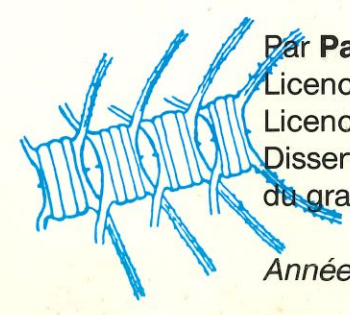
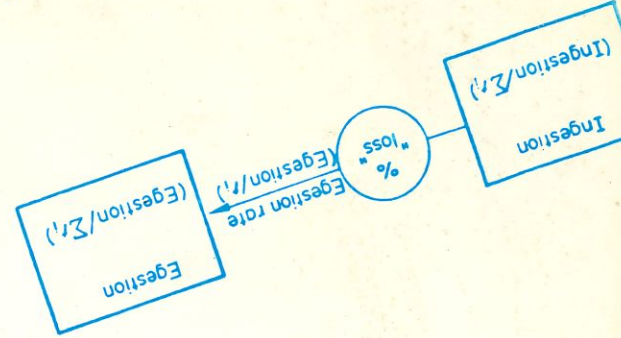


UNIVERSITE DE LIEGE
 Faculté des Sciences

$$P = \sum_{i=0}^{i=D_m} C_{wi} W_i$$

$$P = B_e + (B_2 - B_1) = N_e \bar{w}_e + (N_2 \bar{w}_2 - N_1 \bar{w}_1)$$

DYNAMIQUE ET PRODUCTIVITE DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE DU GOLFE DE CALVI-CORSE



Par Patrick DAUBY
 Licencié en Sciences Zoologiques
 Licencié en Océanologie
 Dissertation présentée en vue de l'obtention
 du grade de Docteur en Océanologie

Année académique 1984-1985

Bertalanffy growth equation

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = k_{gg} \left(\frac{B_m^b}{B^b} - 1 \right)$$



UNIVERSITE DE LIEGE

Faculté des Sciences

**DYNAMIQUE ET PRODUCTIVITE
DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE
DU GOLFE DE CALVI-CORSE**

Par **Patrick DAUBY**

Licencié en Sciences Zoologiques

Licencié en Océanologie

Dissertation présentée en vue de l'obtention
du grade de Docteur en Océanologie

Année académique 1984-1985

Au terme de ce travail, il m'est agréable de remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à sa réalisation.

En tout premier lieu, je tiens à dire merci à Carole qui a supporté, sans trop réchigner, mes longues et fréquentes absences.

J'exprime ma gratitude au Professeur Jean GODEAUX pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et m'avoir encouragé, tout en me laissant libre d'orienter mes recherches à mon gré.

J'adresse également mes remerciements au Professeur Albert DISTECHE pour ses enseignements, ses critiques, son soutien ; je lui suis reconnaissant d'avoir mis à ma disposition les installations de la Station Océanographique STARESO.

Que le Professeur Paul NIVAL, de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour l'intérêt qu'il a manifesté à mes recherches depuis de longues années.

Je suis profondément honoré que le Professeur Charles JEUNIAUX et le Dr. Jean-Claude BUSSERS aient accepté de participer au jury de ce doctorat.

C'est un merci très sincère que j'adresse au Dr. Jean-Henri HECQ pour les nombreux conseils qu'il m'a prodigués et pour l'aide qu'il m'a fournie dans l'élaboration de ce travail.

Je tiens aussi à assurer de toute ma reconnaissance le Dr. Karl WITTMANN, de l'Université de Vienne, pour son inestimable contribution à l'étude des Mysidacés et les fructueuses discussions que nous avons pu avoir à ce sujet. Que les Drs. Raymond GAUDY et Claude RAZOULS, des Stations de Marseille-Luminy et de Banyuls-sur-Mer, soient également remerciés pour leurs précieux conseils.

Je ne puis non plus oublier la collaboration de mes amies et amis de Villefranche-sur-Mer, les Drs. Lucienne et Robert FENAUX, Suzanne NIVAL, Serge DALLOT, Philippe LAVAL, Frédéric IBANEZ, Gaby GORSKY, Fereidoun RASSOULZADEGAN et Valérie ANDERSEN.

Il m'est agréable d'adresser mes plus vifs remerciements au Dr. Daniel BAY pour son accueil à la Station STARESO ainsi qu'aux Commandants du "RECTEUR DUBUISSON", Miles Patrick CHAPMAN et Xavier BRUNAU, sans qui ce travail n'aurait pas vu le jour.

Je m'en voudrais de ne pas mentionner l'aide efficace du personnel de la Station, et tout particulièrement de Mathieu ORSINI et d'Eric ROCHAULT.

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont aidé à tenir le coup durant cette longue année dans le désert de la Revellata, et tout spécialement Françoise BAY et Catherine BRUNAU. E a tutti mi amichi Calvese, ... a' ringrazavvi.

Je suis aussi profondément reconnaissant à Anne GOFFART et Martine MORTIER-LICOT pour leur aide technique dans l'analyse faunistique et l'estimation des biomasses de phytoplancton.

Ma gratitude s'adresse également à la Brasserie PIEDBOEUF pour son aide financière.

Il serait injuste de passer sous silence le travail ingrat de Christiane MARCHAND qui a dactylographié cette thèse et de Jean-Pierre BURY qui en a assuré l'impression.

Enfin, ce travail n'a été possible que grâce au soutien du Fonds National de la Recherche Scientifique que je remercie pour l'aide qu'il m'a accordée durant ces quatre années.

T A B L E D E S M A T I E R E S

INTRODUCTION	1
1. L'ESTIMATION DE LA PRODUCTION DU PLANCTON	4
1.1. Généralités	4
1.2. Aperçu de quelques travaux consacrés à la production zooplanctonique. Problèmes et perspectives	6
1.2.1. Estimation sur base des bilans en carbone	6
1.2.2. Estimations entièrement dérivées des mesures de terrain	19
2. CARACTERISATION PHYSICO-CHIMIQUE DU GOLFE DE CALVI	24
2.1. Caractérisation géographique et distri- bution des biocoenoses benthiques	24
2.2. Régime hydrologique	27
2.2.1. Circulation générale le long des côtes occidentales de la Corse	27
2.2.2. Circulation locale	30
2.3. Climatologie	32
2.3.1. Ensoleillement	32
2.3.2. Régime des vents	33
2.3.3. Température de l'air	35
2.4. Température de l'eau et thermocline	35
2.5. Salinité	37
2.6. Oxygène dissous	39
2.7. Sels nutritifs	39
2.8. Matière organique particulaire	40

3. STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE ET METHODES DE MESURES	42
3.1. Choix des variables étudiées	42
3.2. Choix de l'échelle d'observation spatio-temporelle	44
3.2.1. Lieux de prélèvement	44
3.2.2. Fréquence d'échantillonnage	51
3.3. Choix des méthodes d'échantillonnage	53
3.3.1. Prélèvements de zooplancton	53
3.3.2. Prélèvements de phytoplancton	57
3.3.3. Autres prélèvements	57
3.4. Traitement des échantillons	58
3.5. Mesure des consommations d'oxygène	61
3.5.1. Consommation d'oxygène par le zooplancton total	61
3.5.2. Consommation d'oxygène par des espèces isolées	62
3.5.3. Discussion	64
4. VARIATIONS ANNUELLES DE LA COMPOSITION FAUNISTIQUE DU PLANCTON DU GOLFE	68
4.1. Le phytoplancton	69
4.1.1. Diatomées	69
4.1.2. Dinoflagellés	72
4.1.3. Autres groupes	74
4.1.4. Biomasses de chlorophylle	74
4.2. Le microzooplancton	76
4.2.1. Foraminifères	76
4.2.2. Acanthaires et Radiolaires	77
4.2.3. Tintinnides	79
4.3. Le mésoplancton herbivore	81
4.3.1. Copépodes	81
4.3.2. Stades larvaires d'Euphausiacés	91

4.3.3. Stades larvaires de Crustacés Décapodes	93
4.3.4. Véligères et autres larves	95
4.3.5. Appendiculaires	98
4.4. Les consommateurs secondaires et tertiaires	100
4.4.1. Copépodes	100
4.4.2. Cladocères	102
4.4.3. Mollusques holoplanctoniques	104
4.4.4. Chaetognathes	105
4.5. Le macrozooplancton gélatineux	106
4.5.1. Siphonophores	107
4.5.2. "Méduses"	108
4.5.3. Cténophores	111
4.5.4. Thaliacés	111
4.6. Le zooplancton de l'herbier de posidonies	113
4.7. Synthèse et comparaison avec les secteurs géographiques voisins	114
4.8. Modèle qualitatif de la structure du réseau trophique	117
5. METHODES DE CALCUL OU D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION DES DIFFERENTES COMPOSANTES DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE DU GOLFE	122
5.1. Le calcul de la production primaire	122
5.1.1. Méthode au carbone 14	122
5.1.2. Méthode de la chlorophylle	123
5.2. Calcul de la production des populations ne présentant pas de reproduction continue	128
5.3. Calcul de la production des populations à reproduction continue	131
5.4. Estimation de la production par la mesure de la respiration	133
6. ESTIMATION DE LA PRODUCTION DES PRINCIPAUX COMPOSANTS DU RESEAU TROPHIQUE	137
6.1. Variations annuelles de la production primaire	137

6.2. Le microzooplancton : production des Tintinnides	140
6.3. Dynamique des populations et production des Copépodes	140
6.3.1. Cycle biologique des espèces caractéristiques	141
6.3.2. Détermination des vitesses de croissance	158
6.3.3. Détermination des biomasses	162
6.3.4. Estimation de la fécondité des femelles	166
6.3.5. Calcul de la production	167
6.4. Estimation de la production du méroplancton	173
6.4.1. Les véligères	173
6.4.2. Les larves de Crustacés	174
6.5. Production des Appendiculaires	175
6.6. Les apports du zooplancton profond	176
6.6.1. Production printanière de <i>Meganyctiphanes norvegica</i>	176
6.6.2. Production automnale de <i>Cavolinia inflexa</i>	178
6.7. Le problème du macrozooplancton gélatineux	178
6.8. Synthèse : production globale de l'écosystème planctonique	180
6.9. Estimation de la production du zooplancton total par les mesures de respiration	187
7. ETUDE COMPARATIVE DE LA BIOLOGIE ET DE LA PRODUCTIVITE D'UN CRUSTACE BENTHO-NECTONIQUE, LE MYSIDACE <i>Leptomysis spp.</i>	191
7.1. Choix des espèces	191
7.2. Eco-éthologie comparée des quatre espèces	192
7.2.1. Comportement social	192
7.2.2. Localisation des rassemblements de <i>Leptomysis</i>	193
7.2.3. Composition des essaims et comportement des individus	198

7.2.4. Comportement des essais au cours de cycles journaliers	202
7.2.5. Stabilité des essais	206
7.3. Cycles biologiques des 4 espèces	208
7.4. Fécondité, développement et croissance	220
7.4.1. Fécondité	220
7.4.2. Développement et croissance	225
7.5. Estimation de la production et de la productivité	229
8. MODELE TROPHODYNAMIQUE DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE DU GOLFE	235
8.1. Etablissement d'un modèle de base	235
8.2. Essai de quantification des flux entre les divers constituants	239
8.2.1. Flux d'entrée de matière dans les compartiments	240
8.2.2. Flux de sortie de matière des compartiments	244
8.2.3. Autres flux	246
8.3. Modèles saisonniers	246
8.4. Discussion	253
SYNTHESE ET CONCLUSIONS	255
BIBLIOGRAPHIE	263
ANNEXES	278
Annexe faunistique	278
Glossaire	290

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

En implantant la Station STARESO au bout de la presqu'île de la Revellata, feu le Recteur Marcel DUBUISSON avait non seulement doté l'Université de Liège du "pied-à-mer" tant espéré, mais il avait offert, à l'ensemble de la communauté scientifique tant liégeoise qu'internationale, une formidable bouée-laboratoire permettant l'étude, en permanence, d'une "station océanique" de référence.

En effet, par sa position géographique, le secteur de Calvi se trouve éloigné de toute influence néritique : il est distant d'environ 100 milles des côtes les plus proches, son plateau continental est extrêmement étroit (surtout au niveau de la Revellata en raison de l'existence d'un canyon sous-marin), et l'influence des apports terrigènes est négligeable. Ces caractéristiques rendent ce secteur propice à des recherches qui, habituellement, nécessitent des campagnes de longue haleine et des moyens à la mer importants.

Si un certain nombre de résultats sont disponibles pour certaines stations océaniques et à certains moments de l'année, aucune étude couvrant un cycle annuel complet (notamment du plancton) n'a été réalisée, en Méditerranée, en secteur océanique.

Nous avons donc mis à profit la situation privilégiée de STARESO pour entreprendre l'étude de l'écosystème qui est à la base de la chaîne trophique pélagique, le plancton.

Dans une étude préliminaire, de 1977 à 1980, nous avons déterminé (avec un échantillonneur sélectif) quelles

étaient les espèces principales composant, numériquement, la moyenne partie du mésozooplancton ; l'évolution annuelle des populations de la plupart d'entre elles avait alors été décrite et un prémodèle (purement qualitatif) avait été proposé, reprenant les principaux liens trophiques entre les différents groupes de planctontes. Cette approche se devait d'être complétée tout d'abord au niveau faunistique (certains groupes taxonomiques n'ayant pas été considérés), ensuite au niveau dynamique, afin d'essayer de comprendre le fonctionnement de cet écosystème planctonique.

