Azote et eau) des Copépodes au cours du cycle saisonnier.

Il apparaît par ailleurs que les différentes espèces à carapace calcaire ont une composition chimique élémentaire similaire, il en est de même pour les espèces à peau molle. Il n'existe pas dans la littérature de données relatives à la composition chimique élémentaire du zooplancton méditerranéen, cependant l'analyse des résultats publiés pour d'autres mers permet de vérifier que pareille stabilité ne s'observe que dans les régions où l'amplitude des variations de température est du même ordre qu 'en Méditerranée. Cette stabilité pourrait être une caractéristique de l'ensemble du zooplancton méditerranéen. Il serait intéressant de vérifier cette hypothèse en étendant l'analyse chimique aux constituants minéraux ou organiques les plus importants; si elle se vérifie, elle faciliterait grandement l'approche de certains problèmes liés au métabolisme général des organismes planctoniques.

La plupart des déterminations de biomasses effectuées en Méditerranée concernent les différentes régions du bassin occidental ; dans la zone de La Spezia, la biomasse du zooplancton total fluctue entre les limites de 5,6 et 43,8 mg de matière sèche par mètre cube. Les mesures peu nombreuses dont nous disposons ne permettent pas de penser qu'il y ait une différence notable entre cette zone et le Golfe de Tarante. Ces fluctuations annuelles sont du même ordre de grandeur que les fluctu--ations observées dans les régions les plus pauvres du bassin oriental. En dehors de données anciennes (LOHMAN 1889 et JESPERSEN 1923), il n'existe pas d'évaluations de biomasse permettant de comparer les différentes régions du bassin occidental. Selon ces auteurs, la biomasse n'augmenterait que de 5 fois en passant du Glofe de Gênes, région déshéritée, à la Mer Ibérique, une des zones les plus riches. Cette faible marge de variation, si elle se vérifie encore actuellement, permet une généralisation intéressante des observations relatives à l'étude des interactions trophiques au niveau du plancton.

Aspect analytique.

Nous avons tenté de déterminer quantitativement les relations trophiques caractérisant les premiers niveaux de la chaîne alimentaire marine. Vu le manque d'informations sur les aspects quantitatifs et qualitatifs de la nutrition des espèces méditerranéennes, sur leur métabolisme, leur durée de recyclage et leur productivité, cette étude présente un caractère exploratoire; sa pricipale utilité sera de fixer un cadre pour les recherches ultérieures et de mettre en évidence

les problèmes les plus actuels tout en suggérant des voies d'approche pour leur étude.

Les interactions trophiques ont été analysées sur la base d'un modèle simple dans lequel chaque niveau est considéré globalement. Trois paramètres interviennent: la biomasse, la productivité et la ration journalière de chacun des niveaux trophiques.

L'application de ce modèle comporte cependant certaines limitations. Nous avons vu que la biomasse peut être déterminée avec exactitude; il n'en est pas de même pour la productivité et la ration journalière pour lesquelles l'expérimentation en milieu naturel semble inadéquate. Les valeurs que nous avons retenues pour ces deux paramètres sont donc des estimations obtenues en conditions expérimentales reproduisant imparfaitement les conditions ambiantes naturelles. Il est connu cependant qu'une modification des facteurs écologiques du milieu (qualité et quantité de nourriture à disposition, température, etc...) influence directement ces deux paramètres. Seules des études expérimen--tales plus poussées conduites en ce sens sur les espèces actuellement cultivables permettront peut-être de préciser ces effets.

Le fait en outre de considérer comme un ensemble les organismes appartenant au même niveau trophique est une simplification qui, bien qu'admissible dans l'état actuel de nos connaissances, est arbitraire et devra être abandonnée dans la suite. En effet, le même organisme peut appartenir à différents niveaux; il est de plus évident que les organismes d'un même niveau ne se nourrissent pas indifféremment de l'ensemble des organismes du niveau directement inférieur. Chaque niveau doit être considéré comme un agrégat de formes distinctes par leur régime alimentaire et s'incluant chacune dans une niche écologique particulière. Il est donc souhaitable dans l'avenir de pouvoir considérer les interactions trophiques au niveau de l'espèce, comme l'ont fait certains auteurs (CUSHING 1959, Mc ALLISTER 1970, PALOHEIMO et DICKIE 1970 etc...) pour des espèces privilégiées ou dans le cas d'un modèle mathématique théorique difficile à éprouver expérimentalement.
Nos connaissances actuelles sur les régimes alimentaires qualitatifs et quantitatifs des organismes les plus importants du plancton méditerra--néen ne permettent pas d'aborder cette étude de détail.

