

Composition, diversité et successions des copépodes planctoniques des eaux libanaises (Méditerranée Orientale)

Copépodes
Eaux libanaises
Composition
Diversité spécifique
Successions écologiques

Copepods
Lebanese waters
Composition
Species diversity
Ecological successions

Sami LAKKIS

Centre de Recherches Marines, Faculté des Sciences, université libanaise, BP 123, Jounieh, Liban

Reçu le 17/07/87, révisé le 20/07/89, accepté le 02/03/90.

RESUME

La composition des copépodes planctoniques des eaux libanaises (Méditerranée orientale), a été étudiée entre 1970 et 1988. La structure de la communauté a été analysée par le calcul de l'indice de diversité et du degré de dominance relative. Les étapes de la succession écologique annuelle ont été définies en utilisant les diagrammes "rang-fréquences".

Les échantillons ont été collectés tous les mois au moyen de filets planctoniques WP2 en traits de surface et verticaux dans 18 stations côtières et au large de la côte du Liban. Les analyses qualitatives ont permis d'identifier 173 espèces dont 109 calanoides appartenant pour la plupart au plancton néritique subsuperficiel et à la faune méditerranéenne.

Les analyses quantitatives montrent que la densité des populations est inversement proportionnelle à l'indice de diversité spécifique ; celui-ci présente les valeurs les plus élevées entre novembre et février lorsque l'abondance des copépodes est la plus faible, coïncidant avec une instabilité des couches d'eau et une homothermie verticale. L'indice de diversité tombe à son niveau le plus faible entre mai et juin lors du maximum saisonnier d'abondance. La succession écologique annuelle est marquée par trois étapes correspondant aux variations saisonnières hivernales, printanières et automnales.

Oceanologica Acta, 1990, 13, 4, 489-501

ABSTRACT

Composition, diversity and successions of planktonic copepods in the Lebanese waters (Eastern Mediterranean)

The composition of planktonic Copepods community from the Lebanese waters (Eastern Mediterranean), was studied between 1970 and 1988. The structure of the community was also analysed using species diversity index measures and the relative degree of dominance. The steps of the annual ecological succession of populations were defined by the mean of "rank-frequency" diagrams technique. The results are based on a large number of samples collected monthly using WP2 plankton nets by surface and vertical tows at 18 inshore and offshore stations along the coast of Lebanon. Qualitative analysis provided 173 copepod species, 109 of whom are calanoids, most of them belong to the neretic subsuperficial mediterranean plankton. Quantitative analysis showed an inverse relationship between population density and species diversity index; this index was the highest between November and February when the abundance of copepods was the lowest, coinciding with sea-water layer unstability and vertical homothermy. The diversity index drops to its minimum level between May and June during the seasonal abundance peak. Annual ecological succession is marked by three steps corresponding to seasonal variations of winter, spring and autumn periods.

Oceanologica Acta, 1990, 13, 4, 489-501

INTRODUCTION

Mis à part quelques travaux récents effectués dans le secteur libanais du Bassin levantin -Méditerranée orientale-, (Lakkis, 1971b, 1976, 1983), nous ne disposons pas de données relatives à la composition et à la structure des copépodes pélagiques. Dans quelques travaux antérieurs (Lakkis et Zeidane, 1983, 1987; Lakkis, 1984), une richesse spécifique assez grande est observée par rapport à d'autres régions méditerranéennes. Les secteurs levantins avoisinants ont été aussi explorés sur ce plan. Berdugo (1968), Berdugo et Kimor (1968), Kimor et Wood (1975) ont trouvé une grande similarité dans la composition de la communauté des copépodes entre les eaux au large d'Israël et celles de la côte du Liban. Les eaux égyptiennes méditerranéennes montrent aussi une richesse élevée en espèces et en abondance; ainsi El-Maghraby (1965), Dowidar et El-Maghraby (1970) et Dowidar (1983) ont trouvé plusieurs espèces indo-pacifiques parmi les copépodes au large d'Alexandrie. Ce sont des formes migratrices à travers le canal de Suez vers le bassin levantin. Quelques unes de ces espèces, citées par ces auteurs égyptiens comme étant des formes indo-pacifiques, ont été également signalées dans le eaux libanaises (Lakkis, 1984). Parmi ces espèces, *Labidocera pavo*, *L. madurae*, *Calanopia elliptica* et *C. media* forment des populations plus ou moins denses uniquement entre août et décembre.

Dans le présent article, nous présentons l'inventaire faunistique des espèces rencontrées dans les eaux néritiques libanaises depuis 1970 jusqu'en 1988. Par ailleurs, la structure du peuplement des copépodes a été étudiée pour montrer la diversité spécifique et la succession annuelle des populations.

MATERIEL ET METHODES

La zone prospectée s'étend entre Beyrouth et Tripoli, couvrant 100 km de la côte libanaise (33°50' - 34°28' N et 35°47'E) où 18 stations fixes ont été choisies (fig.1) aussi bien dans les eaux côtières qu'au large. Ces stations, entre 3 et 4 milles de la côte, se trouvent par des fonds supérieurs à 200m, au-delà du plateau continental très étroit.

Les pêches-mensuelles, effectuées à l'aide de filets de type WP2 (200 et 300 micromètres de vide de maille) par traits de surface et verticaux, atteignent parfois 600m de profondeur. Entre 1970 et 1988 a fourni plus de 1500 échantillons ont été collectés aux stations suivantes :

Zone de Beyrouth : cinq stations : H (port), R (embouchure du fleuve de Beyrouth), D (près d'un émissaire urbain), P et G (au large du cap Ras Beyrouth). Cette série de pêches effectuées entre décembre 1969 et décembre 1970 a fourni 130 échantillons (Lakkis, 1974a). Une autre série de pêches effectuées dans la même zone entre janvier 1971 et mars 1972 a donné 168 échantillons aux stations A1, A2, A3, B1, B2, B3, C1, C2, C3 (fig. 1).

Zone de Byblos : quatre stations ont été fixées sur deux

transects. Le premier comprend une station côtière (B1) et deux stations au large (By 2, By 3); le second transect part de l'embouchure du fleuve Nahr Ibrahim (stations F1, F1') à 2 milles au large (stations F2, F3). Cette série de pêches s'étalait entre août 1972 et septembre 1975 avec plusieurs centaines d'échantillons. Les résultats hydrologiques et planctoniques de ces pêches ont été présentés ailleurs (Lakkis, 1976).

Zone de Jounieh : quatre stations : J' (côtières 10m de fond), J1 (à l'entrée de la baie de Jounieh par 75m de fond sableux) et J2, J3 à 5 milles au large par 800m de fond. Les 600 échantillons récoltés et analysés ont fait l'objet de quelques travaux (Lakkis et Zeidane, 1987).

Zone de Batroun et Tripoli : des pêches occasionnelles ont été effectuées entre 1970 et 1975 dans trois stations face au complexe pétro-chimique de Silaata (nord Batroun): Si 1, Si 2, Si 3 et deux stations au large de Tripoli, près des îlots du Palmier : T 1, T 2. Entre 1982 et 1988, plusieurs séries de pêches dans les zones de Jounieh et de Beyrouth complètent les prélèvements antérieurs. Les mesures hydrologiques, notamment température et salinité ont été effectuées *in situ* en même temps que les pêches planctoniques, au moyen d'une sonde T-S de type Hydrobios. Au laboratoire, l'analyse portait sur la mesure du biovolume du plancton par sédimentation exprimée en cc/m3 d'eau filtrée estimée grâce à un débitmètre fixé sur le cercle du filet. Le comptage intégral des copépodes par

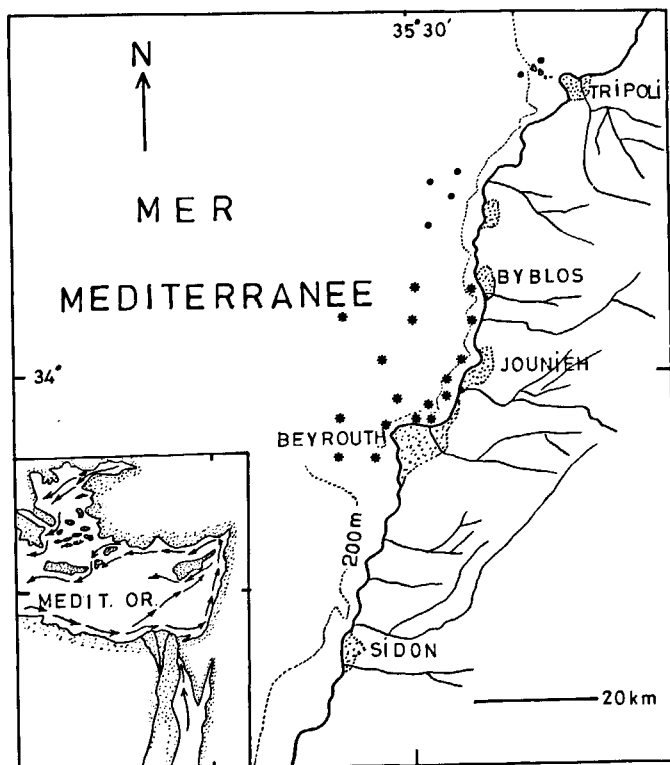


Figure 1

Emplacement des stations sur la côte libanaise échantillonnées entre 1970 et 1988. La limite du plateau continental est marquée par le pointillé. La circulation générale en Méditerranée orientale est indiquée dans le cartouche.