Le présent travail est la continuation logique de notre mémoire de licence ; il aborde, par étapes successives, la structure de l'écosystème, la productivité de ses constituants, puis les interactions entre ceux-ci.

Dans une première partie, nous essayerons de déterminer quelles sont les espèces (phyto- et zooplanctoniques) qui participent à la constitution des différents niveaux de l'écosystème, grâce à l'emploi d'un nouvel échantillonneur permettant de récolter les organismes dans un spectre de taille très étendu. Nous analyserons comment les populations de ces diverses espèces évoluent au cours de l'année et proposerons un premier modèle, qualitatif, de la structure de cet écosystème, en regroupant les espèces suivant leurs relations trophiques.

La deuxième partie sera consacrée à l'évaluation de la biomasse des différents groupes d'espèces. Puis, par diverses méthodes, la productivité de ces groupes sera estimée et parallèlement, l'étude de la dynamique des espèces formant le groupe principal, les Copépodes, sera réalisée. A titre comparatif, une étude similaire sera menée sur un autre groupe de Crustacés benthiques, les Mysidacés.

Enfin, dans la dernière partie, un modèle des différents flux de matière entre les divers constituants de l'écosystème sera proposé, et un essai de quantification de ces flux sera tenté pour diverses périodes de l'année.

1. L'ESTIMATION DE LA PRODUCTION DU PLANCTON

1.1. Généralités

Le désir de connaître la biologie des espèces marines actuellement ou potentiellement importantes au niveau commercial et de comprendre comment évoluent dynamiquement les communautés océaniques a suscité, depuis quelques décennies, de nombreux travaux consacrés à l'estimation des taux de production de matière organique par les divers constituants de ces communautés.

Le phytoplancton en particulier, premier maillon des réseaux trophiques océaniques, a fait l'objet de recherches intensives. La technique d'évaluation, au moyen de bouteilles claires et noires, soit de la production d'oxygène, soit de l'incorporation de carbone radioactif (STEEMAN-NIELSEN, 1952), fait maintenant partie des procédures de routine, malgré certaines divergences sur l'interprétation des résultats (STRICKLAND, 1960 ; EPPLEY & SLOAN, 1965). L'estimation des biomasses phytoplanctoniques, à partir du dosage des concentrations en chlorophylles dans la matière organique particulaire (LORENZEN, 1967 ; STRICKLAND & PARSONS, 1968), est également un classique des mesures océanographiques ; la conversion des teneurs en chlorophylles en carbone organique semble cependant dépendre de la localisation géographique et de la période de l'année (Mc ALLISTER, 1969).

L'estimation des biomasses zooplanctoniques pose des problèmes plus cruciaux dus, d'une part, à la mobilité des organismes, et, d'autre part, à leur sur-dispersion tant horizontale que verticale ("patchiness"). De nombreux auteurs

ont tenté de mettre au point des engins plus ou moins sophistiqués, adaptés à la récolte "idéale" de tel ou tel type d'organismes, mais, en fait, on doit admettre qu'il n'existe aucun appareil permettant la collecte d'échantillons représentatifs de tous les types de zooplanctons présents dans une aire déterminée. Toutefois, afin de pouvoir comparer les études réalisées dans les différentes mers, une uniformisation des engins de pêche et une normalisation des règles d'échantillonnage ont été proposées (UNESCO, 1968 ; PARSONS & TAKAHASHI, 1973).

De nombreuses techniques ont été proposées pour la mesure de la production zooplanctonique. On peut globalement les regrouper en deux "familles" (MULLIN, 1969).

- a) Le premier type d'approche est basé sur la balance en carbone des organismes ; la croissance d'une population est exprimée comme la différence entre les entrées (ingestion ou assimilation) et les sorties (respiration, excrétion et mortalité) de carbone. Ce type d'approche nécessite de nombreuses mesures en laboratoire sur le métabolisme des organismes et, même si ces mesures sont réalisées correctement, l'extrapolation aux populations naturelles reste toujours sujette à contestation.
- b) Le second groupe de techniques est fondé sur l'analyse de la dynamique des populations ; l'estimation des taux de croissance et de mortalité est faite sur base des distributions de classes d'âge à différentes périodes et sur la mesure de la taille des organismes à différents âges. Cette technique est relativement aisée à appliquer aux populations d'animaux présentant un nombre réduit de stades de développement et ne fait appel qu'à peu de mesures en laboratoire.

1.2. Aperçu de quelques travaux consacrés à la production zooplanctonique. Problèmes et perspectives

1.2.1. Estimation sur base des bilans en carbone*

Deux étapes sont nécessaires pour une approche correcte de la production zooplanctonique par l'étude de la balance en carbone des organismes.

- a) La première consiste en la mesure, en laboratoire, des différents taux d'entrée et de sortie de matière chez une espèce de plancton ou chez un groupe d'espèces taxonomiquement et écologiquement voisines. Cette étape permet l'évaluation du taux de croissance, et donc de la production potentielle, des organismes considérés dans des conditions environnementales bien définies.
- b) La deuxième étape est l'application des résultats de la première aux populations naturelles. Elle souffre d'un handicap majeur, car il y a peu de chances que l'on dispose un jour des données de taux métaboliques pour l'ensemble des espèces d'un écosystème marin, même relativement simple. Force est donc de regrouper les espèces en une série limitée d'ensembles, plus ou moins hétéroclites, sur base de similitudes de taille ou de régime alimentaire, chacun de ces ensembles étant centré sur une espèce "représentative" pour laquelle des mesures en laboratoire sont disponibles.

1.2.1.1. Mesures des taux métaboliques d'espèces isolées

Le premier problème auquel ont été confrontés les auteurs désireux de mesurer les transferts de matière chez les espèces isolées a sans doute été d'ordre technique. Car,

* Une explication des principaux termes employés dans ce chapitre sera trouvée en annexe, p.290 (voir aussi fig.52,p.135).

si la majorité des espèces phytoplanctoniques peuvent être cultivées en routine d'une façon relativement aisée, le maintien des espèces zooplanctoniques au travers de plusieurs générations s'avère plus difficile. Ce n'est qu'à partir du milieu des années soixante qu'ont été entrepris avec succès des élevages de Crustacés : Copépodes calanoïdes (ZILLIOUX & WILSON, 1966 ; MULLIN & BROOKS, 1967 ; KATONA & MOODIE, 1969 ; HEINLE, 1969 ; CORKETT, 1970 ; NASSOGNE, 1970 ; PAFFENHÖFER, 1970 ; YASSEN, 1981) et harpacticoïdes planctoniques (BERNARD, 1963 ; NEUNES & PONGOLINI, 1965 ; BATTAGLIA, 1970 ; SMOL & HEIP, 1974). D'autres groupes de zooplanctontes ont récemment fait l'objet d'élevages réussis : les Cténophores (GREVE, 1970 ; HIROTA, 1972), les Mysidacés (WITTMANN, 1978b ; GAUDY & GUERIN, 1979) et les Appendiculaires (PAFFENHÖFER, 1973 ; FENAUX & GORSKY, 1979).

Ainsi qu'il a été rappelé plus haut, le nombre d'espèces zooplanctoniques pour lesquelles les taux métaboliques ont été mesurés (ou estimés) est faible. Ces espèces appartiennent principalement à la classe des Crustacés mais, depuis quelques années, l'intérêt pour les autres groupes zoologiques du plancton va croissant.

La première étude complète est probablement celle consacrée au Copépode *Calanus hyperboreus* par CONOVER (1962, 1966a). Cet auteur a mesuré les taux de nutrition et de respiration des derniers stades copépodites de l'espèce dans diverses conditions de température ; considérant que seule la fraction organique de la nourriture est affectée par la digestion, il estime le taux d'assimilation en comparant les teneurs en matière organique de la nourriture et des fèces. Il compare enfin la croissance pondérale mesurée avec la croissance théorique calculée à partir des taux d'assimilation et de respiration, et observe une bonne concordance entre les deux séries de valeurs. L'efficacité d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance varie entre 13 et 17%, celle de la nourriture assimilée entre 50 et 90%.

LASKER (1966) mesure les taux de nutrition, d'assimilation, de respiration, de croissance, de mue et de production d'oeufs chez *Euphausia pacifica*. Les taux d'assimilation, mesurés au moyen d'un traceur radioactif, sont généralement supérieurs à 80% mais la majeure partie de la nourriture assimilée (62-87%) est consommée par la respiration. L'efficacité d'utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance diminue avec l'âge : 30% chez les tout jeunes individus mais 6% chez les adultes.

CORNER *et al.* (1967) ont étudié l'azote excrété et l'azote retenu dans les tissus aux différents stades de développement de *Calanus finmarchicus*. Les taux d'assimilation sont estimés soit par différence entre ingestion et pelotes fécales, soit par la méthode décrite par CONOVER (1966a,b). Au cours d'une vie d'approximativement dix semaines, 24% de l'azote ingéré sont utilisés pour l'élaboration de tissus et pour la production des oeufs.

Passant en revue une série de travaux d'auteurs russes, SUSHCHENYA (1970) et WINBERG (1971) ont publié, pour un certain nombre de Crustacés tant benthiques que planctoniques, une liste comparative des coefficients d'utilisation de la nourriture ingérée et/ou assimilée pour la croissance et les dépenses métaboliques (voir p. 18).

MULLIN & BROOKS, sur des élevages de *Calanus helgolandicus* (1970a,b,c) et de *Rhincalanus nasutus* (1970a) ont comparé les taux d'ingestion, de croissance et de respiration en relation avec différentes conditions expérimentales. Ils constatent une augmentation de l'ingestion avec la température ou la concentration en nourriture, mais une diminution du taux d'ingestion des animaux avec une augmentation de leur poids ; le taux respiratoire évolue de la même façon. L'efficacité d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance n'est pas modifiée par la température et reste

sensiblement constante durant tout le développement larvaire des deux espèces (30-45%) ; cette efficience est toutefois inversément corrélée à la quantité totale de nourriture ingérée durant toute la croissance.

Dans une étude du Copépode harpacticoïde littoral *Tigriopus brevicornis*, HARRIS (1973) a mesuré, sous forme de bilan azoté, les taux d'ingestion, d'assimilation, d'excrétion, de croissance, de mue et de production d'oeufs. Les taux d'assimilation sont élevés : 75% de la nourriture ingérée, mais seuls 4% de la fraction assimilée sont utilisés pour la croissance, ce qui est peu par rapport aux estimations précédentes, alors que 22% sont utilisés pour la production des oeufs ; ce fait peut être interprété comme une adaptation à un habitat très instable (flaques de la zone intertidale).

Au cours d'une étude sur la biologie des Copépodes du golfe de Marseille, GAUDY (1973, 1974) a mesuré les taux de grazing, de respiration, de production d'oeufs et de pelotes fécales de quatre espèces représentatives, *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, *Temora stylifera* et *Acartia clausi*, nourries suivant différents régimes. Seules des femelles adultes sont utilisées. Les taux d'assimilation et les efficiences de croissance sont calculés sur base des ingestions et des masses d'oeufs produites. Les taux d'assimilation semblent décroître exponentiellement avec une augmentation de la quantité ingérée.

Le travail de DAGG (1976) sur l'Amphipode carnivore *Calliopius laeviusculus* mérite quelque attention : cet auteur a analysé en détail, et à trois températures différentes, les taux de croissance, d'ingestion, l'efficacité d'assimilation, la respiration, l'excrétion azotée, les productions de mues et d'oeufs. Pour chacun de ces paramètres, il propose un ensemble de six équations (deux par température) reliant ce paramètre au poids de l'animal exprimé soit en carbone, soit

en azote. Le calcul des budgets journaliers sur base de ces équations fournit une balance assez correcte entre les entrées et les sorties de carbone ; l'ingestion calculée s'avère cependant surestimée pour les animaux proches de la taille maximale. Il n'apparaît pas de relation claire entre la température ou le poids des organismes et la distribution de la nourriture ingérée entre les différents paramètres du budget. L'efficacité d'utilisation de la nourriture assimilée pour la production diminue de 40% pour les jeunes stades à environ 20% pour les stades adultes.

Dans une étude du zooplancton tropical, GERBER & GERBER (1979) ont mesuré, dans des récipients traversés par un flux continu d'eau de mer naturelle (dont les éléments méso- et macroplanctoniques ont été retirés), les différents paramètres du bilan azoté et carboné. Les espèces étudiées sont de gros Copépodes et des Ptéropodes ; des mesures ont été également réalisées sur des ensembles naturels plurispécifiques de petits Copépodes herbivores. Les taux d'ingestion sont élevés (jusqu'à 112% du poids par jour) et l'assimilation très efficace ($\pm 90\%$) ; cependant, les pertes métaboliques s'avèrent également importantes, ce qui implique un faible pourcentage d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance (4 à 9%).