L'analyse de nos résultats expérimentaux suggère une exploitation intensive du niveau primaire (phytoplancton) par les

herbivores planctoniques principalement constitués de Copépodes répartis en quelques espèces. Nous rejoignons ainsi une observation récente de GREZE (1970) dans le bassin oriental. Il est probable que ces deux niveaux contrôlent mutuellement leur propagation saisonnière. Cette exploitation intense laisse peu de possibilités pour un passage direct de la matière élaborée au niveau primaire vers les niveaux trophiques non planctoniques; par contre une partie importante de la production primaire retourne directement au milieu comme déchet après ingestion par les herbivores. Les carnivores planctoniques jouent un rôle négligeable dans le transfert de la matière organique, laissant présumer l'existence de rapports directs proie - prédateur entre les herbivores et les carnivores planctoniques.

Ces observations montrent donc une chaîne alimentaire étroitement articulée sur les Copépodes. Ces organismes représentent d'une part le trait d'union le plus important entre production primaire et carnivores non planctoniques, parmi lesquels se classent de nombreuses larves de poissons, de crustacés et certains poissons commerciaux tels que Sardines et Anchois, d'autre part il est permis de penser que par l'intermédiaire des résidus de leur nutrition, les Copépodes assurent le départ d'une chaîne annexe dans laquelle interviennent les bactéries et certains organismes macroscopiques tels que Bivalves, Echinodermes ou certains poissons, comme les Mulets, directement consommés par l'homme.

AUTEURS CITES.

ADAMS, J.A., & J.H. STEELE, 1966. Shipboard experiments on the feeding of Calanus finmarchicus (GUNNERUS). In: Some contemporary studies in marine science. Ed. by H. Barnes. Allen et Unwin, London, 19 - 35.

ANONYMES, 1969. Zooplankton sampling monographs on Oceanographic methodology. Unesco.

ANRAKU, M., 1964.Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. J. oceanogr. Soc. Japan "20, 19-29.

BEERS, J.R., 1966. Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea off Bermuda. Limnol. Oceanogr. 11, 520-528.

BEERS, J.R., & G.L. STEWART , 1967. Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current. J. Fish. Res. Bd Can., 24. 2.053-2.068.

BEERS, J.R., & G.L. STEWART , 1969. The vertical distribution of micro-zooplankton and some ecological observations. Journ. Cons. int. Explor. Mer. Vol 33 n° 1.

BEERS, J.R., & G.L. STEWART , 1971. Micro-zooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific. Deep - Sea Research. Vol. 18 n° 9, 871-883

BERNARD,M., 1955. Etude préliminaire quantitative de la répartition saisonnière du zooplancton de la baie d'Alger. 1.Années 1951 à 1953. Ann. Inst. Ocean. Monaco 1.065.

BERNARD, M., 1958. La production hivernale et printannière du plancton à Alger. Premières observations. Comm.int.Explor.Sci.Mer Médit. Rapp. Proc. verb., 14: 157-165.

BERNARD, M., 1961. Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée Euterpina acutifrons CLAUS, Pelagos 1, 35-48.

BERNHARD, M., 1967. Studies on the radioactive contamination of the sea. Annual Report 1966. RT/BIO (67) 35, EUR 3635,e.

BERNHARD, M., V. BOFFI , A. LUCARELLI , L. RAMPI , U. MELCHIORRI , A. BENEDETTI , 1963. Rapporto sull' attivita' scientifica e tecnica del Laboratorio per lo Studio della Contaminazione radioattiva del Mare. RT/BIO (63) 8. 1-178.

BERNHARD , M. P. CAGNETTI , A. NASSOGNE , C. PERONI , A. PIRO & A. ZATTERA , 1971. Radioecological investigations in the Gulf of Taranto. Preliminary estimation of the receptivity for low level radioactive wastes of the site in the Gulf of Taranto. Compte rendus du Symposium sur la Radioécologie appliquée à la protection de l'homme et de son environnement. Rome 7-10 sept. 1971. EURATOM (à paraître).

BERNHARD, M. & A. NASSOGNE, 1968. Influence of pore size of plankton nets and towing speed on the sampling performance of a high - speed sampler (Delfino I). IABO Meeting design and analysis in plankton sampling 21-24 may 1968. Pres. at Woods Hole Mass. U.S.A.

BERNHARD, M., A. NASSOGNE & A. ZATTERA, 1970 . Preliminary results on the critical food chains of the ecosystem in the vicinity of the pipeline of the Trisaia Center. Pres. at XXII Congres-Assemblée plénière du CIESM. Comité de la Radioactivité. Rome décembre 1970.

BERNHARD, M. & L. RAMPI, 1965.Ho rizontal microdistribution of marine phytoplankton in the Ligurian Sea. Botanica Gothoburgensia III. Proc. Fifth Mar. Biol. Symp. Göteborg, 13-24.