Localization of sampling stations along the coast of Lebanon during 1970-1988. Dotted line indicates the limit of continental shelf. Insert chart shows the feature of general circulation in the Eastern Mediterranean.

espèces est donné en nombre d'individus par m³ d'eau. Le calcul de l'indice de diversité a été effectué pour chaque prélèvement puis pour tous les prélèvements d'une même série de pêche utilisant l'indice de Shannon-Wiener

$$H = \sum_{i=1}^{i=s} P_i \log_2 P_i$$

somme étendue aux espèces S du peuplement. Par ailleurs, la dominance relative des copépodes est calculée par la formule :

$$D = 100 \frac{N_1 + N_2}{N}$$

dans laquelle N₁ et N₂ sont les nombres des deux espèces les plus abondantes et N le nombre total d'individus de toutes les espèces dans un prélèvement. Enfin les diagrammes rang-fréquence utilisés par Frontier (1969) ont été appliqués pour étudier l'évolution et la succession du peuplement. Cette technique a été utilisée par d'autres auteurs (Travers, 1971; Devaux, 1971; Lakkis et Novel-Lakkis, 1981).

LE MILIEU

Deux périodes annuelles caractérisent la situation hydrologique et hydroclimatique de la côte libanaise : une période hivernale, froide et pluvieuse entre décembre et fin mars et une période estivale, chaude et sèche, de mai à novembre. La période hivernale est marquée par une homothermie verticale due au mélange des masses d'eau et par la remontée d'eau profonde en surface. Un refroidissement gagne toute la colonne d'eau jusqu'en surface avec un minimum de température de 16° en février. La salinité annuelle moyenne qui fluctue légèrement autour de 39,20 subit en hiver une légère baisse due aux apports d'eau de pluie et à la fonte des neiges en mars-avril. Les fluctuations de la salinité près

des côtes ne gagnent pas les eaux du large où les valeurs ne descendent pas au-dessous de 38,50 en surface, alors qu'à 100 m la salinité se stabilise autour de 39,10. Durant la phase thermique chaude en été, un système hydrologique stratifié caractérise les couches d'eau superficielles et sous-jacentes. Le réchauffement intense augmente la température de surface jusqu'à un maximum de 30°C en août-septembre, alors qu'à 100m l'eau est à 17°C, créant ainsi une thermocline très forte dans la couche 35-75 m. La stratification ainsi créée constitue une barrière hydrologique empêchant la remontée des eaux profondes et celle des formes planctoniques bathypélagiques et mésopélagiques. La teneur en oxygène dissous qui dépasse la valeur de saturation en surface pendant l'hiver et le printemps (6-7ml.l⁻¹), tombe à 3-4ml.l⁻¹ en août en surface et à 2,5ml.l⁻¹ vers 100m. Ces variations de la teneur en oxygène dissous sont dues à la température, mais surtout aux taux de la productivité primaire et de la concentration en phytoplancton. En effet la concentration maximale en oxygène coïncide avec la poussée printanière du phytoplancton (avril-mai), alors qu'en été, ce taux tombe à sa valeur la plus faible avec l'appauvrissement de l'eau en phytoplancton (Lakkis et Novel-Lakkis, 1981). Les données hydrobiologiques sont présentées dans le tableau 1.

COMPOSITION DU PEUPEMENT DES COPEPODES

La faune des copépodes des eaux levantines appartient au type méditerranéen tempéré. Toutefois, plusieurs espèces subtropicales et indo-pacifiques trouvent dans ce secteur un milieu favorable à leur développement. L'analyse des échantillons collectés a permis de déterminer 173 espèces dont 109 calanoïdes et 64 cyclopoïdes. L'inventaire faunistique présenté au tableau 2 comprend les formes

Tableau 1

Moyennes mensuelles de quelques paramètres hydrologiques et biologiques entre 1972 et 1975 à la station By 2, au large de la côte libanaise (3milles au large par 200m de fond).

Monthly averages of some hydrological and biological factors between 1972 and 1975 at offshore station By 2 (3 miles from the coast and 200m depth).

Paramètres	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Température °C	18,20	17,08	17,90	22,00	24,56	27,48	27,80	29,46	28,70	26,06	23,76	20,26
Salinité	39,00	38,40	38,65	39,10	38,95	39,00	39,20	39,60	39,50	39,36	39,15	39,10
Transparence (disque de SECCHI)	9,00	8,00	10,50	13,50	18,00	20,00	22,00	25,00	23,00	24,00	23,00	14,00
Oxygène (% de saturation)	87,14	91,85	93,28	89,28	84,14	80,71	82,14	61,42	69,42	68,57	77,14	83,57
Total phyto x 10 ³ cell.l ⁻¹	60	75	100	200	270	130	100	69	110	180	160	45
Zooplancton cm ³ /m ⁻³	0,13	0,15	0,75	2,50	1,70	0,51	0,12	0,60	0,50	0,44	0,50	0,15
Zoo poids sec mg/m ⁻³	4	6	7	20	15	8	3	8	6	4	4	2
Total copép. ind./m ⁻³	300	88	140	1700	3350	1150	82	600	340	364	98	120

Tableau 2

Inventaire faunistique et répartitions saisonnières d'abondance des copépodes planctoniques des eaux libanaises observées entre 1970 et 1988.

Symboles utilisés : D Dominant (fréquence d'observation 80-100%) ; A= Abondant (60-80%) ; C= Commun (40-60%) ; R= Rare (20-40%) ; TR= Très rare (1-20%) x= un ou quelques spécimens ; - = Absent

Faunistic list and seasonal distribution in abundance of planktonic Copepods encountered in the Lebanese waters between 1970 and 1988. Symbols used: D= Dominant species (frequency of occurrence 80-100%); A=Abundant (60-80%); C=Common (40-60%); R=Rare (20-40%); TR=Very rare (1-20%); x=single or few specimens; - =Absent.

ESPECES	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
CALANOIDA												
Calanus helgolandicus (Claus)	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calanus tenuicornis Dana	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-
Nannocalanus minor (Claus)	R	R	C	R	R	R	C	-	R	-	R	R
Neocalanus gracilis (Dana)	TR	-	TR	TR	TR	-	-	TR	-	-	x	-
Calanus brevicornis Lubbok	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
Canthocalanus pauper (Giesbrecht)	x	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	TR
Eucalanus attenuatus (Dana)	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
Eucalanus crassus Giesbrecht	TR	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Eucalanus elongatus (Dana)	x	x	x	x	-	-	-	-	-	TR	x	TR
Eucalanus monachus Giesbrecht	TR	x	TR	TR	-	-	-	-	TR	TR	-	TR
Rhincalanus nasutus Giesbrecht	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x
Paracalanus crassirostris Dahl	C	R	R	R	R	R	R	R	C	R	C	C
Paracalanus nanus G.O. Sars	x	-	x	x	-	-	-	-	x	-	-	C
Paracalanus parvus (Claus)	A	C	C	D	A	D	D	D	D	D	C	D
Paracalanus pygmaeus (Claus)	C	x	R	C	R	R	x	x	R	C	R	C
Acrocalanus gibber Giesbrecht	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calocalanus adriaticus Shmeleva	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calocalanus contractus Farran	-	-	TR	TR	R	-	-	-	-	-	-	x
Calocalanus elegans Shmeleva	x	x	-	-	x	x	x	-	-	-	-	x
Calocalanus neptunus Shmeleva	x	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-
Calocalanus pavo (Dana)	R	-	R	R	R	C	R	R	R	R	C	R
Calocalanus styliremis Giesbrecht	C	-	C	R	C	C	R	C	C	C	C	C
Ischnocalanus gracilis (Tanaka)	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TR
Ischnocalanus plumulosus (Claus)	x	-	-	x	x	-	-	-	x	-	TR	TR
Mecynocera clausi Thompson	R	-	R	R	R	-	-	-	-	-	R	R
Clausocalanus arcuicornis (Dana)	R	TR	R	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Clausocalanus furcatus (Brady)	R	C	C	C	C	A	A	C	C	C	C	C
Clausocalanus lividus Frost et Fleming	C	-	C	R	R	-	-	-	-	-	R	R
Clausocalanus mastigoforus (Claus)	-	-	R	R	R	R	R	-	-	-	R	-
Clausocalanus paululus Farran	C	-	C	R	R	R	-	-	-	-	R	-
Clausocalanus parapergens Frost et Fleming	-	-	C	R	-	-	-	-	-	-	x	TR
Ctenocalanus vanus Giesbrecht	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
Spinocalanus abyssalis Giesbrecht	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Spinocalanus magnus Wolfenden	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mimocalanus heronae Damkaer	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Aetideus armatus (Boeck)	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-
Euaetideus giesbrechti (Cleve)	TR	-	TR	x	x	-	-	-	-	-	TR	TR
Chiridius gracilis Farran	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Undinopsis bradyi G.O. Sars	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gaetanus kruppi Giesbrecht	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
Euchirella messinensis (Claus)	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euchirella rostrata (Claus)	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euchaeta acuta Giesbrecht	TR	TR	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Euchaeta hebes Giesbrecht	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-
Euchaeta marina (Prestandrea)	TR	TR	TR	R	R	TR	-	-	TR	-	TR	TR
Euchaeta spinosa Giesbrecht	TR	TR	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-
Phaenna spinifera Claus	TR	-	TR	-	TR	TR	-	-	-	-	TR	TR
Xanthocalanus agilis Giesbrecht	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x
Scolecithrix bradyi Giesbrecht	-	x	x	TR	-	-	-	-	-	-	x	-
Scolecithricella dentata (Giesbrecht)	x	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	R
Scolecithricella minor Brady	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	R	R
Scolecithricella tenuiserata (Giesbrecht)	R	-	-	TR	TR	R	-	-	x	-	R	x