Enfin, dans une intéressante série de travaux, VIDAL (1980a,b,c,d) a exposé les résultats de ses mesures de taux de croissance et de métabolisme (et les estimations de taux d'assimilation en découlant) réalisées sur *Calanus pacificus* dans une large gamme de conditions expérimentales. Les différents paramètres sont mesurés suivant deux gradients couplés de concentration en nourriture et de température, et sont exprimés en fonction du poids du corps. On peut observer (fig.1A) que le taux spécifique de production individuelle croît hyperboliquement avec la concentration en nourriture et décroît logarithmiquement avec l'accroissement linéaire

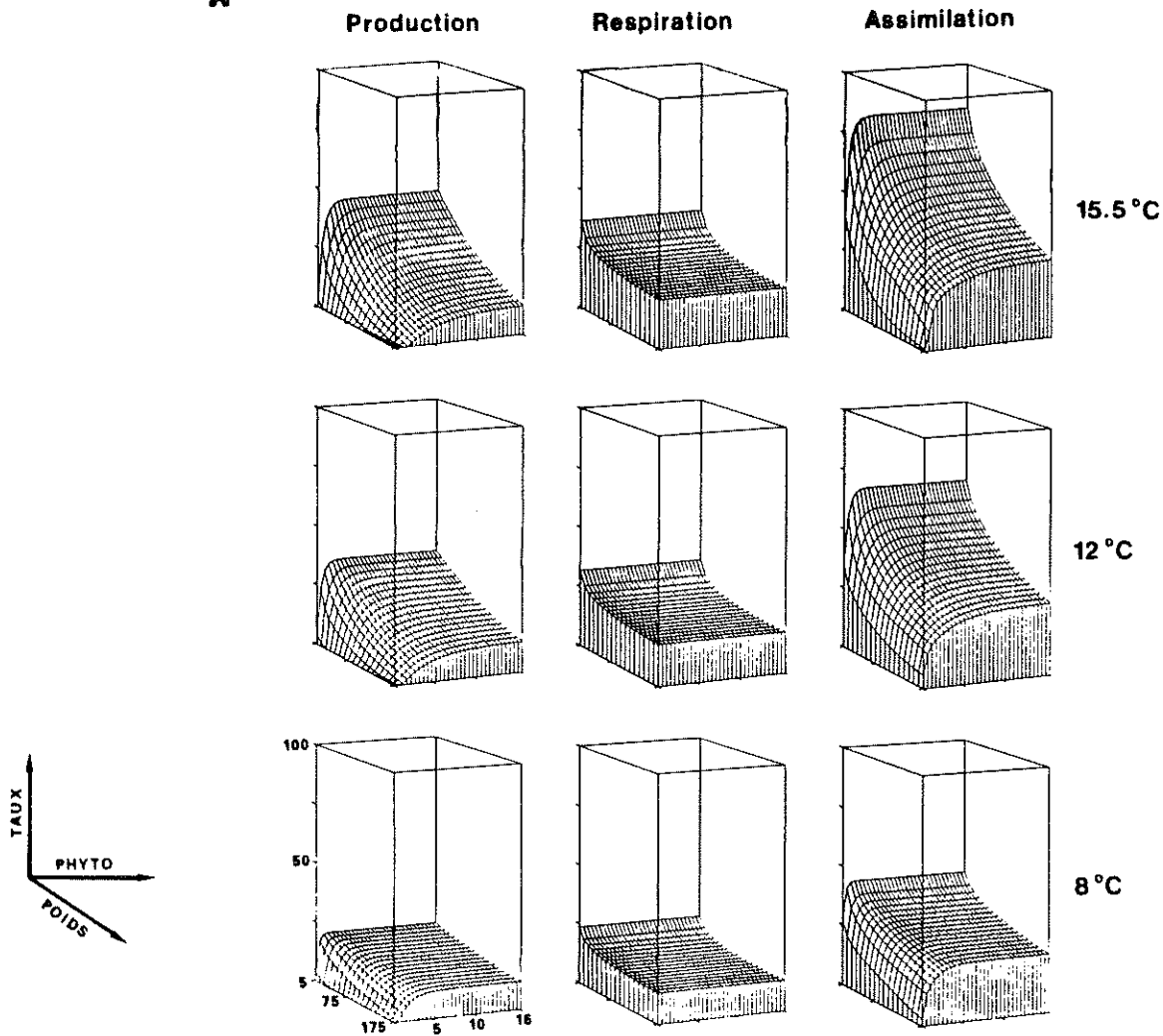
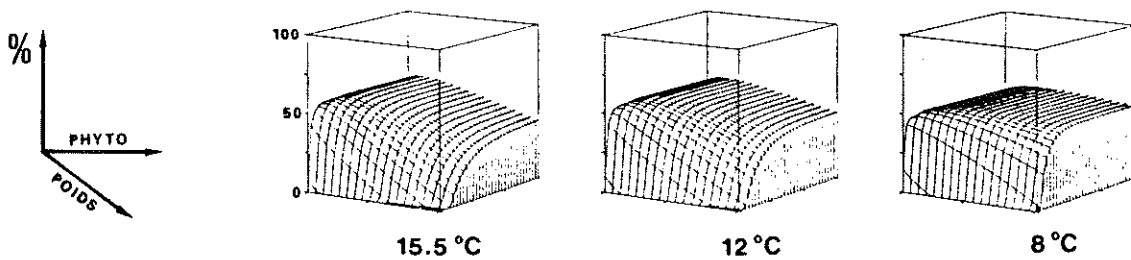
A**B****Efficience de Production**

Fig.1 : A. Taux spécifiques de production, de respiration et d'assimilation en fonction de la concentration en nourriture et du poids du corps chez *Calanus pacificus* à 3 températures. Les taux sont exprimés en % du poids du corps (en C) par jour, les poids en μg P.S., la nourriture en ppm. B. Efficience d'utilisation de la nourriture assimilée pour la production (en %). Mêmes conditions qu'en A (d'après VIDAL, 1980d).

du poids de l'organisme, et ce d'une façon plus marquée aux températures plus élevées. Le taux spécifique de dépense métabolique semble in affecté par la concentration en nourriture et décroît logarithmiquement avec un accroissement linéaire du poids ; une augmentation de la température n'affecte pas l'allure de ces fonctions mais augmente le niveau du métabolisme de base. Le taux spécifique d'assimilation suit les mêmes variations que celui de production. L'efficacité d'utilisation de la nourriture assimilée pour la production augmente d'une façon hyperbolique avec la concentration en nourriture (fig.1B) ; elle croît très rapidement au début du développement larvaire pour décroître régulièrement ensuite lors de l'augmentation du poids de l'organisme.

A côté des quelques travaux qui viennent d'être passés en revue et de deux ou trois autres traitant du bilan carboné ou azoté d'espèces élevées en laboratoire [voir aussi par exemple le travail sur les Copépodes *Temora longicornis* et *Pseudocalanus elongatus* de HARRIS & PAFFENHÖFER (1976a,b) et PAFFENHÖFER & HARRIS (1976)], un nombre relativement important de recherches ont eu pour l'objet l'analyse d'un des paramètres du bilan des entrées et sorties de matière organique.

Le paramètre assurément le mieux étudié est la respiration et ses variations concomitantes aux modifications des diverses variables de l'écosystème marin. Parmi les premiers travaux, il faut citer ceux de MARSHALL *et al.* (1935) et de CLARKE & BONNET (1939) sur *Calanus finmarchicus* montrant une relation positive entre la température et le taux respiratoire. RAYMONT & GAULD (1951), GAULD & RAYMONT (1953) et RAYMONT (1959) indiquent que la consommation d'oxygène est reliée à la taille des Copépodes ; une relation similaire entre poids et respiration a été trouvée par CONOVER (1959). Le taux respiratoire spécifique (exprimé par unité de poids) diminue avec une augmentation de la

taille (ou du poids) chez une même espèce (COMITA, 1968). Le jeûne a un effet dépressif sur la respiration (IKEDA, 1970). La pression par contre ne semble pas la modifier (TEAL & CAREY, 1967 ; PEARCY & SMALL, 1968). Des variations saisonnières de taux respiratoires ont été montrées par MARSHALL & ORR (1958), CONOVER (1959,1962), HAQ (1967), GAUDY (1973).

Quelques dizaines d'autres travaux ont encore été consacrés à la respiration du plancton. Il ne nous paraît cependant guère utile d'alourdir la liste bibliographique ; IKEDA (1974) et VIDAL (1980c) en ont fait d'excellentes synthèses.

La littérature abonde également en données sur les taux de grazing, d'ingestion et d'excrétion de zooplancton. Nous y ferons référence en temps opportun.

1.2.1.2. Applications aux populations naturelles

Un certain nombre de remarques et de réserves doivent être émises à propos de l'applicabilité des mesures en laboratoire aux situations auxquelles sont confrontés les organismes dans leur milieu.

La première concerne la mesure des taux d'ingestion et, corrélativement, des taux d'assimilation. Dans son milieu naturel, le zooplancton herbivore ne dispose que de relativement peu de phytoplancton (quelques μg à quelques dizaines de μg de chlorophylle par litre). A de rares exceptions près, les animaux élevés en laboratoire sont nourris à satiété ("overfed") au moyen de cultures monospécifiques de cellules phytoplanctoniques ; le nombre de cellules par litre varie entre plusieurs centaines de milliers à une dizaine de millions (GAULD, 1951 ; MULLIN, 1963 ; ANRAKU, 1964 ; FROST, 1972), ce qui représente des concentrations au moins dix fois

supérieures à celles rencontrées en mer.

Le fait de "nourrir" les animaux avec un ensemble restreint d'espèces phytoplanctoniques peut également être une source d'erreurs. De nombreux Copépodes par exemple montrent une sélectivité dans le choix de leurs proies (MULLIN, 1966 ; GAUDY, 1974 ; FROST, 1977 ; LANDRY, 1981) ; d'autres, par contre, comme *Pseudocalanus minutus*, s'avèrent plus opportunistes (POULET, 1974 ; POULET & CHANNUT, 1975). La matière organique particulière peut constituer une part importante du régime des espèces filtrantes (PAFFENHÖFER & STRICKLAND, 1970 ; HEINLE *et al.*, 1977). Enfin, des espèces réputées comme herbivores stricts peuvent présenter temporairement un caractère de carnivores (CORNER *et al.*, 1976).

Des différences importantes peuvent être constatées dans les taux d'ingestion et la taille des particules sélectionnées suivant l'âge (PAFFENHÖFER, 1971) et le sexe des organismes. Des variations journalières du taux de grazing sont également connues (GAULD, 1953 ; MACKAS & BOHRER, 1976 ; DARO, 1978). Enfin, il est vraisemblable que la répartition spatiale de type agrégatif du phytoplancton ait une influence sur la quantité de nourriture ingérée par les herbivores.

Une remarque doit également être formulée sur la façon de mesurer les taux de respiration et, plus particulièrement, sur les délais entre la collecte des organismes et leur mise en incubation. De nombreux auteurs (CONOVER, 1956 ; RAZOULS, 1971 ; NIVAL *et al.*, 1972 ; GAUDY, 1973) préconisent de laisser les animaux fraîchement capturés pendant un temps relativement long (environ 24h) dans une eau stérile, et ce afin de leur permettre de se "déstresser". SATOMI & POMEROY (1965), bien que reconnaissant la possibilité d'une augmentation du métabolisme due au stress de la pêche, objectent que le fait de maintenir les organismes dans des conditions de jeûne pendant une journée fait baisser le taux respiratoire

au niveau basal ; considérant que cette méthode n'est pas représentative des conditions naturelles, ils recommandent de mesurer les taux métaboliques juste après la pêche. Cette opinion a depuis lors été reprise par plusieurs auteurs (LEBORGNE, 1973 ; HECQ, 1982).

Par ailleurs, des mesures réalisées *in situ* ou sur des organismes prélevés délicatement en plongée directement dans des incubateurs, ont montré que les taux respiratoires ainsi obtenus étaient plus proches de ceux mesurés par la méthode de SATOMI & POMEROY que ceux relevés après une longue période de jeûne (BIGGS, 1977 ; SAINVITU, 1983).

Les migrations verticales nycthémérales, parfois de grande amplitude, effectuées par la plupart des organismes zooplanctoniques, imposent probablement une augmentation sensible des dépenses métaboliques, non pas tellement en raison d'une activité motrice accrue (VLYMEN, 1970), mais plutôt du fait que les organismes traversent, en remontant vers la surface, des couches d'eaux de plus en plus chaudes. Cet aller-retour journalier au travers d'un gradient de températures implique également une modification de la vitesse de croissance et de la fécondité des animaux (Mc LAREN, 1963, 1974).

Conscients de la variabilité du milieu et de la complexité des relations entre les différents maillons du réseau trophique, un certain nombre d'auteurs ont toutefois essayé d'estimer la production du zooplancton sur base des divers paramètres du bilan carboné.

RILEY (1947), dans son travail sur le zooplancton du Georges Bank, fait figure de pionnier. Considérant l'ensemble du zooplancton comme herbivore, il assimile les variations de biomasse aux différences entre les entrées de matière organique (ingestion de phytoplancton) et les pertes

(respiration, prédation, mortalité naturelle). Supposant ensuite que chaque organisme zooplanctonique se nourrit d'une manière constante, et donc consomme une fraction constante de la population phytoplanctonique par unité de temps, il suppose que chaque unité de biomasse zooplanctonique (exprimée en gC/m^2) ingère 0.75% de la biomasse phytoplanctonique (exprimée aussi en $g C/m^2$) par jour. L'assimilation est considérée égale à l'ingestion, pour autant que celle-ci ne dépasse pas 8% du poids des organismes par jour. La respiration est dérivée des données de MARSHALL *et al.* (1935) et la mortalité supposée constante. Les pertes par prédatations sont estimées en fonction de l'abondance en Chaetognathes.

Sur base de ces hypothèses, RILEY a construit un modèle de l'évolution de la biomasse du zooplancton, modèle qui "colle" relativement bien à la situation observée à partir des récoltes. Reprenant ce modèle, MULLIN (1969) calcule la production annuelle comme égale à la somme de la prédation et de la mortalité naturelle, la biomasse du zooplancton étant la même au début et en fin d'année. La productivité moyenne (production moyenne/biomasse moyenne) est égale à 3% ; le rapport production secondaire/production primaire est de 0.25.