BERNHARD, M. & L. RAMPI, 1967. The annual cycle of the Utermöhl - phytoplankton in the Ligurian Sea in 1959 and 1962. Pubb. Staz. Zool. Napoli, 35. 137-169.

BERNHARD, M., L. RAMPI & A. ZATTERA, 1967. A phytoplankton component not considered by the Utermöhl method. Pubb. Staz. Zool. Napoli 35. 170-214.

BERNHARD, M.,& A. NASSOGNE, 1972. Influence of pore size and towing speed on the sampling performance of two high speed samplers (Delfino I and II) and its consequences for the assessment of plankton populations. In press.

BERNHARD, M., L. RAMPI & A. ZATTERA , 1967. Original data of a phytoplankton component not considered by the Utermöhl method. Technical Report RTI/ LCM (67) 7.

BERNHARD, M., L. RAMPI & A. ZATTERA , 1969. La distribuzione del phytoplankton nel Mar Ligure. Proc. I Congresso della Soc. It. di Biologia Marina, Livorno (In press).

BERNHARD, M., A. ZATTERA & P. FILESI , 1966. Suitability of various substances for the use in the culture of marine organisms. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 35. 89-104.

BJORNBERG, T.K.S., 1963. On the marine free-living copepodes off Brazil. Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo. 13 ( ), 3-142.

BROCKSEN, R.W., G.E. DAVIS & C.E. WARREN , 1970. In marine food chain. Ed. by J.H.Steele, Oliver and Boyd. Edinburgh.

BURNS, CAROLYN & F.H. RIGLER, 1967. Comparison of filtering rates of Daphnia rosea in lake water and in suspensions of yeast. Limnol. Oceanogr. 12. 492-502

CONOVER, R.J., 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. VI - Biology of Acartia clausi and Acartia tonsa. Bull. Bingh. oceanogr. Coll., 15. 156-233

CONOVER, R.J., 1959. Regional and seasonal variation in the respiratory rate of marine copepods. Limnol. Oceanogr. 4. 259-268

CONOVER, R.J. 1962.Metabolism and growth in Calanus hyperboreus in relation to its life cycle. Cons. perm. int. Explor. mer. Rapp. Proc. verb. 153. 190-197.

CONOVER, R.J., & E.D.S. CONER, 1968. Respiration and Nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. J. mar. biol. Ass. U.K. 48. 29-48.

CORKETT C.J. & D.L. URRY, 1967. Observations on the keeping of adult female Pseudocalanus elongatus under laboratory conditions. J. mar. biol. Ass. U.K. 28. 97-107.

CURL, H., Jr. 1962,a. Analyses of carbon in marine plankton organisms. J. Marine Res. 20. 181-188.

CURL, H., Jr. 1962,b. Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels in continental shelf waters south of New York. Rappt. Proces-Verbaux Reunions, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer, 153. 183-189.

CUSHING, D.H. 1959. On the nature of production in the sea. Fish.Invest., London, Ser. II, 22 (6), 40 pp.

CUSHING, D.H. & T. VUCETIC, 1963. Studies on a Calanus patch. III The quantity of food eaten by Calanus finmarchicus. J. mar. biol. Ass. U.K. 43. 349-371.

DEEVEY, G.B., 1948. Zooplankton of Tisbury Great Pound. Bull. Bingham. oceanogr. Coll. 12. 1-44.

DEEVEY, G.B., 1960,a. The zooplankton of the surface waters of the Delaware Bay region. Id. 17. 1-53.

DEEVEY, G.B., 1960,b. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in lenght of marine copepods in some Eastern American and Western European waters. Id. 17. 54-86.

DEEVEY, G.B., 1964. Variations in lenght of Sargasso Copepods. J. mar. biol. Ass. U.K. 44.

DEEVEY, G.B., 1966. Seasonal variations in lenght of copepods in South Pacific New Zealand waters. Aust. J. mar. Freshwat. Res. 17. 155-188.

DELLA CROCE, N., 1952. Variazioni stagionali dello zooplancton di superficie pescato a Punta del Mesco (La Spezia) tra il 15.10.49 e il 30.3.51. Boll. Mus. Ist. Biol. Università Genova. 24. 87-116.

DELLA CROCE, N., 1959. Copepodi pelagici raccolti nelle crociere talassografiche de " Robusto " nel Mar Ligure ed alto Tirreno. Id. 29. 29-114.

DELLA CROCE, N., 1963. Popolamente planctonico del basso Tirreno. (I e II Crociere dell' anno geofisico internazionale 1957-1958.) Id. 32 (190) 43-67

DELLA CROCE, N., 1965. Composizione del popolamento a copepodi delle zooplancton ligure. Comm.int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. proc. verb. 18 (2) 417-419.