<i>Scolecithricella vittata</i> (Giesbrecht)	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Scolecithricella abyssalis</i> (Giesbrecht)	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Diaixis pygmoea</i> G.O. Sars	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Centropages krøyeri</i> Giesbrecht	-	-	C	R	C	C	C	R	R	R	R	TR	TR
<i>Centropages ponticus</i> Karavaev	x	x	C	C	R	R	TR	x	x	x	TR	-	x
<i>Centropages typicus</i> krøyeri	-	R	R	R	C	R	R	-	-	-	-	-	-
<i>Centropages violaceus</i> (Claus)	-	-	R	R	R	R	-	-	-	-	-	-	x
<i>Isias clavipes</i> Boeck	-	R	C	R	R	R	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centropages furcatus</i> (Dana)	-	-	-	-	-	-	-	-	C	C	C	-	R
<i>Temora stylifera</i> (Dana)	R	C	R	C	A	A	C	R	R	R	-	-	R
<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock)	R	-	R	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x
<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus)	R	TR	x	R	R	R	-	-	-	-	TR	-	TR
<i>Lucicutia clausi</i> (Giesbrecht)	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	TR
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus)	R	R	R	C	R	-	-	-	-	-	R	-	C
<i>Lucicutia gemina</i> Farran	x	-	-	x	x	-	-	-	x	-	x	-	TR
<i>Lucicutia ovalis</i> Wolfenden	R	-	R	R	-	-	-	-	-	-	R	-	R
<i>Heterorhabdus papilliger</i> (Claus)	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterorhabdus abyssalis</i> (Giesbrecht)	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterorhabdus vipera</i> Giesbrecht	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	x
<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus)	R	TR	-	-	R	R	R	-	R	R	R	-	R
<i>Haloptilus ornatus</i> (Giesbrecht)	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	TR	-	x
<i>Haloptilus mucronatus</i> (Claus)	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Haloptilus fertilis</i> (Giesbrecht)	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-
<i>Haloptilus acutifrons</i> (Giesbrecht)	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Augaptilus longicaudatus</i> (Claus)	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euauaptilus hecticus</i> (Giesbrecht)	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arietellus setosus</i> Giesbrecht	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Candacia aethiopica</i> (Dana)	R	TR	TR	x	-	-	-	-	-	-	C	-	C
<i>Candacia armata</i> Boeck	R	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht)	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Candacia longimana</i> (Claus)	-	TR	TR	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Candacia varicans</i> (Giesbrecht)	-	-	-	-	x	x	-	-	x	-	-	-	-
<i>Paracandacia bispinosa</i> (Claus)	R	-	R	R	TR	R	-	-	-	-	-	-	R
<i>Paracandacia simplex</i> (Giesbrecht)	-	-	R	R	R	R	-	-	-	-	R	-	-
<i>Anomalocera patersoni</i> Templeton	-	-	R	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pontella mediterranea</i> (Claus)	-	-	TR	TR	R	TR	x	-	-	-	-	-	-
<i>Labidocera brunescens</i> (Czerniavsky) com. & eastern form	-	-	-	-	-	-	x	R	R	-	-	-	-
<i>Labidocera pavo</i> Giesbrecht	-	-	-	-	-	R	R	TR	C	R	C	-	C
<i>Labidocera madurae</i> A. Scott	-	-	-	-	-	R	TR	R	R	R	C	-	x
<i>Labidocera</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	R	-	-
<i>Pontella atlantica</i> (Milne-Edwards)	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pontellopsis regalis</i> (Dana)	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pontellina plumata</i> (Dana)	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parapontella brevicornis</i> (Lubbock)	-	-	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Calanopia elliptica</i> (Dana)	-	-	-	-	-	-	x	R	R	-	R	-	R
<i>Calanopia media</i> Gurney	-	-	-	-	-	-	-	TR	TR	R	C	-	R
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht	-	R	C	A	C	C	x	-	-	-	R	-	R
<i>Acartia discaudata</i> Giesbrecht var <i>mediterranea</i> Steuer	-	-	A	C	R	C	R	TR	R	-	R	-	R
<i>Acartia fossae</i> Gurney	-	-	-	-	-	x	TR	x	TR	-	x	-	x
<i>Acartia grani</i> Sars	-	D	A	A	-	A	C	-	R	-	-	-	-
<i>Acartia italica</i> Steuer	-	-	C	A	C	C	C	R	R	-	R	-	-
<i>Acartia josephinae</i> Crisafi	-	-	-	-	R	C	A	C	C	C	C	-	-
<i>Acartia latisetosa</i> Kriczag	-	-	C	C	R	R	R	R	R	C	C	-	-
<i>Acartia longiremis</i> (Lilljeb.)	TR	TR	TR	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acartia negligens</i> Dana	-	-	R	R	R	-	-	-	R	R	R	-	R
<i>Mormonilla minor</i> Giesbrecht	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
CYCLOPOIDA													
<i>Oithona helgolandica</i> Claus	TR	TR	TR	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht	R	-	C	C	A	A	A	R	R	C	C	-	R
<i>Oithona plumifera</i> Baird	C	C	C	C	C	C	A	R	R	C	C	-	C
<i>Oithona setigera</i> (Dana)	C	R	C	R	R	R	x	R	R	C	C	-	C
<i>Ratania flava</i> Giesbrecht	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Microsetella rosea</i> (Dana)	x	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana)	-	-	R	R	C	R	-	-	-	-	-	-
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana)	R	-	C	C	C	A	C	C	-	C	R	C
<i>Clytemnestra rostrata</i> Brady	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aegistus dubius</i> Sars	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oncaea venusta</i> Philippi forma venella & f. typica	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Oncaea mediterranea</i> Claus typical form	R	R	C	C	C	R	R	R	R	R	R	C
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht forma minor	C	C	A	A	A	C	C	R	R	R	R	C
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht forma major	x	x	x	x	x	x	x	-	x	-	-	x
<i>Oncaea conifera</i> Giesbrecht stocky & minus forms	R	R	R	R	R	R	-	-	R	-	R	R
<i>Oncaea dentipes</i> Giesbrecht	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	x
<i>Oncaea minuta</i> Giesbrecht	R	x	R	R	R	R	-	-	R	-	x	TR
<i>Oncaea subtilis</i> Giesbrecht	x	x	x	-	-	x	-	-	-	-	x	x
<i>Oncaea ivlevi</i> Shmeleva	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x	x
<i>Oncaea ornata</i> Giesbrecht	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
<i>Oncaea shmelevi</i> Gordejeva	x	x	x	x	x	-	-	-	-	x	x	x
<i>Oncaea tenella</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Oncaea pumilis</i> Heron	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Oncaea similis</i> Sars	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	x
<i>Oncaea ovalis</i> shmeleva	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Oncaea bathialis</i> Shmeleva	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Oncaea tregoubovi</i> Shmeleva	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Oncaea rufa</i> Boxshall & Böttger	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Oncaea vodjanitskii</i> Shmeleva & Delalo	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Lubbockia squillimana</i> Claus	TR	x	TR	x	TR	TR	-	-	-	-	-	R
<i>Pachysoma dentatum</i> Mori	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	R
<i>Sapphirina angusta</i> Dana	-	R	R	R	R	x	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina gemma</i> Dana	x	R	TR	C	C	R	x	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina maculosa</i> Giesbrecht	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina metallina</i> Dana	R	R	R	R	R	R	R	TR	TR	R	R	C
<i>Sapphirina lactens</i> Giesbrecht	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina nigromaculata</i> Claus	-	TR	x	TR	TR	x	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina opalina</i> Dana	-	C	TR	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina ovatolanceolata</i> Dana	TR	R	R	TR	R	C	TR	R	x	R	R	-
<i>Sapphirina pyrosomatis</i> Giesbrecht	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	R
<i>Sapphirina scarlata</i> Giesbrecht	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina vorax</i> Giesbrecht	-	x	R	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sapphirina auronitens</i> Claus	TR	TR	x	TR	x	TR	TR	x	TR	-	R	R
<i>Sapphirina bicuspidata</i> Giesbrecht	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vetтория granulosa</i> Giesbrecht	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	x
<i>Vetтория longifurca</i> Rose et Vaissière	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vetтория parva</i> (Farran)	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Copilia mediterranea</i> (Claus)	-	-	TR	TR	TR	-	-	-	-	-	-	-
<i>Copilia quadrata</i> Dana	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Copilia vitrea</i> (Haeckel)	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corycaeus brehmi</i> Steuer	R	-	R	R	R	R	-	R	R	-	-	-
<i>Corycaeus clausi</i> Dahl	R	-	R	R	R	R	-	-	R	-	R	R
<i>Corycaeus flaccus</i> Giesbrecht	R	R	C	C	C	C	R	-	R	R	R	R
<i>Corycaeus furcifer</i> Claus	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	R
<i>Corycaeus giesbrechti</i> Dahl	-	-	R	R	C	C	C	-	R	R	R	R
<i>Corycaeus latus</i> Dana	-	-	TR	TR	TR	TR	TR	TR	-	-	-	-
<i>Corycaeus limbatus</i> Brady	x	-	x	-	x	x	-	-	-	R	-	-
<i>Corycaeus minimus</i> Dahl	-	-	-	R	-	-	R	-	-	-	R	-
<i>Corycaeus ovalis</i> Claus	-	-	R	R	R	R	R	-	-	-	R	-
<i>Corycaeus typicus</i> (Kröyer)	A	C	R	R	C	C	R	x	x	-	R	C
<i>Farranula rostrata</i> (Claus)	C	R	C	R	C	TR	TR	C	R	C	C	C
<i>Monstrilla</i> sp.	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Cymbasoma rigidum</i> Thompson	x	x	x	x	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Cymbasoma longispinosum</i> Bourne	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-