Se fondant sur des mesures de taux de grazing et de respiration chez *Acartia clausi* et *A. tonsa*, CONOVER (1956) a estimé la production moyenne journalière du zooplancton du Long Island Sound. L'ingestion est estimée comme le produit du taux moyen de grazing par la concentration moyenne en phytoplancton ; le taux d'assimilation est fixé à 80%. La production est calculée comme la différence entre l'assimilation moyenne et la respiration moyenne ; ramenée à l'unité de biomasse, elle s'élève à 17%. Dans cette étude, aucune estimation n'est faite de la mortalité.

Dans son modèle théorique, Mc ALLISTER (1969,1970) calcule également la production du zooplancton en soustrayant la respiration de la nourriture assimilée. Il compare les résultats obtenus suivant que l'on considère que le zooplancton se nourrit continuellement ou seulement durant la nuit (taux de nutrition nocturne constant ou progressivement décroissant) ; divers taux arbitraires de respiration sont également testés. Le taux d'assimilation est posé égal à 65%. L'estimation de la production secondaire s'avère liée au choix du taux d'assimilation et du taux de respiration. Même en choisissant le schéma de nutrition le plus favorable, la production devient nulle lorsque les pertes par respiration sont supérieures à 13% du poids du corps par jour.

Dans une étude du Kuroshio, courant chaud baignant la côte orientale du Japon, IKEDA & MOTODA (1975,1978) estiment la production du zooplancton entièrement à partir des données de taux métaboliques publiés par divers auteurs. Le taux d'assimilation est fixé à 70% de l'ingestion ; l'efficacité d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance est prise égale à 30%. Respiration et excrétion sont considérées comme fonction du poids moyen des individus et de la température. La production est estimée selon la méthode développée par WINBERG (1956), à partir de la respiration et de l'efficacité d'utilisation de la nourriture ingérée (voir chapitre 5, formule 5.28). Les valeurs obtenues sont ensuite corrigées en leur soustrayant les pertes par mortalité (calculées à partir des durées de vie théoriques) et par mues (considérées égales à 10% du poids des organismes). La production ainsi obtenue (10 à 60 mg C/m².jour suivant l'aire considérée) est ensuite répartie entre herbivores et carnivores sur base d'un rapport 10/4 dans le nombre respectif des organismes des deux niveaux trophiques.

Une approche similaire a été faite par HECQ (1982) sur le zooplancton de la Mer du Nord. Elle diffère cependant de celle d'IKEDA & MOTODA par le fait que la respiration n'est plus estimée, mais mesurée tout au long de l'année. Le coefficient d'utilisation de la nourriture pour la croissance est posé égal à 30%. Cette façon d'estimer la production par des mesures de taux respiratoires a l'avantage d'intégrer directement divers facteurs tels que la température, l'âge des organismes ou leur état nutritionnel ; elle ne permet pas, par contre, de connaître la part prise par les différentes espèces de planctons dans la somme totale de matière organique produite. Cette remarque perd toutefois de son importance lorsque la diversité spécifique est faible ou quand, comme en Mer du Nord, l'essentiel de la biomasse est le fait de quelques espèces écologiquement voisines.

A propos de ces deux dernières études, il convient de soulever le problème de la valeur attribuée aux coefficients d'utilisation pour la croissance de la nourriture ingérée et de la nourriture assimilée*. Il a été montré, en effet, que ces coefficients varient en fonction du stade de développement des organismes (MULLIN & BROOKS, 1970a ; PAFFENHÖFER, 1976 ; RAZOULS & APOSTOLOPOULOU, 1977 ; GAUDY, 1979), du taux d'ingestion (HARRIS & PAFFENHÖFER, 1976b), du type de nourriture (PAFFENHÖFER, 1976), de la température (GAUDY, 1979) et de la méthode d'estimation (BUTLER *et al.*, 1969, 1970). Cependant, la gamme de variations de ces deux coefficients n'est pas très étendue : de 0.05 à 0.40 pour le coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance et de 0.20 à 0.60 pour le coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance. En adoptant une valeur moyenne, la production calculée sur base de ces coefficients peut être considérée comme une bonne approximation (erreur maximale de 100%).

* K_1 et K_2 d'IVLEV (1945) et de WINBERG (1956) (voir p.134).

1.2.2. Estimations entièrement dérivées des mesures de terrain

Ce type d'estimations présente le gros avantage de ne pas nécessiter de recours à des expérimentations sur du matériel vivant maintenu dans des conditions confinées en laboratoire, mais nécessite par contre un grand soin et une grande précision dans l'échantillonnage.

Une des premières études réalisées exclusivement à partir des données de terrain est celle de HARVEY (1950) dans la Manche. Cet auteur estime la production primaire à partir du taux de décroissance des nutriments dissous (estimation minimale car elle ne tient pas compte de la régénération et de la réutilisation de ces nutriments). Sur base du poids des oeufs et des adultes du Copépode *Calanus sp.*, et connaissant la durée nécessaire au développement complet, il conclut que chaque individu augmente en moyenne son poids de 10% par jour durant l'été ; ce taux de production est alors appliqué à l'ensemble du zooplancton pour toute l'année.

Le modèle de STEELE (1958) décrit le taux de changement de la biomasse zooplanctonique en fonction du temps sur base des biomasses mesurées de phyto- et de zooplancton. L'équation de base de ce modèle est : $dz/dt = 0.1 P - 0.01 Z^2$, où P et Z sont respectivement les biomasses de phyto- et de zooplancton ; le premier terme du membre de droite représente le taux de croissance (ou de production) du zooplancton, le second le taux de mortalité. Cependant, le modèle de STEELE souffre d'une sérieuse inconsistance (MULLIN, 1969) parce que, suivant l'épaisseur de la couche d'eau au sein de laquelle le zooplancton se nourrit, soit la production journalière de celui-ci est supérieure à la quantité ingérée, soit la quantité ingérée dépasse la quantité produite par le phytoplancton.

C'est surtout aux auteurs russes, et principalement à l'école de Sébastopol, que l'on doit l'essor des recherches sur la production du zooplancton par l'étude de la dynamique des populations. A partir de la détermination des nombres d'individus appartenant à chaque stade de développement et de la décroissance de ces nombres au fil du temps, il est possible de calculer le pourcentage d'organismes passant au stade de développement suivant et donc le pourcentage d'organismes morts à chaque stade. Cette technique, déjà utilisée par YASHNOV (1940), a ensuite été développée par de nombreux auteurs (KAMSHILOV, 1958 ; YABLONSKAYA, 1962 ; HEINRICH, 1962).

La formulation mathématique de cette méthode de calcul de la production a été largement explicitée par WINBERG (1971) et WINBERG *et al.* (1971) ; une version simplifiée a été publiée par LEBLOND & PARSONS (1977).

Le même principe de calcul a été utilisé sous une forme particulière par HYNES & COLEMAN (1968). Ces auteurs, s'appuyant sur les résultats de leurs observations en différentes saisons, déterminent un nombre moyen annuel d'organismes dans les différentes classes de taille ; la distribution moyenne de fréquence des classes de taille ("average cohort") est utilisée pour la détermination de la production annuelle. Cette méthode a le défaut, par exemple, de ne pas tenir compte de différences possibles dans les durées nécessaires au passage d'un stade au suivant. Des corrections ont été apportées à la méthode de calcul par HAMILTON (1969) et FAGER (1969) ; cette dernière reste toutefois très critiquée (ZWICK, 1975).

Les techniques développées par WINBERG et par HYNES & COLEMAN sont basées sur l'analyse des cohortes, c'est-à-dire des populations d'individus issus d'une même période de ponte, croissant simultanément, et ne produisant pas de générations nouvelles pendant la période étudiée. Ce type de

populations est relativement peu fréquent dans le zooplancton des mers tempérées. Seuls quelques Crustacés de grande taille (Mysidacés, Euphausiacés, Décapodes Natantia) et les espèces, même de petite taille, vivant en eau froide et présentant donc une croissance plus lente (plancton arctique ou bathyplancton) peuvent être étudiées au moyen de ces méthodes.

Mis à part ces quelques cas d'espèces, la majorité des zooplanctontes présentent des périodes de reproduction très étalées, voire ont une reproduction continue. Les différentes cohortes se chevauchent et leurs changements en abondance dans le temps ne peuvent être discernés. L'estimation de la production de ces organismes oblige donc à recourir à des méthodes ne réclament pas la reconnaissance et le suivi des cohortes.

Différentes méthodes de calcul ont été proposées (PECHEN & SHUSHKINA, 1964 ; GREZE & BALDINA, 1964 ; WINBERG *et al.*, 1965). Toutes utilisent le taux de croissance des organismes et nécessitent la connaissance de l'accroissement de poids des individus au cours de tout leur développement. La production d'une population est égale à la somme des accroissements de poids de chacun de ses constituants durant la période séparant deux échantillonnages. Bien que correctes au point de vue théorique, ces méthodes fournissent des valeurs surestimées de la production, car elles ne tiennent compte ni de la mortalité naturelle, ni des pertes par prédation.

Elles ont pourtant été largement utilisées, sous leur forme originelle ou légèrement modifiées, pour l'estimation de la production des Copépodes planctoniques : RAZOULS (1974) sur *Temora stylifera* et *Centropages typicus* à Banyuls, GAUDY (1976) sur les six espèces dominantes de la rade de Villefranche, CISZEWSKI & WITEK (1977) sur les derniers stades larvaires d'*Acartia* et de *Pseudocalanus* de la baie de

Gdansk, SWIFT & HAMMER (1979) sur *Diaptomus* d'un lac canadien, UYE (1982) sur *Acartia clausi* de la baie d'Onagawa au Japon, BURKILL & KENDALL (1982) sur *Eurytemora affinis* du canal de Bristol, ... ; ces méthodes s'appliquent aussi aux formes méiobenthiques (FLEEGER & PALMER, 1982).

Une autre étude des populations à reproduction continue a été proposée par ELSTER (1954). Cet auteur rappelle que les changements dans le nombre d'individus d'une population résultent de deux processus opposés, la reproduction et la perte par prédation et mortalité. Le taux de croissance (en nombre d'individus) dû à la reproduction est calculé à partir d'un "coefficient de renouvellement" qui est l'inverse du temps nécessaire au développement des oeufs. Le produit de ce coefficient par le nombre d'oeufs dans la population naturelle donne le nombre de naissances par unité de temps. La mortalité est la différence entre le changement du nombre total d'individus observés dans les échantillons et les naissances.

Cette approche, reprise par EICHHORN (1957), sans permettre d'estimer la production réelle d'une population, autorise cependant le calcul du temps de "turnover" d'une population stationnaire (temps de renouvellement du nombre d'individus). Ce temps de "turnover" peut également être défini à partir du taux instantané de naissance (EDMONDSON, 1960 ; EDMONDSON *et al.*, 1962) et permet alors, en admettant une mortalité égale pour toutes classes d'âge, le calcul de la production (HALL, 1964 ; WRIGHT, 1965). Nous ne développerons pas ce genre de calcul, ses applications aux populations marines semblant jusqu'à présent fort limitées.

Plus récemment, PARSLOW *et al.* (1979) et SONNTAG & PARSLOW (1981) utilisent une technique d'engineering,

l'identification des systèmes, pour estimer la durée des stades larvaires des organismes et le taux de mortalité propre à chaque stade. Sur base d'un algorithme d'optimisation non linéaire, ces paramètres sont progressivement modifiés de façon à minimiser la somme des variances entre la situation observée sur le terrain et le modèle de prédiction de l'évolution des classes d'âge. La production est alors calculée comme la somme des produits du recrutement total et du poids moyen pour chaque classe d'âge. Cette technique a donné des résultats satisfaisants pour des populations aisément identifiables (cohortes), mais n'a pas encore été appliquée à des ensembles plus complexes.

Une technique intéressante, enfin, a été proposée par KIMMERER (1983) pour mesurer directement le rapport production/biomasse chez les Copépodes. Les organismes sont incubés dans des bouteilles replacées *in situ* et les changements de biomasse mesurés après 40 heures. La mortalité est estimée par un colorant vital (qui n'est pas absorbé par les organismes morts). Cette méthode présente l'avantage de ne nécessiter aucune connaissance préalable sur la durée du développement et la distribution des classes d'âge ; elle intègre également les effets de la température et fournit des valeurs de P/B spécifiques au lieu et à la date d'expérimentation. Les résultats qu'elle procure montrent par contre une grande variabilité et, par exemple, la possibilité d'un effet dépresseur du confinement en bouteille sur le taux de croissance n'est pas à rejeter.

2. CARACTERISATION PHYSICO-CHIMIQUE DU GOLFE DE CALVI

2.1. Caractérisation géographique et distribution des biocoenoses benthiques

Le golfe de Calvi est situé dans le nord-ouest de la Corse, entre 8°43' et 8°48' de longitude est et 42°33' et 42°38' de latitude nord. Il est largement ouvert vers le nord et est limité, à l'ouest, par la pointe de la Revellata et, à l'est, par le cap d'Espino (fig.2). Sa superficie est d'environ 2.200 Ha (BAY, 1978).

La profondeur du golfe augmente régulièrement vers le nord (pente de 2%) jusqu'à atteindre environ 100 mètres. En face du golfe, à 3 Km des côtes, s'ouvre un canyon asymétrique, le flanc est étant plus abrupt (pente de 20%) que le flanc ouest (pente de 9%) (BURHENNE, 1981) ; il atteint une profondeur de plus de 1000 mètres à 10 Km de la côte.