DEVEZE, L., 1959. Cycle biologique des eaux et Ecologie des populations planctoniques. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 25 (fasc. 15), 220 pp.

DIMOV in SKOLKA, 1971. Rapport sur les travaux concernant la planctonolo-gie méditerranéenne publiés entre octobre 1966 et octobre 1968 (Mer Méditerranée orientale, Mer Noire, Mer d'Azof). Rapp.Comm. int. Mer Méditerranée.

EDMONSON, W.T., 1960. Reproductive rates of rotifers in natural populations. Mem. Ist. Ital. di Idrobiol. 12. 21-77.

EDMONSON, W.T., G.W. COMITA & C.G. ANDERSON, 1962. Reproductive rate of copepods in nature and its relation to phytoplankton population. Ecol. 43. 625-634.

EDMONSON, W.T. & G.G. NINBERG, 1970. A manual on methods for the assesment of secondary productivity in fresh waters. I.B.P. Handbook n° 17. Blackwell Scientific Publications Oxford and Edinburgh.

EHRHARDT, J.P., 1967. Contribution à l'étude du plancton superficiel du Canal de Sardaigne et de la Mer Sud-tyrrhénienne. Cah. Océanogr. 19, (8-10). 657-921.

EL MAGHRABI, A.M., 1965. The seasonal variations in lenght of some marine planktonic copepods from the Eastern Mediterranean at Alexandrie. Crustaceana, 8 (1). 37-47.

FILTEAU, G. & J.L. TREMBLAY, 1953. Ecologie de Calanus finmarchicus dans la Baie des chaleurs.Le Naturaliste Canadien, 80 (1-2) 82 pp.

FRASER, J.H., 1936. The occurence, ecology and life history of Tigriopus fulvus (FISCHER). J. mar. biol. Ass. U.K. 20. 532-536.

FROST, B. & A. FLEMINGER, 1968. A revision of the genus Clausocalanus. Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. 12. 235 pp.

FUDGE, H., 1968. Biochemical analysis of preserved zooplankton. Nature Vol. 219. July 27.

FURNESTIN, M.L., 1960. Zooplancton du Golfe du Lion et de la côte orientale de Corse. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 24 (2). 153-252.

FURNESTIN, M.L., 1965. Le zooplancton de la Méditerranée (bassin occidental). Cons. int. Explor. Mer, Comité du plancton, 36. 41 pp.

FURNESTIN, M.L., 1968. Le zooplancton de la Méditerranée (bassin occidental). Essai de synthèse. J. Cons. int. Expl. Mer. Vol. 32 n° 1.

FURNESTIN, M.L., 1971. Rapport sur les travaux concernant la planctonolo-gie méditerranéenne publiés entre octobre 1966 et octobre 1968 (Mer Adriatique). Rapp. Comm. int. Mer. Médit. 20, 2.113 pp.

FURNESTIN, M.L., 1971. Rapport sur le plancton. Rapp. et Proc. verb. Cons. int. Explor. Mer. Vol. 159, 1970.

GAUDY, R., 1962. Biologie des Copépodes pélagiques du Golfe de Marseille. Rec. Trav. St. Mar , Endoume, 27 (fasc.42). 93-184.

GAUDY, R., 1963. Sur la présence à Marseille d'espèces planctoniques indicatrices d'eaux d'origine atlantique. Comm. int. Explor. sci. Mer. Médit., Rapp. proc. verb. 17 (2). 539-543.

GAUDY, R., 1970. Contribution à la connaissance du cycle biologique et de la physiologie des Copépodes du Golfe de Marseille. Thèse Université d'Aix - Marseille II.

GAUDY, R. & G. SEGUIN, 1964. Note sur la répartition annuelle des Copépodes pélagiques des eaux de Dakar. Rec. Trav. St. Mar. Endoume, 34 (fasc. 50). 211-217.

GHIRARDELLI, E., 1971. Rapport sur les travaux concernant la planctonolo-gie méditerranéenne publiés entre octobre 1966 et octobre 1968 (bassin occidental). Rapp. Comm. int. Mer. Médit. 20,2. 141-146.

GIBBONS, S.G., 1933. A new type of Sampler for use in the quantitative analysis of plankton collections. J. Cons. int. Exp. Mer. 8. 195-200.

GILAT, E., 1967. On the feeding of a benthonic copepod, Tigriopus brevicornis O.F. MÜLLER. Sea Fish. Res. Sta. Haffa, 45.