profondes et les espèces de petite taille qui ont été identifiées récemment (Lakkis et Zeidane, 1987; Malt, Lakkis et Zeidane, 1989) ainsi que les espèces indo-pacifiques (Lakkis, 1984). La composition des copépodes est formée de groupes d'espèces réparties selon leur fréquence de présence ou suivant leur abondance relative:

- Espèces abondantes de surface. Ce groupe d'une quarantaine d'espèces, (qui sont les plus fréquentes dans les eaux libanaises) forme plus de 75% de l'ensemble numérique du peuplement. Parmi ces espèces, plusieurs dominent en nombre, non seulement les copépodes, mais aussi tout le peuplement planctonique des eaux néritiques, notamment durant le développement printanier. Ainsi, *Paracalanus parvus*, *Temora stylifera*, *Centropages kröyeri*, *Acartia spp.*, *Corycaeus spp.*, *Oithona spp.*, *Euterpina acutifrons* et *Clausocalanus spp.*

- Espèces à fréquence modérée. Ce groupe est formé d'une cinquantaine d'espèces dont la présence est limitée à des périodes déterminées et avec une abondance modérée ou faible. La plupart sont des formes méso- et bathypélagiques qui montent en surface pendant la phase thermique froide marquée par l'homothermie verticale. D'autres formes océaniques pourraient aussi arriver à se mêler au système planctonique côtier avec l'advection des masses d'eau venant du large. Parmi ce groupe, signalons les espèces des genres *Calanus*, *Candacia*, *Eucalanus*, *Euchaeta*, *Haloptilus*, *Oncaea*, *Pleuromamma*, *Lucicutia*, *Calocalanus*, *Ischnocalanus*, *Scolecithricella*, *Spinocalanus*, *Heterorhabdus*, *Chiridius*, *Euchirella* ...etc.

- Espèces à présence limitée. Ce groupe comprend les espèces dont la présence est limitée à une période courte de l'année. Quelques-unes peuvent être considérées comme des indicateurs hydrologiques ou écologiques, telles que *Labidocera pavo*, *L. madurae*, *Calanopia spp.*, *Pontella*, *Pontellopsis* (formes indo-pacifiques) et *Isias Clavipes* (courant atlantique en Méditerranée). Les espèces indo-pacifiques sont présentes entre septembre et décembre coïncidant avec le courant en provenance du canal de Suez et avec les crues du Nil dont l'influence atteint les côtes orientales.

ABONDANCE, DIVERSITE SPECIFIQUE ET DOMINANCE

L'estimation de la densité des populations est exprimée en nombre d'individus par m³ d'eau de mer; elle a été calculée d'après le comptage au stéréoscope sur des sous-échantillons; pour chaque prélèvement et dans toutes les stations les moyennes d'abondance ont été intégrées pour chaque mois et dans chaque station. Les variations d'abondance montrent généralement un maximum en mai et un minimum en juillet-août. Un autre minimum est parfois enregistré en février selon les stations (fig. 2). L'exemple présenté dans le tableau 1 pour une station du large (By 2), montre les variations mensuelles d'abondance comparées aux paramètres hydrobiologiques. Le maximum printanier, enregistré

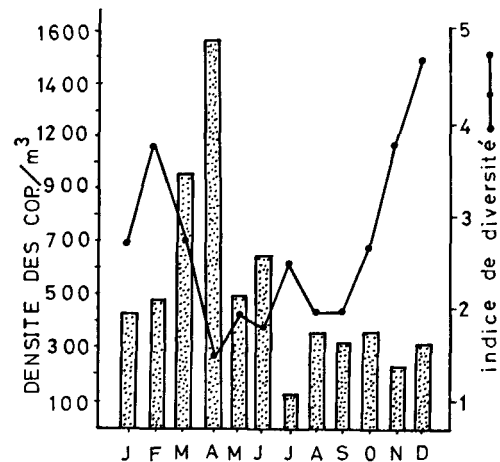


Figure 2

Variations mensuelles comparées de l'abondance des copépodes et des indices de diversité à la station J2 entre 1979 et 1982 (moyennes mensuelles sur quatre ans).

Compared monthly variations of the abundance and species diversity indices of copepod community at the offshore station J2 during 1979-1982 (monthly averages during four years).

chaque année presque à la même période aussi bien à la côte qu'au large, coïncide avec la poussée phytoplanktonique, avec quelques semaines de retard. Les variations saisonnières et les fluctuations interannuelles varient parfois du simple au double suivant les stations et les années, mais l'aspect général du cycle annuel et des variations saisonnières d'abondance garde toujours la même allure.

Pour avoir des renseignements sur la structure et l'organisation du peuplement des copépodes, nous avons effectué les calculs de la diversité spécifique. Cette caractéristique d'une communauté planctonique peut être mesurée en suivant plusieurs critères et modèles (Whittaker, 1972; Pielou, 1975; Grassle *et al.* 1979). Ces méthodes de calcul utilisent le plus souvent la fonction de Reyni (1961) qui généralise l'entropie de Shannon et la fonction de Patil et Taillie (1976) qui utilise l'indice de Gini-Simpson. Par ailleurs, Margalef (1957) considère que dans un échantillon de composition donnée, l'attribution d'un individu à une espèce est un signal élémentaire d'information. Ainsi, l'information moyenne par individu, donnée par la formule de Margalef :

$$I_{Mg} = \frac{1}{Q} \log_2 \frac{Q!}{q_1! q_2! \dots q_N!}$$

tend vers l'information donnée par la formule de Shannon : $I_{SH} = - \sum P_i \log_2 P_i$, lorsque tous les effectifs des espèces sont suffisamment grands. Pour calculer la diversité dans le peuplement des Copépodes, nous utilisons un des trois programmes proposés par Scimone *et al.* (1987), programme DIV. Il permet de calculer les paramètres de diversité d'un tableau de données brutes formées de 67 espèces de copépodes choisies, dans la liste de 173, pour leur fréquence de présence supérieure à 8% et pour la commodité d'élaboration du programme

sur ordinateur. Les espèces constituent les lignes (n) du tableau, les colonnes au nombre de 12 correspondent aux mois (m).

Les paramètres présentés dans le tableau 3 sont :

Tableau 3

Résultats d'analyse de la diversité spécifique du peuplement de Copépodes des eaux libanaises. Cette analyse élaborée sur ordinateur en utilisant le programme DIV est établie sur 67 espèces plus communes choisies parmi les 173 espèces présentes et dont la fréquence de présence est supérieure à 8% (cf. texte).