Quatre types de biocoenoses benthiques sont présentes dans le golfe de Calvi (BAY, 1978) ; ce sont, par ordre d'importance et d'après la nomenclature de PERES & PICARD (1964) :

- L'herbier à Posidonies (*Posidonia oceanica*) (HP). Il recouvre l'entièreté des fonds (fig.3), à l'exception des abords de la plage de Calvi, jusqu'à une profondeur moyenne de 38m. Sa distribution, quasi continue, est interrompue par quelques chenaux intermattes (SGFC) et en deux zones situées à l'embouchure de ruisseaux saisonniers. La surface qu'il occupe représente 48% de la superficie totale du golfe.
- Des vases terrigènes côtières (VTC). Elles couvrent les fonds au-delà de l'isobathe des 60m, et représentent 22% de la superficie du golfe.

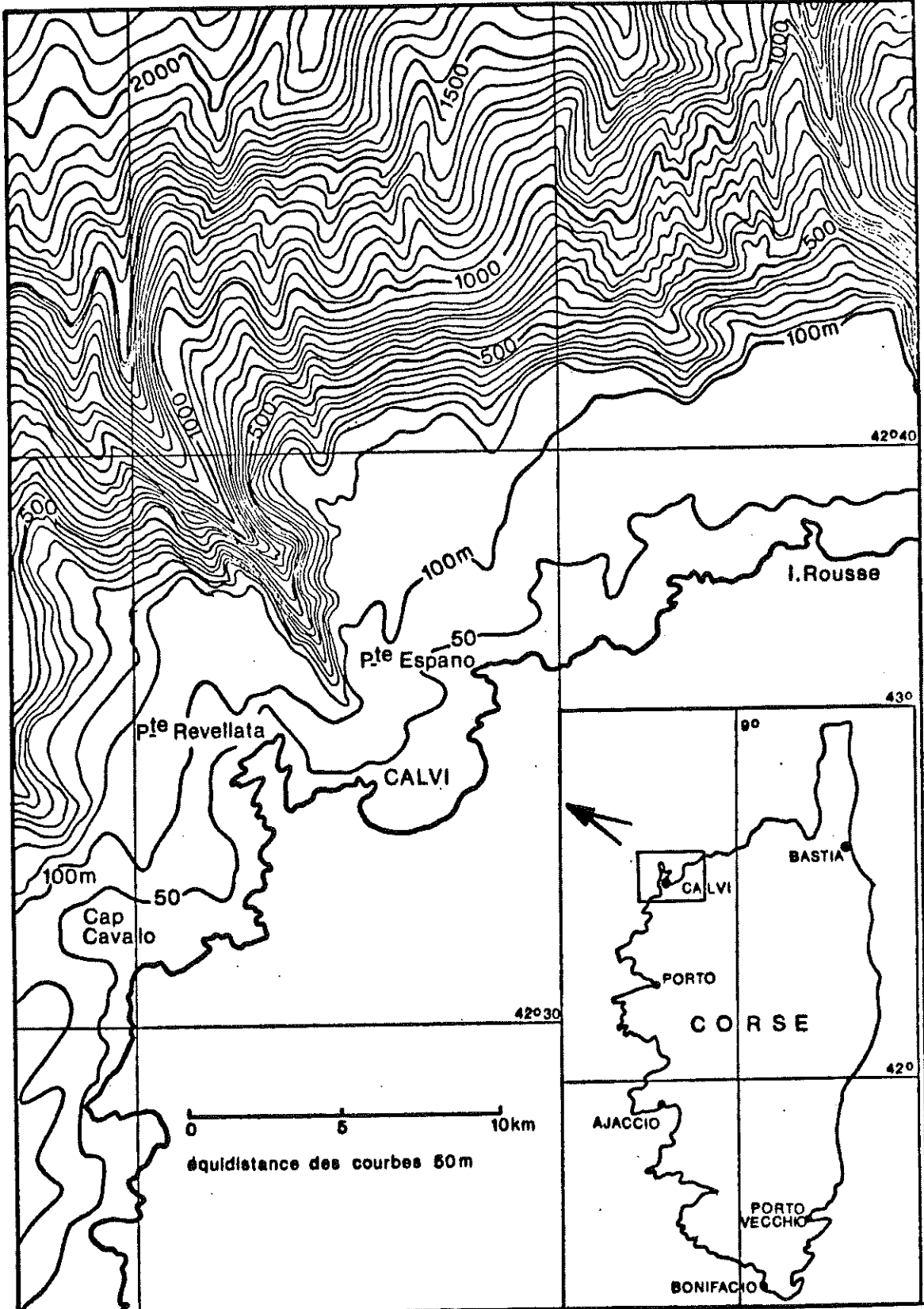


Fig.2 : Carte du précontinent sous-marin calvais (carte n° 10, Musée Océanographique de Monaco, 1961).

- Une zone de fonds détritiques côtiers (DC) située entre les deux biocoenoses précédentes et couvrant environ 18% de la surface totale.
- Un faciès à *Cymodocea nodosa*, caractéristique d'une biocoenose de sables vaseux superficiels en mode calme (SVMC). Cette biocoenose occupe la zone la plus abritée du golfe, le long de la plage de Calvi, et couvre 12% de la superficie totale.

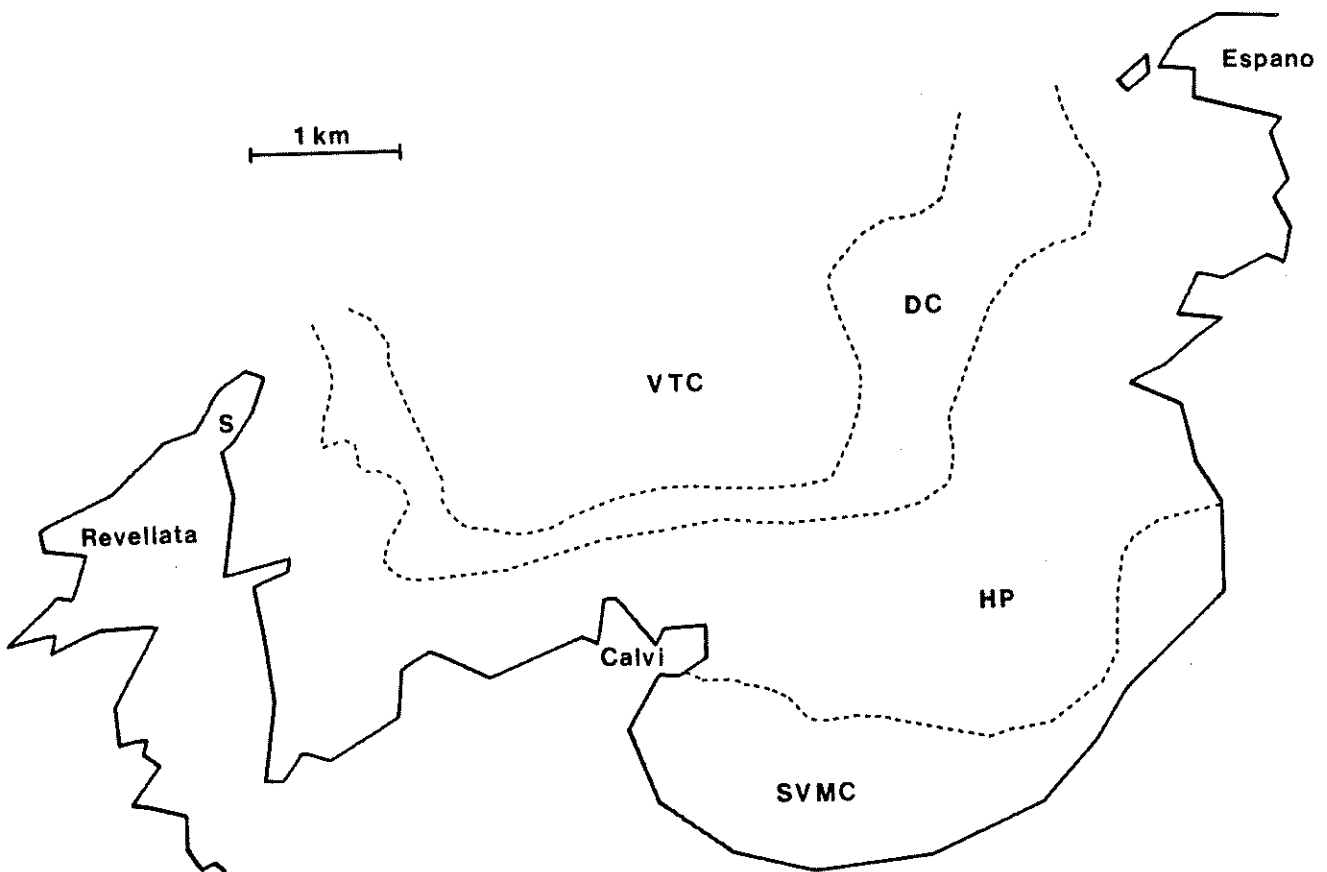


Fig.3 : Distribution des principales biocoenoses benthiques dans le golfe de Calvi (modifié de BAY, 1978).

La distribution des faciès sédimentaires est beaucoup plus compliquée et paraît répondre à un régime hydrologique complexe. Le faciès vaseux du canyon, notamment, se poursuit à l'intérieur du golfe jusqu'à environ 40m de profondeur en face de Calvi (BURHENNE, 1981, fig.5), ce qui attesterait de la présence de courants profonds ascendants, courants qui ne sont pas sans influence sur la composition de la communauté planctonique du golfe.

2.2. Régime hydrologique

2.2.1. Circulation générale le long des côtes occidentales de la Corse -----

Trois types de masses d'eau circulent le long des côtes occidentales de la Corse (fig.4) :

A. Les eaux atlantiques

Pénétrant par le détroit de Gibraltar (flux de $1.68 \cdot 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$, BETHOUX, 1980), ces eaux restent localisées en surface à cause de leur faible densité (salinité basse, 36.2 ‰ à l'entrée). Elles longent les côtes nord-africaines et se répandent ensuite dans tout le bassin algéro-provençal ; une branche de ce courant atlantique vient baigner les côtes occidentales sarde et corse. A hauteur de Calvi, ces eaux forment une couche d'environ 100m d'épaisseur ; leur salinité avoisine 37.9 ‰, à l'exception des premiers mètres sous la surface où les échanges avec l'atmosphère (rayonnement et évaporation) induisent une légère augmentation (38.05 - 38.2 ‰, LOFFET, 1981).

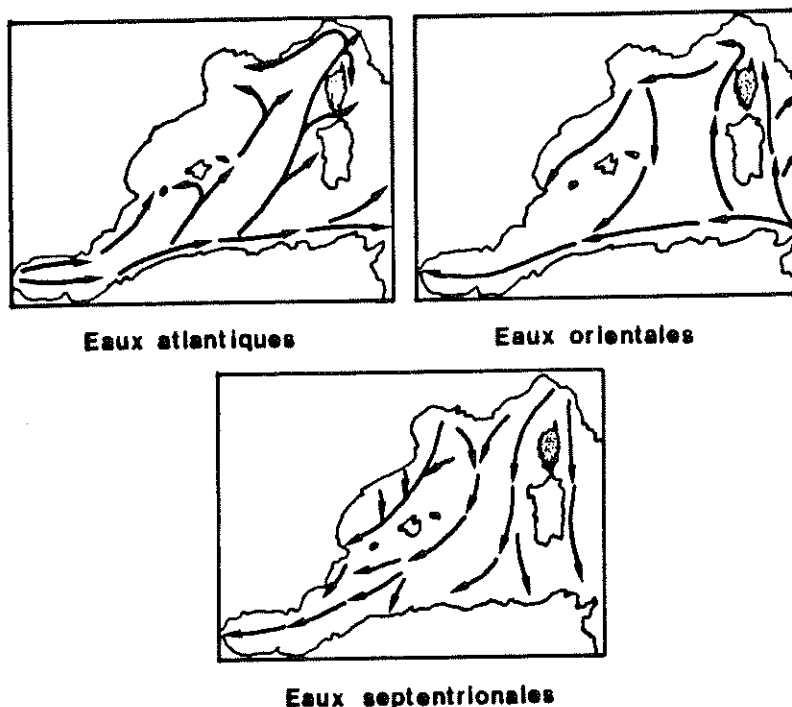


Fig.4 : Schéma de la circulation des trois principales masses d'eau dans le bassin occidental de la Méditerranée.

B. Les eaux orientales ou levantines

Elles pénètrent dans le bassin occidental par le détroit siculo-tunisien et se dirigent vers Gibraltar. Deux branches remontent cependant de part et d'autre du massif sardo-corse au nord duquel elles participent au vaste mouvement de divergence liguro-provençal. Ces eaux levantines présentent une salinité élevée (38.6 ‰) et une température voisine de 13.7°C ; elles sont localisées entre 200 et 600m de profondeur.

C. Les eaux septentrionales

Elles résultent de l'accumulation, dans le nord du bassin occidental, des eaux de surface qui, en hiver, sont refroidies et concentrées sous l'action des vents du nord.

Ces eaux, de densité élevée, coulent et redescendent vers le sud de la Méditerranée. Elles forment deux couches distinctes :

- la couche profonde, localisée sous les eaux orientales, de température potentielle égale ou inférieure à 13°C et de salinité relativement élevée (38.4 ‰) ;
- la couche intermédiaire, formée plus tardivement, au printemps, située entre les eaux atlantiques et levantines.

Ces masses d'eau peuvent être repérées sur un diagramme Température-Salinité (fig.5 et LOFFET, 1981). Les eaux de surface, de faible salinité, sont d'origine atlantique. Sous elles, on trouve une zone de transition où la température descend assez rapidement et où la salinité s'élève légèrement ; ce sont les eaux septentrionales supérieures. A 300m apparaît un pic de salinité caractéristique des eaux levantines. Plus bas, sont localisées les eaux septentrionales inférieures, de température et de salinité plus faibles.