GILAT, E., J.E. KANE & J.C. MARTIN, 1965. Study of an ecosystem in the Coastal waters of the Ligurian Sea II. Surface zooplankton. Bull. inst. Oceanogr. Monaco, 65 (1353) 56 pp.

GIRON, F., 1963. Copépodes de la Mer d'Alboran (Campagne du Président Th. Tissier, juin 1957). Rev. Trav. inst. Pêches marit. 27 (4). 355-402.

GOLDBERG, E.D., 1968. Review of trace element concentrations in marine organisms. Puerto Rico Nuclear Center.

GREZE, V.N., 1970. The biomass and production of different trophic levels in the pelagic communities of south seas. In Marine food chain ed. by J.H. Steele , Oliver and Boyd, Edinburgh.

GREZE, V.N. & BALDINA, E.P.,1964 in GAUDY 1970. Changements de population et production annuelle d'Acartia clausi et Centropages kröyeri dans la zone néritique de la Mer Noire (en russe). Trudy Sevastopol Biol. St., 17. 149-161.

GREZE, V.N., E.P. BALDINA & O.K. BILEVA, 1968. Production of planktonic copepods in the Neritic zone of the Black Sea. Oceanology 8 (6). 839-843.

HILLBRICHT - ILKOWSKA, A., 1967. Attempt at evaluation of the production and turnover of plankton rotifers on the example of Keratella cochlearis (GOSSE). Bull. Acad. Pol. Sc. Cl. II 11.36-40.

HALL, D.J., 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of Daphnia galeata mendotae. Ecol.45. 94-112.

HALL, D.J., W.E. COOPER & E.E. WERNER, 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. Limn. Ocean. 15. 839-928.

HANSEN, V.K. & K.P. ANDERSEN, 1962. Sampling the smaller zooplankton Rappt. Procès verbaux Réunions Conseil Perm. Intern. Exploration Mer 153. 39-47.

HARDY, 1936. The continuous plankton recorder: A new method of survey. Rapp. Pr. Verb. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 95. 35-47.

HARRIS, E. & G.A. RILEY, 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952 - 1954 VIII. Chemical composition of the plankton. Bull. Bingham Oceanog. Collection, 15. 315-323.

HEINLE, D.R., 1966. Production of a calanoid copepod Acartia tonsa in the Patuxent River estuary. Chesapeake Sci.,7. 59-74.

HEINLE, D.R., 1969 a. Culture of calanoids in synthetic sea water. J. Fish. Res. Bd. Can., 26. 150-153.

HEINLE, D.R., 1969 b. Effects of temperature on the population dynamics of estuarine copepods. Ph. D. Thesis, Univ. of Maryland, College Park, 132 pp.

HEINLE, D.R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of Calanoid Copepods. Helgoländer wiss. Meeresunters 20. 360-372.

HURE, J. & B. SCOTTO di CARLO, 1968. Comparazione tra lo zooplancton del Golfo di Napoli e dell'Adriatico meridionale presso Dubrovnik I. Copepoda. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 36. 21-102.

HUTCHINSON, G.E., 1951. Copepodology for ornithologist. Ecology, 32. 572-577.

HUXLEY, J.S., 1932. Problems of relative growth. London Methuen and Co. 276 pp.

JACOBS, J., 1961. Laboratory cultivation of the marine copepod Pseudodiaptomus coronatus WILLIAMS. Limnol. Oceanogr, 6. 443-446.

JESPERSEN, P., 1923. On the quantity of macroplankton in the Mediterranean and Atlantic. Rep. Dan. Ocean. Esp. Medit.,3:(3).

JOHANNES, R.E., 1964. Phosphorus excretion and body size in marine animals: microzooplankton and nutrient regeneration. Science 146. 923-924.

JØRGENSEN, C.B., 1966. Biology of suspension feeders. Pergamon, Oxford, 357 pp.

KAMSHILOV, M.M., 1951. Determination of the weight of Calanus finmarchicus (GUNNER) on the basis of body lenght mesurement. Translated from russian by J.B.L. MATTHEWS. Edinburgh Oceanographic Laboratory 1963.

KATONA, K. & C.F. MOODIE, 1969. Breeding of Pseudocalanus elongatus in laboratory. J. mar. biol. Ass. U.K., 49. 743-747.

KREY, J., 1958.Chemical determinations of net plankton, with special reference to equivalent albumin content. J. Marine. Res., 17. 312-324.

LEVEAU, M., 1965. Contribution à l'étude des Ostracodes et Cladocères du Golfe de Marseille. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 37 (fasc. 53)161-246.

LOHMANN, H. 1889 in TREGOUBOFF. Planctonologie méditerranéenne. Histoire et programme. Vie et Milieu 1952 Supp. (2). 72-85.