Results of species diversity analysis of Copepod populations from Lebanese waters. This analysis processed on computer using DIV program is based on 67 common species chosen from the 173 present species with the occurrence frequency is more than 8% (see details in the text).

relevé	S/R	R/T	HMAX	HMAXT	SP	H'	EVEN	RICH
J	24	0.358	3.178	0.756	0.481	1.221	0.384	3.474
F	24	0.358	3.178	0.756	0.120	2.477	0.780	4.865
M	38	0.567	3.638	0.865	0.775	0.654	0.180	4.791
A	35	0.522	3.555	0.846	0.464	1.442	0.406	5.563
M	49	0.731	3.892	0.926	0.112	2.847	0.732	8.961
J	23	0.343	3.135	0.746	0.082	2.823	0.900	5.814
J	46	0.687	3.829	0.911	0.243	1.967	0.514	7.026
A	42	0.627	3.738	0.889	0.247	1.831	0.490	6.123
S	34	0.507	3.526	0.839	0.137	2.350	0.666	5.622
O	23	0.343	3.135	0.746	0.397	1.414	0.451	3.030
N	24	0.358	3.178	0.756	0.342	1.576	0.496	3.656
D	9	0.134	2.197	0.523	0.228	1.729	0.787	1.689

S/R = Nombre d'espèces par colonne (relevé)

R/T = Nombre d'espèces par relevé nombre total d'espèces

HMAX = Diversité maxima par relevé (log du nombre d'espèces)

HMAXT = HMAX par relevé / HMAX TOTALE

SP = Indice de dominance de Simpson : $D = \sum_{i=1}^m p(i)$

où $p(i)$ est le rapport entre chaque valeur singulière et celle correspondant à la valeur totale de la colonne; cet indice tend vers 0 avec l'augmentation de la diversité et est égal à 1 quand la diversité est nulle.

H' = Indice de diversité de Shannon, représente l'entropie des lignes (espèces) : $h(X) = \sum_{j=1}^n p(j) \ln p(j)$; $j = 1, \dots, n$

et des colonnes (mois) : $h(Y) = \sum_{i=1}^m p(i) \ln p(i)$; $i = 1, \dots, m$

où $p(j)$ est le rapport entre une valeur de ligne et la valeur correspondante totale de toutes les lignes.

EVEN = Indice d'uniformité ou entropie relative, représente le rapport entre l'entropie des colonnes $h(Y)$ et l'entropie maximale des colonnes HMAX

RICH = Indice de richesse de Margalef donné par la formule : $M = (S-1) / \ln \sum_{i=1}^S y(i)$ où $y(i)$ est une valeur de la colonne.

La relation entre le nombre d'espèces de copépodes récoltés dans un prélèvement et le nombre d'individus est donnée à la figure 3;

la courbe de régression avec une valeur $r = -0,75$ est toujours hautement négative et significative. Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon (H') sur le tableau 3 montrent que le mois de mai enregistre la valeur la plus élevée de l'année (H' = 2,847) coïncidant avec la richesse de Margalef la plus grande (RICH = 8,968) et la diversité totale la plus forte (HMAX = 3,892 ; HMAXT = 0,926).

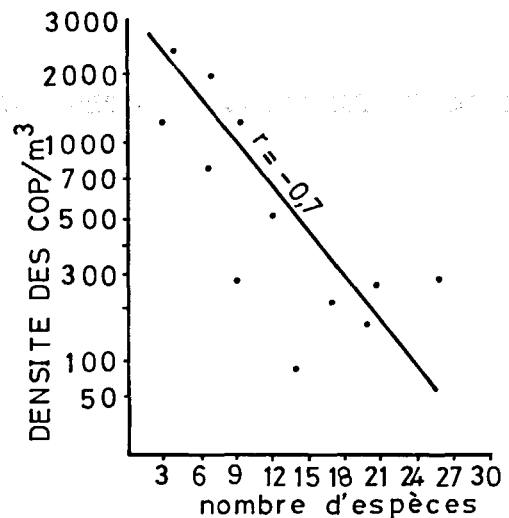


Figure 3

Relation entre la densité des populations de copépodes et le nombre d'espèces dans une station au large de la côte libanaise (By 2) au cours de l'année 1972-1973. Courbe de régression : $r = -0,75$.

Relationship between population density and number of species within pelagic Copepod community at the offshore station By 2 during 1972-1973. Regression curve: $r = -0,75$.

En revanche, l'indice de diversité de Shannon (H' = 0,654) est le plus faible en mars, correspondant à l'indice d'uniformité (EVEN = 0,180) le plus bas. Le profil de la diversité est donné à la figure 4.

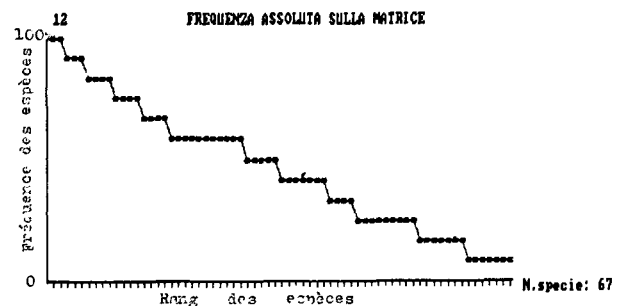


Figure 4

Diversité spécifique générale du peuplement des copépodes des eaux libanaises. 67 espèces (parmi les 173 formant le peuplement) dont la fréquence de présence est supérieure à 8% ont été choisies pour l'analyse effectuée sur ordinateur en utilisant le programme DIV. Ce diagramme rang-fréquence montre que quatre espèces ont 100% de fréquence : *Farranula rostrata*, *Euterpina acutifrons*, *Oithona setigera* et *Paracalanus parvus*. Six espèces ont 92% : *Corycaeus typicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera*, *O. nana*, *Temora stylifera* et *Clausocalanus furcatus*. Six ont 83%, quatre : 75%, deux : 67%, cinq : 58%, trois : 50%, sept : 42%, huit : 33%, trois : 25%, dix : 17%, et neuf espèces ont 8% de fréquence.

Diagram rank-frequency showing the profile of general species diversity of copepod populations from Lebanese waters. Six species (out of 173 forming the community) counting more than 8% frequency were chosen for analysis made on computer using program DIV. This diagram shows that four species have 100% frequency : *Farranula rostrata*, *Euterpina acutifrons*, *Oithona setigera* and *Paracalanus parvus*. Six species showed 92% : *Corycaeus typicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera*, *O. nana*, *Temora stylifera* and *Clausocalanus furcatus*. Six with 83%, four with 75%, two with 67%, five with 58%, three with 50%, seven with 42%, eight with 33%, three with 25%, ten with 17%, and nine have 8% frequency.

L'indice de diversité peut être légèrement différent suivant le calcul et la formule utilisée; mais d'une façon générale, tous les calculs effectués suivant les huit formules mentionnées plus haut coïncident avec de faibles différences. Ce schéma de l'évolution saisonnière de l'indice de diversité peut changer d'une région à l'autre selon l'écosystème et d'une année à l'autre selon l'abondance du plancton. D'une façon générale l'aspect des variations mensuelles des indices de diversité reste toujours le même à l'intérieur d'un même écosystème (fig. 5).

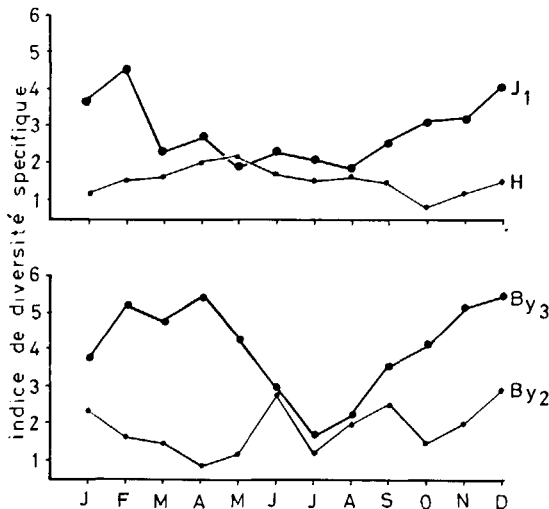


Figure 5
Evolution mensuelle de l'indice de diversité dans quatre stations des eaux libanaises au cours de l'année 1972 : H (port de Beyrouth), J 1 (baie de Jounieh), By 2, By 3, (au large de Byblos, pêches de surface et verticale 0-50m).

Monthly changes of species diversity indices of copepods at four different stations along the coast of Lebanon during 1972 : H (Beirut port), J 1 (central Jounieh bay), By 2, By 3 (off Byblos coast, horizontal and vertical 50-0m tows).