La circulation des masses d'eau, en face de Calvi, dans la mer Ligure, a un caractère cyclonique permanent. Cette rotation a pour effet de reporter à la périphérie les eaux plus légères, d'où la structure en dôme présentée par les isopycnes. La divergence en surface et la convergence en profondeur produisent un mouvement vertical ascendant au centre du bassin liguro-provençal. Les eaux légères de surface qui longent la Corse pénètrent dans le bassin sur une largeur d'environ 30 Km avec un flux de $5.5 \cdot 10^5 \text{ m}^3/\text{s}$ (BETHOUX & PRIEUR, 1978). L'existence de masses d'eau différentes et la pente des isopycnes donnent naissance à un front situé à une distance de 20 à 40 Km des côtes (voir les travaux de GOSTAN, 1961, 1967, 1968 ; de FURNESTIN & ALAIN, 1962 et de LACOMBE & TCHERNIA, 1972).

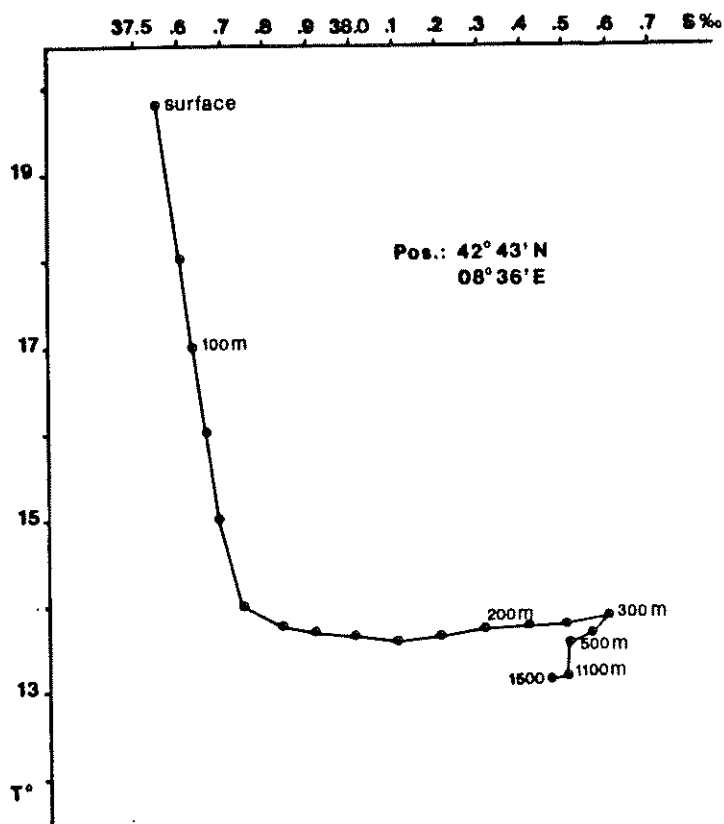


Fig.5 : Diagramme T-S au large de Calvi (05/06/79).

2.2.2. Circulation locale

Comme l'ont montré les mesures réalisées au moyen de courantomètres immergés à 10 et 40m de profondeur (BORMANS, 1983), la direction principale du courant moyen devant le golfe va du sud-ouest vers le nord-est, et est parallèle à la ligne fictive fermant le golfe (des inversions de courant de faible durée sont cependant observables sur les hodographes). Ce courant fait partie du vaste mouvement cyclonique ligurien et présente une période voisine de 15 jours. Divers pics, de période plus courte (3 jours et 5-6 jours) ont également été mis en évidence dans les spectres de vents et de courants.

Les mouvements marins sont fort similaires à 10 et 40m en absence de vent. Lorsque celui-ci se met à souffler, le courant augmente nettement à 10m, un jour après le début du coup de vent. Cet effet est beaucoup moins sensible à 40m (limitation due à la profondeur), surtout en été en raison de l'effet d'écran de la thermocline. Les vents ont également une influence sur le maintien et l'approfondissement de cette thermocline (POULAIN, 1982 ; COREN, 1983).

Des chutes brusques de la température de surface ont été observées en l'absence de tout vent aux abords du golfe (DJENIDI, communication personnelle). Ces écarts peuvent résulter soit de tourbillons, soit d'incursions de méandres du front ligurien, soit enfin d'upwellings locaux (remontées d'un courant de fond à l'embouchure du canyon) ; cette dernière hypothèse est séduisante car elle permettrait d'expliquer certaines particularités sédimentologiques ainsi que l'intrusion dans le plancton côtier de formes bathypélagiques. La possibilité de certains courants verticaux ascendants (courants d'EKMANN) a également été avancée par CHAMPION (1983) dans ses hypothèses sur l'hydrodynamique du front marin en face de Calvi.

La circulation au sein même du golfe de Calvi n'a encore fait l'objet d'aucune étude approfondie. La disposition de certains faciès sédimentaires permet cependant de postuler l'existence de phénomènes de réfraction au niveau notamment de la pointe de la Revellata et du cap de la citadelle de Calvi. La présence d'un (ou de deux) gyre transitoire n'est pas non plus à exclure.

2.3. Climatologie

2.3.1. Ensoleillement

Les variations annuelles de la quantité d'énergie lumineuse reçue par la surface de la mer influencent directement la production phytoplanctonique et, concomitamment, celle du zooplancton.

Ces variations ont été mesurées au moyen d'une cellule LI-COR (modèle LI-192SB) spécialement conçue pour capter les radiations indispensables à la photosynthèse (400-700 nm) ; cette cellule, à usage aussi bien terrestre que sous-marin, est reliée à un intégrateur (modèle LI-510) fournissant journellement la valeur de la radiation lumineuse globale.

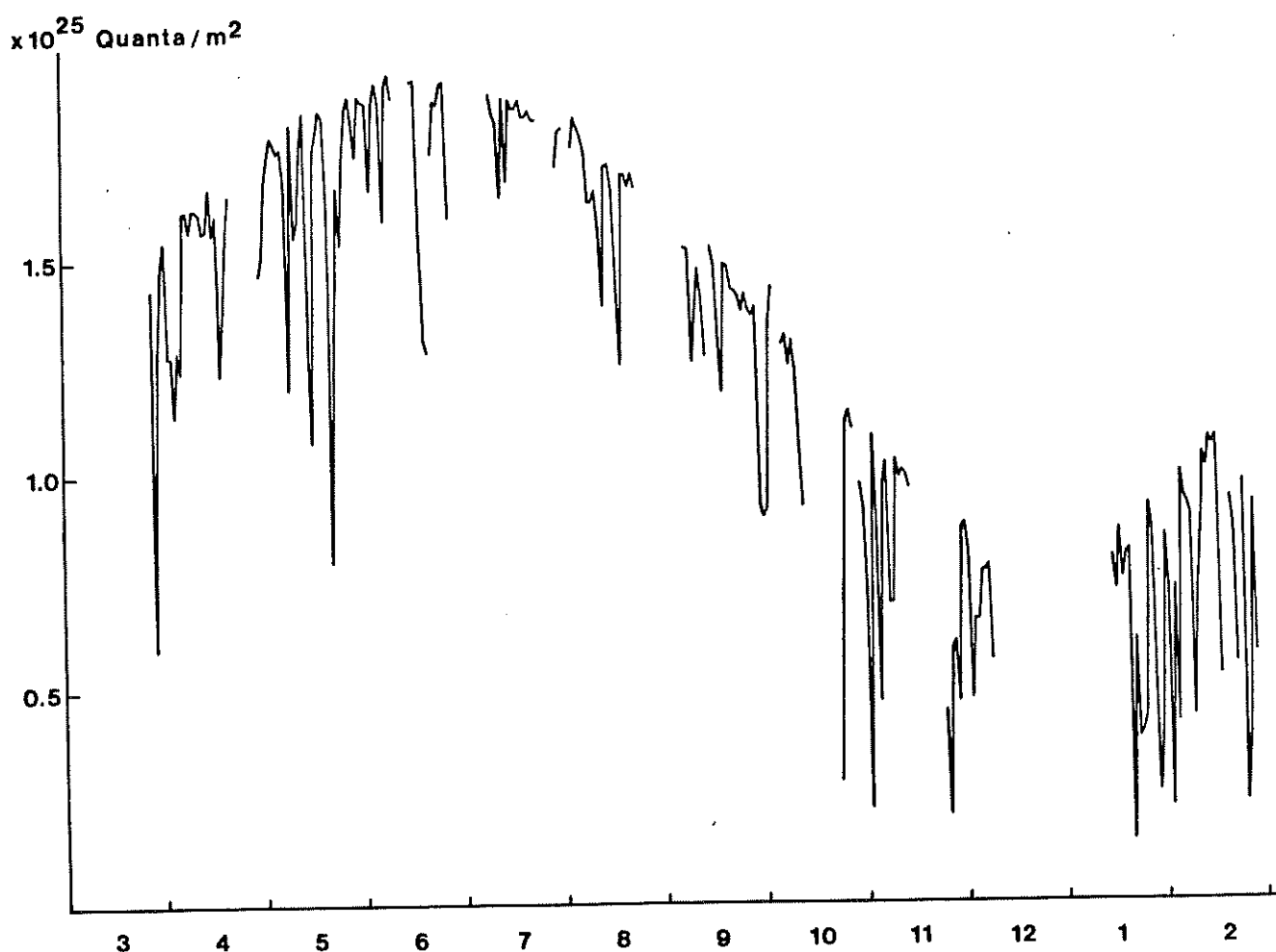


Fig.6 : Variations annuelles de la radiation lumineuse globale journalière (gamme de 400 à 700 nm).

On observe (fig.6) un maximum d'éclairement journalier à la fin du mois de juin ; pendant l'automne et l'hiver, les fluctuations sont grandes, traduisant l'impact de la nébulosité sur la transmission du rayonnement solaire. L'allure du graphique correspond bien à ceux obtenus par TRAVERS & TRAVERS (1973) à Marseille, et par BAY (1978) et DAUBY (1979) à Calvi.

2.3.2. Régime des vents

La direction et la vitesse des vents ont été mesurées toutes les trois heures par la Station météorologique de l'aéroport de Calvi-Sainte Catherine qui nous a fort aimablement communiqué ses résultats.

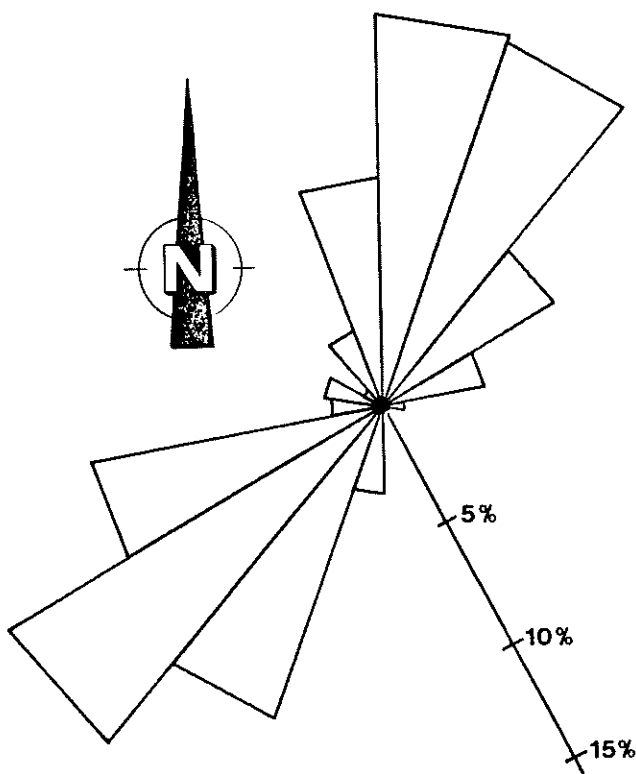


Fig.7 : Diagramme de fréquence des origines des vents (période de mars 1983 à février 1984).