LOHMANN, H., 1909 in M.L. FURNESTIN. Le zooplancton de la Méditerranée. J. Cons. Explo. mer. Vol. 32 n° 1,1968.

LOVEGROVE, T., 1962. The effect of various factors on dry weight values. Cons. int. Explor. Mer, Rapp. Proc. verb., 135. 86-91.

LUND, J.W.G., C. KIPLING & E.D. LE CREN, 1958. The inverted microscope method of estimating algae numbers and statistical basis of estimations by counting. Hydrobiologia 11. 143-170.

MALOVITSKAIA, L.M. & S.D. JURALEVA, 1967 in SKOLKA 1971. Rapport sur les travaux concernant la planctonologie méditerranéene publiés entre octobre 1966 et octobre 1968 (Méditerranée orientale, Mer Noire, Mer d'Azof). Rapp. Comm. int. Mer Médit.

MARSHALL, S.M. , A.G. NICHOLL & A.P. ORR, 1934. On the biology of Calanus finmarchicus V. 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. & A.P. ORR, 1955. The biology of a marine copepoda. Oliver, Boyd ed., London.

MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1966. Respiration and feeding in some small copepods. J. mar. biol. Ass. U.K.,46. 513-530.

MARSHALL, J.S., 1962. The effect of continuous gamma radiation on the intrinsic rate of natural increase of Daphnia pulex. Ecol,, 43. 598- 607.

MARSHALL, N.B. 1958. Aspects of deep sea biology. Ed. Hutchinson, London.

MASSUTI, M., 1942. Contribucion al estudio del plancton del Mediterraneo occidental. Los copepodos de la bahia de Palma de Mallorca. Trab. Inst. José de Acosta, 1.

MAZZA, J. 1964. Premières observations sur les valeurs de poids sec chez quelques Copépodes de Méditerranée. Rev. Trav. Inst. (Scient. techn.) marit., 28. 293-301.

MAZZA, J., 1967. Les copépodes pélagiques en Méditerranée occidentale (Développement post-larvaire - Biologie - Ecologie). Thèse Doct. Aix - Marseille.

Mc ALLISTER, C.D., 1970. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In Marine food, ed. by J.H.STEELE, OLIVER and BOYD. Edinburgh.

Mc LAREN, I.A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. J. Fish. Res. Bd. Canada, 20. 685-727.

Mc LAREN, I.A., 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity of the Copepod Pseudocalanus. Limnol. Oceanogr., 10. 528-538.

MÖLLER, F. & A. NASSOGNE., 1972. Etude comparative des corrélations taille - poids établies pour différents Copépodes méditerranéens. En préparation.

MULLIN, M. & E.R. BROOKS., 1967. Laboratory culture, growth rate and feeding behavior of a planktonic marine copepod., Limnol. Oceanogr., 12. 657-666.

NAKAI, 1942 in OMORI, M., 1969. Weight and chemical composition of some oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. Marine Biology, Vol. 3 n°1. May 69.

NASSOGNE, A. 1969. La coltura dei copepodi in laboratorio. Proc. of the 1st Congress of the Societa Italiana di Biologia Marina.

NASSOGNE, A., 1969. Influence of food organisms on the development and culture of pelagic copepods. Pres. Symp. Helgoland Wiss. Meeresunters. 333-345.

NASSOGNE, A. & M. BERNHARD, 1968. Echantillonnage quantitatif du zooplancton. Pres. Plankton Com. CIESM, Monaco.

NASSOGNE, A. & M. BERNHARD., 1969. Campionamento quantitativo di zooplankton con un campionatore ad alta velocita. Pres. at 1° Congre--so della Societa di Biologia Marina. Livorno, Italy, 3-5 juin 1969.

NASSOGNE, A. 1970, in BERNHARD, M., 1970. Studies on the radioactive contamination of the sea. Annual Report 1970. RT/BIO (71) 4. EUR. 4701 e.

NEUNES, H.W., 1965. A simple key for common pelagic mediterranean copepods. A simple tool for the identification of species and radioaccumulation studies. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 34. 462-475.

NEUNES, H.W., 1965. On the construction of simplified keys for the determination of zooplankton in radioecological and production studies. Extr. Rap. et Proc. Verb. Réun. CIESM, Monaco, XVIII/ fasc. 3. 879-882.

NEUNES, H.W., 1966. Comparison of the sampling performance of a high speed sampler, the Clarke - Bumpus sampler and ring nets. Abstract N. 253. Presented at the Symp. on the Hydrodinamic Plankton samplers. CSIRO, Cronulla Australia.

NEUNES, H.W. & G. PONGOLINI, 1965. The breeding of a pelagic copepod Euterpina acutifrons (DANA) in the laboratory. Nature, 208. 571-573.