Le degré de dominance indique le pourcentage entre le nombre des deux premières espèces les plus abondantes d'un échantillon et le nombre total de toutes les espèces. Ce paramètre traduit l'importance des espèces dominantes au sein du peuplement ainsi que sa structure et son organisation. La dominance a été calculée par sa relation : $D = 100(N_1+N_2)/N$, formule très simple qui permet d'avoir directement le degré de dominance.

Les résultats sont donnés au tableau 4 dans le cas des stations J1 (côtière) et J2 (au large).

On remarque que les variations mensuelles de la dominance diffèrent d'une station à l'autre. En J1, elle varie de 33% en février, correspondant à une diversité élevée, à 89% en novembre. En revanche, à la station J2, la dominance varie de 22% en janvier à 90% en juillet. Cette différence de périodicité dans le degré de dominance aux deux stations est due probablement aux conditions hydrobiologiques dissemblables : les eaux côtières se réchauffent et se refroidissent plus vite et avant les eaux océaniques du large, ce qui affecte le cycle saisonnier du phytoplancton, celui du zooplancton en général et celui des copépodes en particulier.

Il faut noter aussi que la structure du peuplement serait différente dans les zones néritique et océanique. Dans le tableau 3, l'indice de dominance de Simpson (SP) a été calculé en tant que paramètre de diversité. Lorsqu'il est faible, la diversité augmente et vice-versa ; ainsi en juin $SP = 0,082$ correspond $H' = 2,823$ tandis que l'indice de dominance le plus élevé est enregistré en mars avec $SP = 0,775$ coïncidant avec la diversité la plus faible et $H' = 0,654$. La relation entre l'indice de diversité et l'indice ou le degré de dominance est toujours négative.

Tableau 4

Variations mensuelles de l'indice de diversité H, du nombre d'espèces et du degré de dominance % D des copépodes à la station J1 (côtière) et à la station au large de la côte libanaise J2 entre 1979 et 1983.

Monthly variations of species diversity index H, number of species N and degree of dominance % D within copepod community at the coastal station J1 and offshore station J2 in the Lebanese water between 1979 and 1983.

Station J1 (pêches de surface)				
Mois	Les deux espèces dominantes	N	H	%D
J	Farranula rostrata, Paracalanus parvus	102	2,49	41
F	Oncaea media, Corycaeus flaccus	79	3,12	33
M	Isias clavipes, Paracalanus parvus	98	1,59	39
A	Paracalanus parvus, Acartia clausi	95	1,87	58
M	Paracalanus parvus, Euterpina acutifrons	80	1,31	54
J	Paracalanus parvus, Euterpina acutifrons	69	1,59	79
J	Paracalanus parvus, Euterpina acutifrons	40	1,45	66
A	Paracalanus parvus, Oithona plumifera	32	1,32	63
S	Paracalanus parvus, Clausocalanus furcatus	62	1,73	82
O	Calocalanus styliremis, Paracalanus parvus	33	2,14	79
N	Paracalanus parvus, Clausocalanus furcatus	70	2,31	89
D	Farranula rostrata, Paracalanus parvus	82	2,96	54
Station J2 (pêches verticales (50-0m))				
Mois	Les deux espèces dominantes	N	H	%D
J	Farranula rostrata, Acartia discaudata	105	2,71	22
F	Oncaea mediterranea, Farranula rostrata	83	3,68	54
M	Oncaea media, Paracalanus parvus	113	3,33	42
A	Paracalanus parvus, Temora stylifera	105	3,82	35
M	Paracalanus parvus, Temora stylifera	88	2,98	56
J	Clausocalanus furcatus, Temora stylifera	73	1,87	56
J	Paracalanus parvus, Clausocalanus furcatus	45	1,25	90
A	Clausocalanus furcatus, Calocalanus styliremis	35	1,60	60
S	Clausocalanus furcatus, Calocalanus styliremis	65	2,50	59
O	Calocalanus styliremis, Clausocalanus furcatus	34	2,85	63
N	Clausocalanus furcatus, Calocalanus styliremis	72	3,61	65
D	Farranula rostrata, Clausocalanus furcatus	83	3,82	40

L'exemple de la figure 6 montre une régression $r = -0,6$ entre ces deux paramètres. Par ailleurs, les valeurs (tab. 4) de la diversité et de la dominance montrent la même évidence.

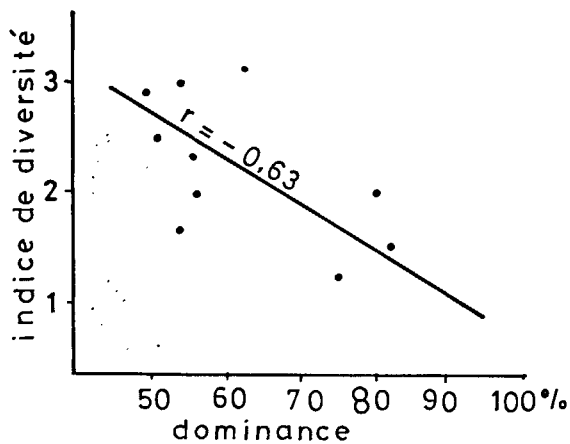


Figure 6
Relation entre l'indice de diversité et la dominance chez les copépodes à la station By 2 au cours de l'année 1972 ; la courbe de régression a une valeur $r = -0,63$.

Relationship between the species diversity index and the dominance at the offshore station By 2 during 1972; regression curve $r = -0,63$.

SUCCESSION DES POPULATIONS DE COPEPODES

Les successions écologiques annuelles sont parfois difficiles à définir dans un écosystème pélagique. On admet avec Frontier (1969), qu'un peuplement dans un milieu marin pélagique subit des changements de biomasse, de production, de flux d'énergie, de recyclage des éléments minéraux et de diversité spécifique. Pour définir les stades d'une succession, Frontier (1976, préconise l'utilisation des indices de diversité ainsi que les diagrammes rang-fréquence. Cette méthode permet de visualiser sur un diagramme l'évolution spatio-temporelle d'un peuplement et de définir les différentes étapes d'une succession. Elle consiste à établir une distribution cumulée ou "rétro-cumulée" sous forme de diagrammes présentant en abscisses les rangs des espèces classées par ordre d'abondance décroissante et en ordonnées, l'abondance absolue ou la fréquence de présence. Ces diagrammes traduisent la situation d'un peuplement à un moment déterminé beaucoup plus précisément qu'un simple indice de diversité et nous permettent de définir les étapes d'une succession. Pour construire les diagrammes rang-fréquence, quelques exemples ont été pris dans une série de 10 prélèvements mensuels effectués à la station By 2 (figs 7, 8). A chaque courbe sont associés l'indice de diversité et l'indice de dominance de l'échantillon. Les courbes ont presque la même allure avec une branche gauche descendante et une branche droite à pente moins accentuée. On distingue les courbes ayant une pente forte avec des indices de diversité faibles (avril : $H = 1,32$; mars : $H = 1,59$; mai : $H = 1,31$) et

celles à pente atténuée avec des indices plus élevés (janvier : $H = 2,49$; février : $H = 3,12$; décembre : $H = 2,96$; novembre : $H = 2,31$). Ainsi, d'après l'allure des diagrammes rang-fréquence, on peut définir trois principales étapes dans la succession écologique annuelle des copépodes :

Etape 1 : limitée entre fin mars et fin juin, elle correspond à la période printanière. Le peuplement très dense est formé surtout par des herbes herbivores qui se développent juste après la poussée phytoplanctonique printanière. La majorité des copépodes constitue des populations épipelagiques dont la nutrition dépend surtout de la filtration des diatomées et des dinoflagellés. Parmi elles, citons : *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus furcatus*, *Centropages krøyeri*, *Temora stylifera*, *Acartia* spp. ...etc. Le peuplement montre une diversité faible et un degré de dominance très élevé. La plupart de ces espèces montre des cycles biologiques très courts; en effet, plusieurs générations sont observées durant cette période notamment chez *Paracalanus*, *Temora*, *Acartia* et *Centropages* (Lakkis, 1983).

Etape 2 : définie entre juillet et novembre elle se caractérise par un peuplement pauvre en espèces et en biomasse. Cette pauvreté est due aux conditions hydrologiques estivales marquées par une stratification des couches d'eau, une forte thermocline, un appauvrissement en sels nutritifs et en production phytoplanctonique. Le peuplement de copépodes est caractérisé par une diversité spécifique faible et une abondance modérée. Parmi les espèces caractéristiques de cette étape se trouvent quelques espèces de l'étape 1 dont les populations à densité faible persistent : *Paracalanus parvus*, *Centropages krøyeri*, *Temora*. D'autres espèces estivales font leur apparition durant cette étape, notamment *Pontella mediterranea*, *Labidocera* spp., *Calanopia* spp., *Acartia italica*, *A. grani*, *A. latisetosa*, *Oithona plumifera*, *Corycaeus* spp. ...etc. (tab. 2).