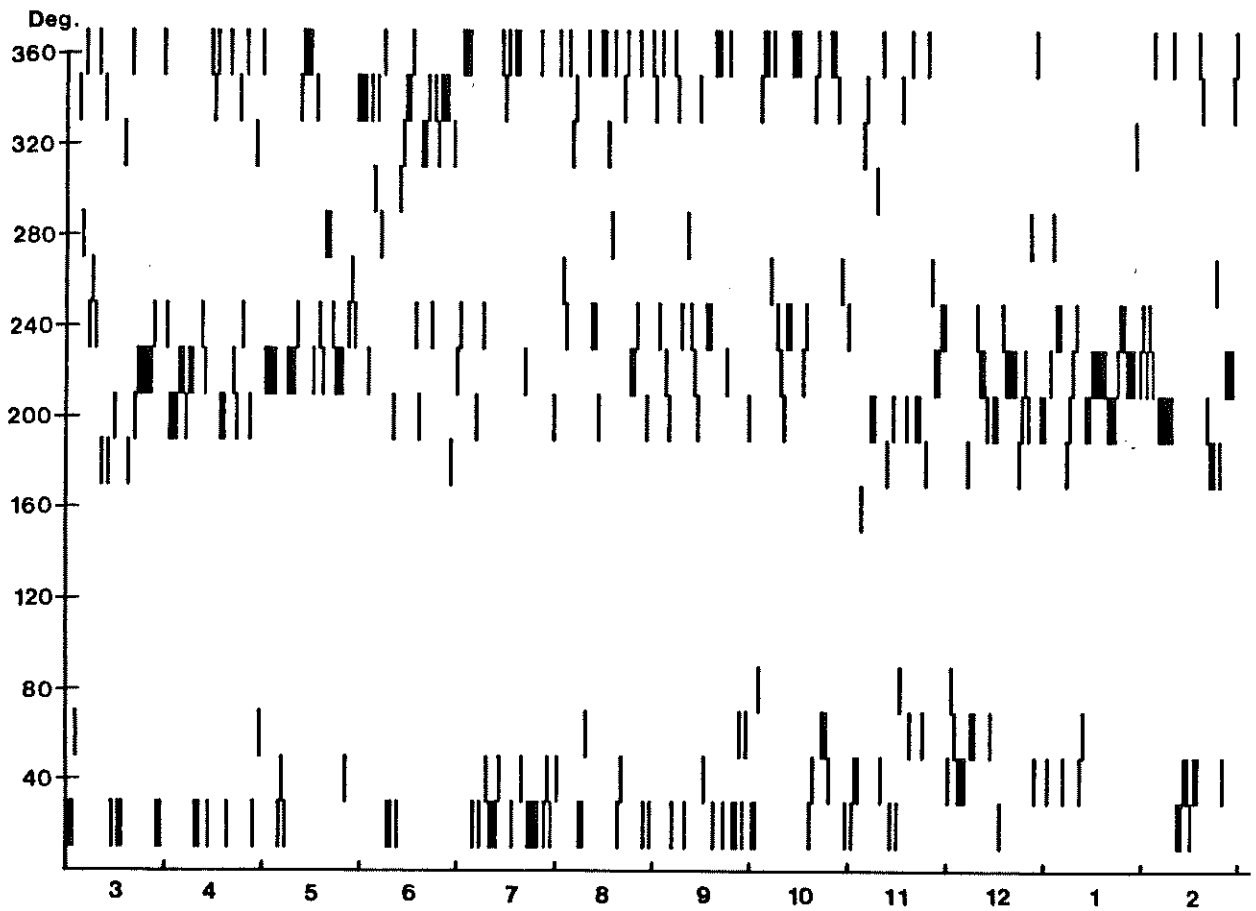
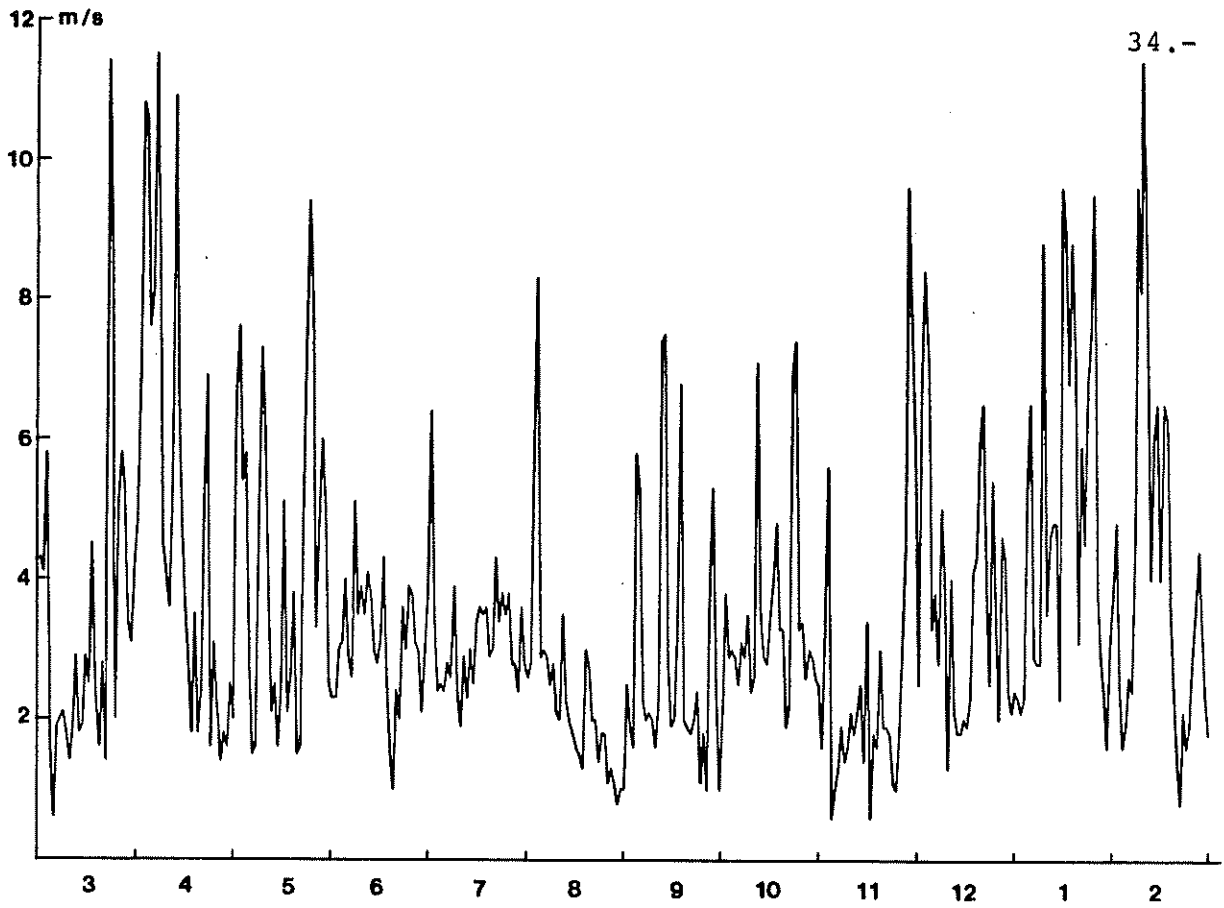


Fig.8 et 9 : Variations annuelles de la vitesse moyenne des vents et de leur origine moyenne (secteurs de 20°).

Il apparaît très clairement (fig.7) que les vents sont originaires de deux secteurs principaux : le premier, d'orientation nord-nord-est, correspond au Mistral et à la Tramontane, et le second, du sud-ouest, correspond au Libeccio. Le diagramme de la figure 7 diffère cependant assez bien de celui obtenu pour l'année 1978-79 pendant laquelle les vents du secteur nord avaient été peu fréquents.

On remarquera également, en comparant les figures 8 et 9, que les vents de type Libeccio sont plus violents que ceux de type Mistral, ce qui n'est pas sensible à la Station STARESO, particulièrement bien abritée contre les vents de premier type.

2.3.3. Température de l'air

La région de Calvi jouit d'un climat méditerranéen tempéré. La température moyenne de l'air oscille de 10°C en hiver à 25°C en été, avec des minima compris entre 0 et 5°C, et des maxima entre 30 et 35°C.

2.4. Température de l'eau et thermocline

La température de l'eau joue un rôle prépondérant sur la croissance, la fécondité et les taux métaboliques des divers organismes planctoniques (cfr chapitres 1,6 et 7). Son influence sur la composition faunistique des peuplements est largement établie.

L'enregistrement de la température de surface a été réalisée au moyen d'un thermomètre protégé immergé à 1m de profondeur dans le port de la Station STARESO, relevé quotidiennement à 10h. Durant tout l'hiver, la température de surface oscille aux alentours de 13°C ; à partir du mois de mai, un

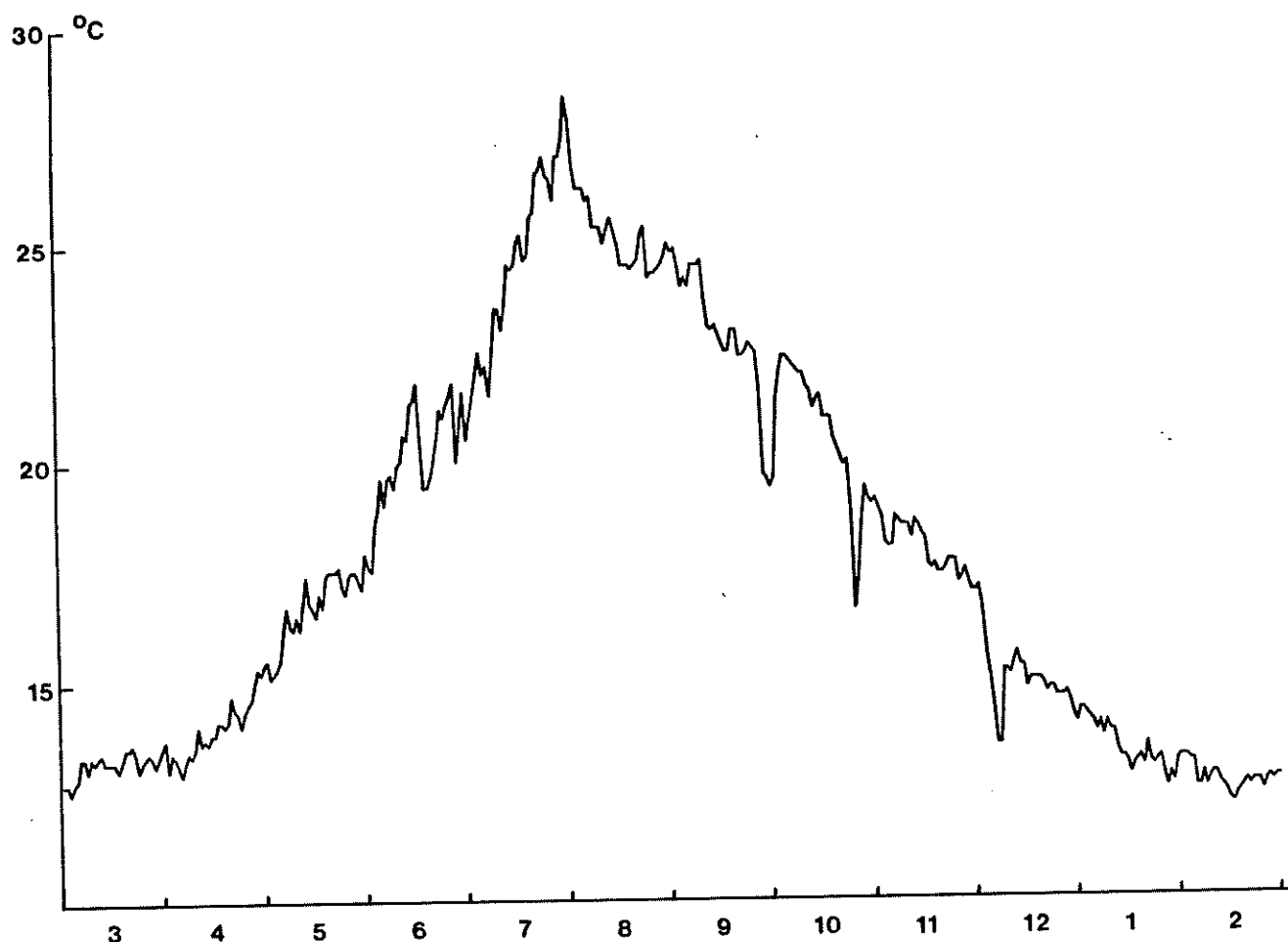


Fig.10 : Evolution annuelle de la température de l'eau à -1m, à la Station STARESO.

réchauffement progressif s'établit ($0.17^{\circ}\text{C}/\text{jour}$ en moyenne) pour atteindre un maximum thermique à la fin du mois de juillet ; la température diminue alors lentement ($0.09^{\circ}\text{C}/\text{jour}$) jusqu'au mois de janvier (fig.10). On remarquera quelques chutes brusques correspondant à des pointes de Mistral, et on notera le parallélisme avec la figure 6.

Des profils verticaux de température ont été effectués régulièrement durant plusieurs années (BAY, 1978 ; DAUBY, 1979 ; HECQ & GOFFART, 1983-1984, inédit) au moyen soit d'un bathythermographe mécanique, soit de la sonde S.T.D. du navire océanographique "RECTEUR DUBUISSON".

Les résultats des observations pour les années 1978 et 1979 sont présentés figure 11. La concordance avec les données enregistrées depuis s'avère assez bonne.

Le réchauffement des eaux de surface débute au mois de mai ; un gradient de température s'installe progressivement pour aboutir à l'établissement, au mois de juin, d'une thermocline aux environs de 20m de fond. Celle-ci s'amplifie (saut de température pouvant aller jusqu'à 8°C) et s'enfonce pendant la période chaude. La profondeur à laquelle elle s'installe et sa stabilité dépendent du régime des vents (modèles de NIHOUL, 1974, 1976 et de POULAIN, 1982). En automne, lors du refroidissement des eaux de surface, cette thermocline s'estompe, puis disparaît complètement ; de janvier à avril, la colonne d'eau présente une température uniforme de 13°C.

Des mesures de température ont également été réalisées lors de diverses plongées (cfr fig. 85, chapitre 7). Des variations importantes dans le positionnement de la thermocline au cours de périodes relativement courtes ont pu être décelées.

2.5. Salinité

Une série de dosages de la salinité des eaux de surface a été réalisée depuis 1977, soit par la méthode chimique de KNUDSEN, soit au moyen d'un salinomètre à induction.

Les résultats montrent une relative constance de ce paramètre au cours de l'année. Pendant toute la saison froide, la salinité oscille entre 37.4 et 37.7 ‰ ; durant l'été, suite à l'évaporation intense, elle peut approcher la valeur de 38.1 ‰.