NICOL - COLIN, J.A., 1960. The biology of Marine Animals. Ed. Pitman and Sons, London.

OMALY, N., 1968. Sur la répartition en surface du zooplancton de la baie d'Alger et la notion d'essaim. Pelagos Bull. Inst. Ocean. Alger fasc. 9.

OMORI, M., 1969. Weight and chemical composition of some oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. Marine Biology Vol.3 n° 1. May 1969.

OMORI, M., 1970. Variation of lenght, weight, repiratory rate and chemical composition of Calanus cristatus in relation to its food and feeding. In Marine food chain ed. by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

PALOHEUMO & DICKIE, 1970. Production and food supply. In Marine food chain. Ed. by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

PAVLOVA, E.V., 1966 in SKOLKA, 1971. Rapport sur les travaux concernant la planctonologie méditerranéenne publiés entre octobre 1966 et octobre 1968 (Méditerranée orientale, Mer Noire, Mer d'Azof). Rapp. Comm. int. Mer Médit.

PERONI, C., 1969. The possible role of marine bacteria in the recycling of radionuclides. IV Colloquio Int. Oceanogr. Med. Napoli.

PETIPA, T.S., 1957 in PETIPA, T.S., E.V. PAVLOVA & G.N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilisation and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In Marine food chain. ed. by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

PETIPA, T.S. 1966, a. in PETIPA, T.S., E.V. PAVLOVA & G.N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilisation and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In Marine food chain. ed. by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

PETIPA, T.S., 1966, b. in PETIPA, T.S., E.V. PAVLOVA & G.N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilisation and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In Marine food chain. Ed by J.H.Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

PETIPA, T.S., E.V.PAVLOVA & G.N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilisation and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In Marine food chain, ed. by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

PROVOLASI, L., K. SHIRAISHI & J.R. LANCE, 1959. Nutritional idiosyncra-sies of Artemia salina and Tigriopus in monoxenic culture. Ann. N.Y. Acad. Sci.,77. 250-261.

RAYMONT, J.E.G., 1963. Plankton and productivity in the oceans. Pergamon Press, Oxford, London. New York, Paris, 660 pp.

RAYMONT, J.E.G. & R.S. MILLER , 1962. Production of marine zooplankton with fertilization in an enclosed body of sea water. Int. rev. ges. Hydrobiol., 47 (2). 169-209.

REES, C.B., 1949. Continuous plankton records: the distribution of Calanus finmarchicus (Gunn.) and its two forms in the North Sea, 1938-1939. Ull. Bull. mar. Ecol.,2. 215-275.

ROBERTSON, M.A., 1968. The continuous plankton recorder: a method for studying the biomass of Calanoid copepods. Bull. mar. Ecol., 6. 185-223 october 1968.

SCHMELEVA, A.A., 1965. Weight charachteristics of the zooplankton in the Adriatic sea. Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 65 (1351), 55 pp.

SERTORIO, T., 1956. Zooplankton di superficie delle acque di Genova - Sturla con particulare riguardo ai copepodi. Boll. Mus. Inst. Biol. Ser. Biol. an. Univ. Genova, 26. 71-101.

SHUSHKINA, E.A., 1968.Calculation of copepod production based on metabolic features and the coefficient of the utilization of assimilated food for growth. Oceanology, 8 (1). 98-109.

SUSHCHENYA, L.M., 1970. Food rations, metabolism and growth of Crustaceans. In Marine food chain ed. by J.H.Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.

SIEFKEN, M. & K.B. ARMITAGE, 1968.Seasonal variation in metabolism and organic nutrients in three Diaptomus. (Crustacea: Copepoda.). Comp. Biochem. Physiol.,24. 591-169.

SKOLKA, V.D., 1971. Rapport sur les travaux concernant la planctonologie méditerranéenne publiés entre octobre 1966 et octobre 1968. (Méditerranée orientale, Mer Noire, Mer d'Azof). Rapp. Comm. int. Mer Médit.

SOENEN, M., 1969. Contribution à l'étude du zooplancton superficiel et profond du bassin sud-occidental méditerranéen. Thèse Doct. 3ème cycle, Aix - Marseille.

STEEMANN NIELSEN, E., 1962. The relationship between phytoplankton and zooplankton in the sea. Rapp. Proc. verb. Réunions Cons. Perm. Intern. Exploration Mer, 153. 178-182.

TARDIEU, C., 1967. Copépodes des côtes occidentales de Corse et de Sardaigne. Dipl. Et. sup. Aix - Marseille.

TREGOUBOFF, G. & M. ROSE, 1957. Manuel de Planctonologie méditerranéenne. C.N.R.S. ed. Paris.