Etape 3 : cette dernière étape de la succession est formée par des espèces à population hivernale (décembre, février). Durant cete période, le milieu épuisé en sels nutritifs récupère des sels minéraux et organiques par recyclage de la matière organique vivante. Par ailleurs, le phytoplancton malgré un léger redressement reste pauvre et les espèces herbivores ne se développent pas beaucoup. Le peuplement est formé d'espèces en majorité carnivores qui montent en surface avec les eaux profondes après la destruction de la thermocline et l'établissement de l'homothermie verticale. Parmi ces formes mésoplanctoniques et bathyplanctoniques carnivores, signalons : *Euchaeta* spp., *Euaetideus*, *Chiridus*, *Euchirella*, *Pleuromamma*, *Lucicutia*, *Heterorhabdus*, *Haloptilus*, *Candacia* spp. ...etc. Plusieurs autres espèces herbivores subsuperficielles restent mêlées aux autres pour former un peuplement mixte qui caractérise cette période hivernale. Ce changement hydrodynamique n'institue pas un autre

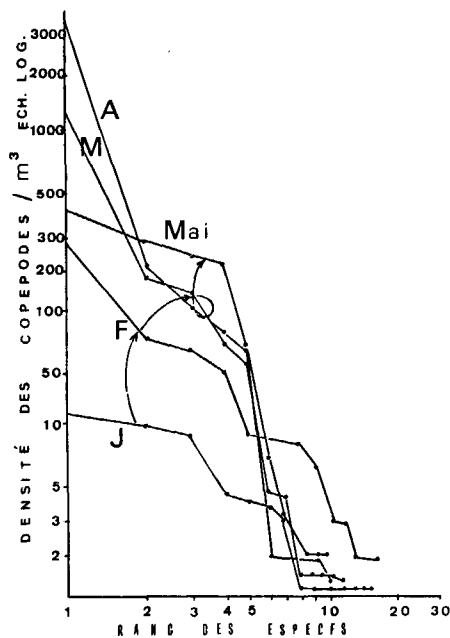


Figure 7
Diagrammes rang-fréquence montrant l'évolution des courbes suivant les valeurs des indices de diversité des copépodes à la station By 2 au cours des quatre premiers mois de 1972 : janvier (I. D. = 2,71 bits/ind., D = 62%), février (I. D. = 3,01, D = 54%), avril (I. D. = 1,62, D = 92%), mai (I. D. = 1,31, D = 95%)

Diagrams "rank-frequency" showing the monthly evolution of the curves according to the diversity indices of copepods at the offshore station By 2 during four months in 1972: January (D. I. = 2.71 bits/ind., D = 62%), February (D. I. = 3.01, D = 54%), April (D. I. = 1.62, D = 92%), May (D. I. = 1.31, D = 95%).

système planctonique, mais engendre un peuplement de copépodes différent de ceux des étapes précédentes par la composition, la densité et la structure des populations. D'ailleurs, plusieurs espèces pérennes, notamment *Farranula rostrata*, *Corycaeus spp.*, *Paracalanus*, *Oithona*, *Euterpina*, ainsi que d'autres copépodes filtreurs persistent au sein du peuplement hivernal mais en quantités moindres qu'au printemps et en été.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La majorité des espèces rencontrées dans le secteur libanais du Bassin levantin appartient à la faune méditerranéenne et atlantique tempérée. Ce sont pour la plupart des formes épipelagiques et mésopélagiques; parmi elles, 50 espèces environ peuvent être considérées comme bathypélagiques. Ce nombre, proche de celui trouvé par Dowidar (1985), soit 180 espèces dans les eaux méditerranéennes d'Égypte, est supérieur à celui trouvé dans d'autres secteurs du Bassin levantin par des chercheurs égyptiens (Dowidar et El-Maghraby, 1970) et israéliens (Kimor et Berdugo, 1968). Comparant notre inventaire de copépodes des eaux libanaises à ceux dressés dans quelques secteurs du Bassin occidental, entre 67 et 176 espèces (Mazz, 1966; Vives, 1966; Massuti, 1942; Razouls, 1972; Gaudy, 1972; Vaissière et

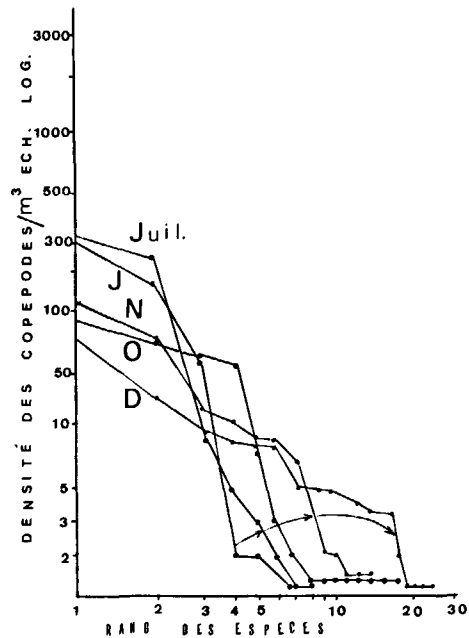


Figure 8
Diagrammes rang-fréquence montrant l'évolution des courbes suivant les valeurs des indices de diversité des copépodes à la station du large By 2 au cours des quatre mois suivants : juin 1972 (I. D. = 1,72, D = 64%), juillet (I. D. = 1,41, D = 88%), novembre (I. D. = 2,14, D = 64%), décembre (I. D. = 2,33, D = 65%).

Diagrams rank-frequency showing the monthly evolution of the curves according to the diversity indices of copepods at the offshore station By 2 during four months in 1972: June (I. D. = 1.72, D = 64%), July (I. D. = 1.41, D = 88%), November (I. D. = 2.14, D = 64%), December (I. D. = 2.33, D = 65%).

Seguin, 1980), on peut conclure que la faune des copépodes des eaux levantines en général et libanaises en particulier, est relativement riche en espèces. Toutefois, les 173 espèces rencontrées dans notre secteur levantin seraient limitées aux couches subsuperficielles car les couches profondes n'ont pas été explorées suffisamment. En revanche, les 218 espèces recensées dans l'Adriatique méridionale par Hure *et al.* (1980) comprennent plusieurs formes profondes collectées par des pêches verticales. La plupart des espèces communes formant des populations importantes sont presque les mêmes dans toutes les régions méditerranéennes, sauf en Adriatique et en mer Noire où les écosystèmes sont différents. Le Bassin levantin est caractérisé par la présence d'espèces subtropicales et indo-pacifiques émigrant par le canal de Suez. Bien que présentes régulièrement pendant une période déterminée de l'année (en général entre septembre et décembre), quelques-unes de ces espèces pourraient devenir des formes endémiques dans ce secteur, telles que *Calanopia spp.*, *Labidocera spp.* et qui n'ont pas encore atteint le Bassin occidental (Lakkis, 1976; Dowidar, 1985). Le calcul des indices de diversité dépend tout d'abord de la qualité et des fréquences de l'échantillonnage. Un échantillonnage idéal devrait, selon Goodman (1975), représenter la "communauté fonctionnelle"; il est malheureusement difficile à réaliser.

En effet, les caractéristiques des différentes espèces d'une communauté font que les échelles spatio-temporelles sont différentes pour un prédateur et pour un filtreur de particules (Binet, 1985). C'est pour cela que Frontier (1977, 1985), justifie le calcul de la diversité sur un seul taxon plutôt que sur un peuplement. D'après cet auteur, on devrait remplacer la notion d'écosystème par celle de taxocoenose. Quels doivent être le volume et la durée de l'échantillonnage pour connaître vraiment le mécanisme d'un écosystème? D'après May (1973) l'échantillonnage devra intégrer les différentes phases de l'écosystème au cours d'une période suffisamment longue pour englober la périodicité des phénomènes physio-écologiques (migrations nyctémérales, cycle biologique et fluctuations d'abondance). Les indices de diversité cumulés sur une ou plusieurs années prennent en compte le bilan annuel de la taxocoenose et non les variations saisonnières. L'échelle de temps est en effet importante pour étudier la structure d'un écosystème. Par ailleurs, la précision des calculs de diversité dépend de la qualité et de la régularité des prélèvements ainsi que du sous-échantillonnage et du comptage. Une variation de $\pm 0,5$ bit/individu n'est pas significative, car d'après Frontier (1983), les espèces rares qui sont les moins représentées dans les échantillons ont une contribution importante à la diversité totale. La diversité spécifique chez les copépodes des eaux libanaises, augmente de la côte vers le large, comme pour d'autres groupes planctoniques (Lakkis et Novel-Lakkis, 1981). Nos observations se rapprochent de celles de Binet (1985) qui, dans un écosystème différent, le lagon de Nouméa, a trouvé des indices de diversité cumulée variant entre 1,72 et 4,11. Dans les eaux côtières libanaises, l'indice de diversité totale varie en sens inverse de la densité des copépodes de 1,31 bit/individu en mai jusqu'à 3,12 en février (stations côtières). Dans les stations du large (J2, By2), les indices sont légèrement plus élevés (février = 3,82). Le même phénomène a été noté par Gerber (1981) dans un atoll aux îles Marshall où la diversité moyenne du zooplancton est de 3,9. Un indice de diversité élevé reflète une certaine stabilité du peuplement au sein de l'écosystème alors qu'une diversité faible indique une instabilité liée à une

biomasse élevée. Selon Margalef (1967 c), la diversité spécifique augmente avec la succession et diminue vers les phases terminales de cette succession. Un peuplement jeune et riche formé de phytoplancton et de filtreurs de petite taille est nécessairement exploité par un peuplement mûr et pauvre constitué essentiellement de carnivores prédateurs. Lorsque les filtreurs augmentent en nombre et en taille ainsi qu'en diversité, les carnivores suivent et font de même. Dans la première phase de la succession, on trouve *Paracalanus*, *Temora*, *Acartia*, *Centropages* dont les populations se succèdent en plusieurs générations pour augmenter la production secondaire suite à un apport riche en microplancton (diatomées). Au stade suivant, ces mêmes espèces herbivores commencent à diminuer en nombre avec le développement d'autres espèces carnivores et omnivores de tailles plus grandes. Ainsi la densité du peuplement diminue et la diversité générale augmente. On peut donc admettre qu'un milieu stable entraîne une diversité spécifique élevée et vice-versa. Les peuplements dans un milieu donné sont plus riches en espèces que ceux d'un milieu perturbé par les changements des conditions hydrologiques. Ces perturbations intra-saisonnières prévisibles se répètent chaque année ce qui implique la périodicité de changement du système et la régularité des étapes d'une succession répétée. C'est donc à l'intérieur de la saison que devrait être mis en évidence l'impact de la perturbation sur la structure du peuplement. L'hydrodynamisme d'un milieu pélagique serait de première importance dans la formation d'un système planctonique et dans la composition d'un peuplement de copépodes pélagiques.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué grâce à l'aide financière du CNRS libanais et avec les facilités techniques et logistiques offertes par l'Université Américaine de Beyrouth. L'assistance et la collaboration de Mlle Raymonde Zeidane ont été grandement appréciées.

REFERENCES

- Berdugo V. (1968). Sur la présence dans la Méditerranée orientale de deux espèces du genre *Calanopia* (Copepoda, Canaloïda), *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 19(3), 445-446.
- Berdugo V., B. Kimor (1968). Considerations on the distribution of pelagic copepods in the eastern Mediterranean, *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 19(3), 447-448.
- Binet D. (1985). Essai d'utilisation de la diversité spécifique dans l'analyse des communautés de copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle-Calédonie, *Mar. Biol.*, 88, 85-99.
- Devaux J. (1976). Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Frontier pour délimiter les stades des successions phytoplanctoniques, *C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D.* 282 (16), 1499-1501.
- Dowidar N.M. (1985). Epipelagic copepods of the south-eastern Mediterranean, general remarks, *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29 (9), 239-243.
- Dowidar N. M., A.M El-Maghraby (1970). The neritic zooplankton of the south-eastern Mediterranean at Alexandria. I, Distribution and Ecology of the zooplankton organisms with special references to copepoda, *Bull. Inst. Oceanogr. Fish. Arab repub. Egypt, Cairo*, 225-273.
- El-Maghraby A.M. (1965). Présence et distribution des copépodes pélagiques dans la Méditerranée orientale au large de la côte égyptienne, *Proc. Gen. Fish Coun. Médit.*, 8, 45-64.
- Frontier S. (1969). Méthodes d'analyse statistique applicable à

- l'écologie du plancton, ORSTOM, *Oceanogr. Doc.*, **7**, 33 pp.
- Frontier S.** (1976). Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes, *J. Rech. Océanogr.*, **1**, 35-48.
- Frontier S.** (1977). Réflexions pour une théorie des écosystèmes, *Bull. Ecol.*, **8**, 445-464.
- Frontier S.** (1983). L'échantillonnage en écologie, ed. S. Frontier, Paris, Masson, Presses de l'université de Laval, 416-436.
- Gaudy R.** (1972). Contribution à l'étude du cycle biologique des copépodes pélagiques du golfe de Marseille. I, L'environnement physique et biotique et la composition de la population de copépodes, *Théthys*, **3** (4), 921-942.
- Gerber R. P.** (1981). Species composition and abundance of lagoon zooplankton at Enitwetak Atoll, Marshall Islands, *Atoll Res. Bull.*, **247**, 1-22.
- Goodman D.** (1975). The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Q. Rev. Biol.*, **50**, 237-266.
- Grassle J. F., G. P. Patil, W. Smith, C. Taillie** (1979). Ecological diversity in theory and practice. Statistical Ecological series, **6**, Fairland, Maryland, USA. International cooperative publishing house.
- Hure J., A. Ianora, B. Scotto di Carlo** (1980). Spatial and temporal distribution of copepod communities in the Adriatic sea, *J. Plankton Res.* **2**(4), 295-316.
- Kimor B., E. J. F. Wood** (1975). A plankton study in the Eastern Mediterranean sea, *Mar. Biol.*, **29**, 321-333.
- Lakkis S.** (1971 a). Contribution à l'étude du zooplancton des eaux libanaises, *Mar. Biol.*, **11**, 138-148.
- Lakkis S.** (1971 b). Variations saisonnières en abondance des copépodes pélagiques dans le Bassin levantin à Beyrouth, *Thal. Jugosl.*, **7**(1), 159-170.
- Lakkis S.** (1976). Considerations on the distribution of pelagic copepods in the eastern Mediterranean of the coast of Lebanon, *Acta Adriatica*, **18**, 39-53.
- Lakkis S.** (1983). Contribution à la connaissance de l'écosystème néritique des eaux libanaises (Méditerranée orientale) : Ecologie descriptive du peuplement planctonique avec référence particulière aux copépodes, Thèse, Doctorat d'état, Université de Paris VI, 505pp.
- Lakkis S.** (1984). On the presence of some rare copepods in the levantine Basin, *Crustaceana, Suppl.*, **7**, 286-304.
- Lakkis S., Novel-Lakkis V.** (1981). Composition, annual cycle and species diversity of the phytoplankton in Lebanese coastal waters, *J. Plankton Res.*, **3**, 123-136.
- Lakkis S., R. Zeidane** (1987). Corycaeidae (Copepoda, Cyclopoida) of Lebanese waters (Eastern Mediterranean) : Composition and distribution, *J. Plankton res.*
- Malt S., S. Lakkis, R. Zeidane** (1990). The Copepod Genus *Oncaea* (Cyclopoida) from the Lebanon : Taxonomic and Ecological observations, *J. Plankton Res.*, **11**(5), 949-969.
- Margalef R.** (1957). La teoria de la informacion en ecologica, *Mem. Real Acad. Cien. Artes Barcelona*, **32**(13), 373-449.
- Margalef R.** (1967 c). Some concepts relative to the organization of plankton, *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **5**, 257-289.
- Massuti M.** (1942). Notas fenológicas sobre los copepodos pelagicos de la bahia de Palma de Mallorca, *Inst. esp. Oceanogr. Notas y Res. ser.*, **2**, 109, 12pp.
- May R. M.** (1973). Time-delay versus stability in population models with two and three trophic levels, *Ecology*, **54**, 315-325.
- Mazza J.** (1966). Les copépodes de la méditerranée (Bassin occidental), *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30**(2), 329-349.
- Patil G. P., C. Taillie** (1976). Ecological diversity concepts, indices and applications, *Proc. 9th int. Biometric Conference*, vol **II**, The Biometric Society, 383-411.
- Pielou E. C.** (1975). Ecological diversity, New York, Wiley.
- Razouls C.** (1972). Estimation de la production secondaire (Copépodes pélagiques) dans une province néritique méditerranéenne (Golfe du Lion), Thèse, Doctorat d'état, Université de Paris VI, 301pp.
- Scimone M., P. Ganis, E. Feoli** (1987). Programmi basic per il calcolo di misura di diversità in comunità ecologiche. Quaderni del Gruppo Elaborazione Automatica Data Ecologia Quantitativa, Dipartimenta di Biologia, Università di trieste, *GEAD-EQ*, **5**, 34pp.
- Travers M.** (1971) Diversité spécifique du microplancton du golfe de Marseille en 1964, *Mar. Biol.*, **8**, 308-343.
- Vaissière R., G. Seguin** (1980). Etude préliminaire de peuplements de copépodes (juillet 1977) en relation avec l'hydrologie des mers Tyrrhénienne et Ionienne, *Oceanologica Acta*, **3**(1), 17-29.
- Vives F.** (1966). Zooplankton neritico de la aguas de Castellon (Mediterranea occidental), *Investig. Pesq.*, **30**, 49-166.
- Whittaker R. H.** (1972). Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, **21**, 213-251.