VINOGRADOV, A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms. Ed. Sears Foundation for marine research. Yale University.

VIVES, F., 1966. Zooplankton neritico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). Invest. Pesq., 30. 49-166.

VUCETIC, T., 1957. Zooplankton investigations in the Sea Water Lakes " Malo Jezero " and " Veliko jezero " on the island of Mljet (1952 - 1954). Acta adriatica, 6 (4). 51 pp.

VUCETIC, T., 1961. Vertical distribution of zooplankton in the bay Veliko Jezero on the Island of Mljet. Id., 6 (9). 20 pp.

WIEBE, P.H. & W.R. HOLLAND, 1968. Plankton patchiness effects on repeated net tows Limn. and Ocean. Vol. 13 n° 2. 315-321.

WIRZ, K. & M. BEYELER, 1954. Recherches sur le zooplancton de surface dans l'ouest de la Méditerranée occidentale en juin et juillet 1952 I Partie générale. Vie et Milieu Suppl. (3). 96-114.

WOODMANSEE, R.A., 1958. The seasonal distribution of zooplankton of chicken Key, in Biscayne Bay, Florida. Ecology, 39. 247-262.

YABLONSKAYA, E.A., 1961. A study of the seasonal population dynamics of the plankton copepods as a method of determining their production. Proc. verb. des Reunions 153. 224-226.

YAMAZI, I., 1964. Structure of the netted plankton communities in the inner area of the Gulf of Naples in september 1962. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 34. 98-136.

ZAIKA, V.E., 1968. Age structure dependance of the " specific production " in zooplankton populations. Marine Biology, 1 (4). 311-315.

ZATTERA, A. & M. BERNHARD, 1969. The importance of avoiding chemical contamination of the culture medium from chemicals, culture vessels and collecting apparatus for a successful culturing of marine organisms. Symp. Helgoland, Helgoländer Wiss. Meeresunters, 20. 655-675.

ZEUTHEN, E., 1947. Body size and metabolism rate in the animal kingdom with special regard to the marine micro-fauna. C.R. Carlsberg, Ser. chem., 26. 17-161.

ZILLIOUX,E.J. & D.F. WILSON,1964. On the survival and propagation of Acartia tonsa in laboratory culture. In : Proceedings of the 27th Annual Meeting of the Amer. Soc. Limnol. and Oceanogr., Miamia Beach, Florida 1964 (paper read at the meeting).

ZILLIOUX, E.J. & D.F. WILSON, 1966. Culture of a planktonic calanoid copepod through multiple generations. Science, 151. 996-998.

AVERTISSEMENT

Le présent document a été élaboré sous les auspices de la Commission des Communautés Européennes.

Il est précisé que la Commission des Communautés Européennes, ses contractants, ou toute personne agissant en leur nom :

ne garantissent pas l'exactitude ou le caractère complet des informations contenues dans ce document, ni que l'utilisation d'une information, d'un équipement, d'une méthode ou d'un procédé quelconque décrits dans le présent document ne porte pas atteinte à des droits privatifs;

n'assument aucune responsabilité pour les dommages qui pourraient résulter de l'utilisation d'informations, d'équipements, de méthodes ou procédés décrits dans le présent document.

Ce rapport est vendu dans les bureaux de vente indiqués en 4e page de couverture

au prix de FB 300,–

Prière de mentionner, lors de toute commande, le numéro EUR et le titre qui figurent sur la couverture de chaque rapport.

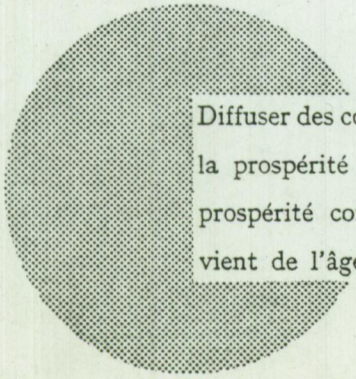
Imprimé par Ceuterick, Louvain
Luxembourg, mai 1972

Le présent document a été reproduit à partir de la meilleure copie disponible.

AVIS AUX LECTEURS

Tous les rapports scientifiques et techniques publiés par la Commission des Communautés européennes sont signalés dans le périodique mensuel «**euro-abstracts**». Pour souscrire un abonnement (1 an : FB 1025) ou recevoir un numéro spécimen, prière d'écrire à :

Office de vente des publications officielles
des Communautés européennes
Case postale 1003
Luxembourg 1
(Grand-Duché de Luxembourg)



Diffuser des connaissances c'est distribuer de la prospérité — j'entends la prospérité collective et non la richesse individuelle — et cette prospérité contribue largement à la disparition du mal qui nous vient de l'âge des ténèbres.

Alfred Nobel