Les variations en fonction de la profondeur - en tout cas pour les cent premiers mètres intéressés par cette étude -

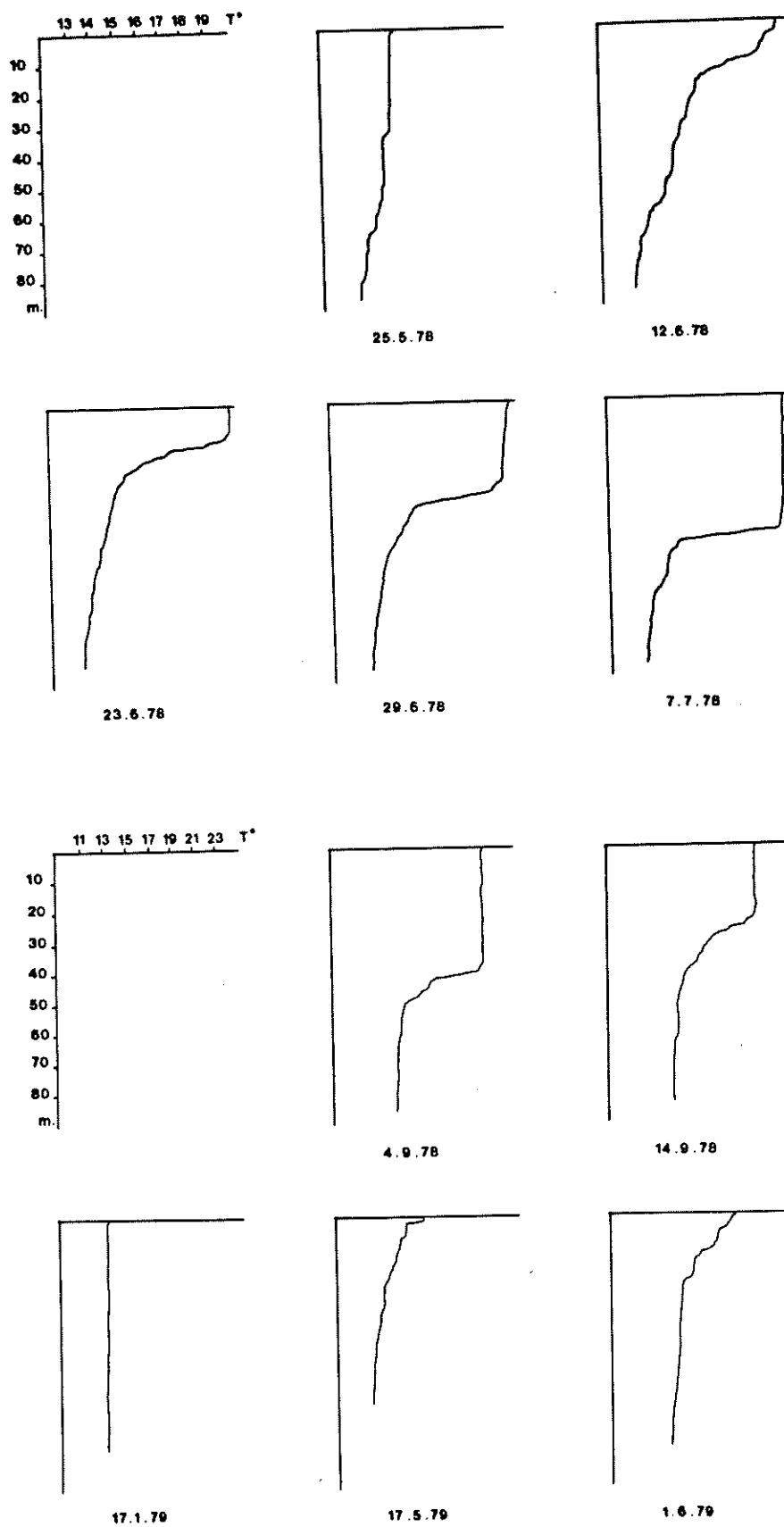


Fig.11 : Profils verticaux de température à l'entrée du golfe de Calvi (mai 1978 à juin 1979).

sont peu marqués : de 0.2 à 0.3 %. (voir fig.5).

Les variations horizontales sont quasi nulles sauf aux abords de la zone du front et de ses méandres éventuels. L'influence des précipitations ou des eaux de ruissellement occasionnelles est imperceptible (BAY, 1978).

2.6. Oxygène dissous

Les dosages, réalisés dans les eaux de surface et de diverses profondeurs (jusqu'à 36m) par la méthode de WINKLER, montrent un pourcentage de saturation en oxygène dissous compris entre 90 et 115 % pendant toute l'année.

Des variations nycthémérales marquées ont cependant été observées par BAY (1978) à 10 et 30m de profondeur. Ce fait est évidemment à mettre en rapport avec l'activité photosynthétique de l'herbier de posidonies. Des fluctuations similaires ont été mesurées par FRANKIGNOULLE & DISTECHE (1984) lors d'une étude des pressions partielles en CO_2 , de l'alcalinité et du pH au-dessus de l'herbier. Ces auteurs observent en outre un cycle annuel dans l'évolution de ces paramètres en relation avec le cycle de croissance des posidonies et de leurs épiphytes.

2.7. Sels nutritifs

De fait des très faibles concentrations en sels minéraux et du manque d'appareillage adéquat pour les déterminer avec précision, le dosage de ces sels n'a pas été réalisé. BAY (1978) expose les résultats suivants :

- les teneurs en nitrites ne montrent pas de variations annuelles importantes ; elles sont très faibles (moins de 3 $\mu\text{g N/l}$), voire indéterminables, aussi bien en surface qu'à 10 et 100m de profondeur ;
- les concentrations en nitrates, en surface et à 10m, oscillent entre 2 et 6 $\mu\text{g N/l}$ pendant toute l'année à l'exception des mois de février et mars pendant lesquels elles atteignent des valeurs supérieures à 20 $\mu\text{g N/l}$. Les concentrations à 100m sont en moyenne vingt fois plus élevées ;
- les teneurs en phosphates présentent une évolution annuelle similaire à celle des nitrates, avec, toutefois, des valeurs plus élevées : de 20 à 80 $\mu\text{g/l}$ de mars à janvier, 240 $\mu\text{g/l}$ en février.

L'augmentation des concentrations en nitrates et phosphates à la fin de l'hiver a probablement pour origine une remontée d'eau profonde, mais d'autres facteurs, tels que des apports terrigènes ou une remise en suspension de matériaux par des tempêtes, peuvent prendre part à un enrichissement en nutriments.

2.8. Matière organique particulaire

Aucune estimation de la concentration en matière organique ni aucune mesure de la spéciation et de la taille des particules n'ont été réalisées.

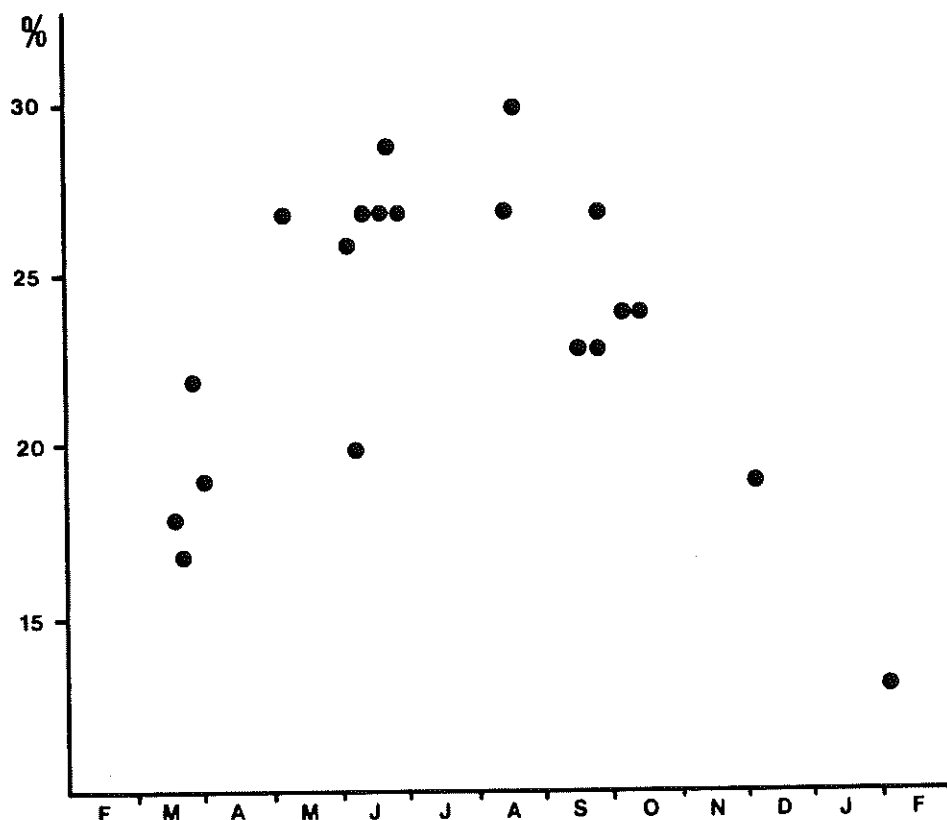


Fig.12 : Variations annuelles du pourcentage de lumière incidente parvenant à 10m de profondeur (année 1976) (adapté de BAY, 1978).

Une idée des variations annuelles de la quantité de matière organique peut cependant être déduite indirectement par des mesures de la transparence de l'eau (fig.12). Cette dernière est maximale en été et présente un minimum en hiver, par suite des diverses tempêtes qui remettent en suspension des matériaux provenant principalement de l'herbier de posidonies. Les précipitations provoquent également une augmentation de la turbidité de l'eau par apport de matériel terrigène.

3. STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE ET METHODES DE MESURES

L'étendue et la complexité de tout système naturel sont telles qu'il n'est possible d'en obtenir qu'une image approximative, image limitée qui plus est à une ou à un petit nombre d'échelles d'observation, un modèle au sens le plus général du terme (FRONTIER, 1983a). L'étude plus ou moins approfondie de l'objet de ce modèle nécessite l'échantillonnage de certaines variables. Le choix de ces variables et la planification de leur échantillonnage seront une traduction des questions explicitement ou implicitement posées, ou, ce qui revient au même, des types de réponses attendues.

L'objet de notre modèle étant l'étude de la dynamique et de la productivité d'une communauté planctonique, il reste à réaliser certains choix concernant :

- le nombre et la nature des variables à étudier ;
- les échelles d'observation spatio-temporelle ;
- les méthodes d'échantillonnage des variables retenues ;
- les méthodes de traitement des données recueillies.

A chacun de ces choix est lié un certain nombre de contraintes, naturelles mais aussi techniques et mathématiques.

3.1. Choix des variables étudiées

Le but de notre étude, la mesure de la production d'un écosystème, était strictement de nature quantitative, il faut *a priori* exclure les descripteurs qualitatifs (du type présence-absence, par exemple). Seuls seront pris en considération les descripteurs quantitatifs ou semi-quantitatifs. On

peut les classer, selon FRONTIER (1983b) en :

- descripteurs d'occupation de l'espace-temps. Ce seront principalement les effectifs ou les biomasses d'organismes par unité de volume ou de surface de biotope ;
- descripteurs démographiques. Les descripteurs de ce type repris dans cette étude sont semi-quantitatifs : ce sont notamment les distributions de fréquences relatives des classes d'âge ou de taille des organismes. Ils sont nécessaires à l'application des modèles de dynamique des populations ;
- descripteurs systémiques. Rentrent dans cette catégorie les descripteurs rendant compte de la dynamique des biomasses, des flux. Ce seront principalement les mesures de taux métaboliques.

Le choix du nombre de descripteurs dépend de la complexité que l'on veut donner à l'étude entreprise et de la quantité d'information que chaque descripteur est susceptible de fournir à la compréhension du système envisagé. La précision de l'échantillonneur, qui n'est pas forcément la même pour tous les descripteurs, rentre également en ligne de compte. Enfin, les échelles spatio-temporelles peuvent varier d'un descripteur à l'autre. En fonction de ces considérations, nous utiliserons dans le présent travail des descripteurs de niveaux taxonomiques différents, allant de l'espèce (pour les Copépodes par exemple) à la classe (Appendiculaires), voire au phylum (Chaetognathes).

3.2. Choix de l'échelle d'observation spatio-temporelle

3.2.1. Lieux de prélèvement

Le choix du (ou des) site(s) d'échantillonnage obéit à plusieurs contraintes. La plus importante est sans aucun doute la nécessité d'obtenir un échantillon "représentatif" des peuplements étudiés tenant compte de la variabilité spatiale de leur distribution. Un nombre important de travaux (voir STEELE, 1978) ont montré que le plancton présente une distribution spatiale agrégative (surdispersion ou patchiness), responsable d'une hétérogénéité plus ou moins accentuée dans les concentrations locales en organismes. Cette hétérogénéité est principalement horizontale suite à l'inféodation du plancton aux mouvements des masses d'eau. Sur l'axe vertical, la variabilité est également importante, mais elle répond alors à des contraintes trophiques, la principale étant le besoin de lumière chez les autotrophes. A cela vient s'ajouter l'existence de migrations verticales nycthémerales plus ou moins amples chez une grande partie des organismes zooplanctoniques.

Différents échantillonnages ont été réalisés dans et aux alentours du golfe de Calvi depuis 1977 afin d'estimer les degrés d'hétérogénéité dans les différents axes de l'espace ainsi que sur de petites échelles de temps.

3.2.1.1. Variabilité horizontale

Une campagne d'étude de la distribution horizontale à courte échelle du zooplancton du golfe a été effectuée au cours du mois de juin 1979. Des séries de prélèvements verticaux (de 50m à la surface) ont été réalisés sur un réseau de 19 points équidistants d'environ 1/3 de mille, tous les deux jours, pendant une semaine.

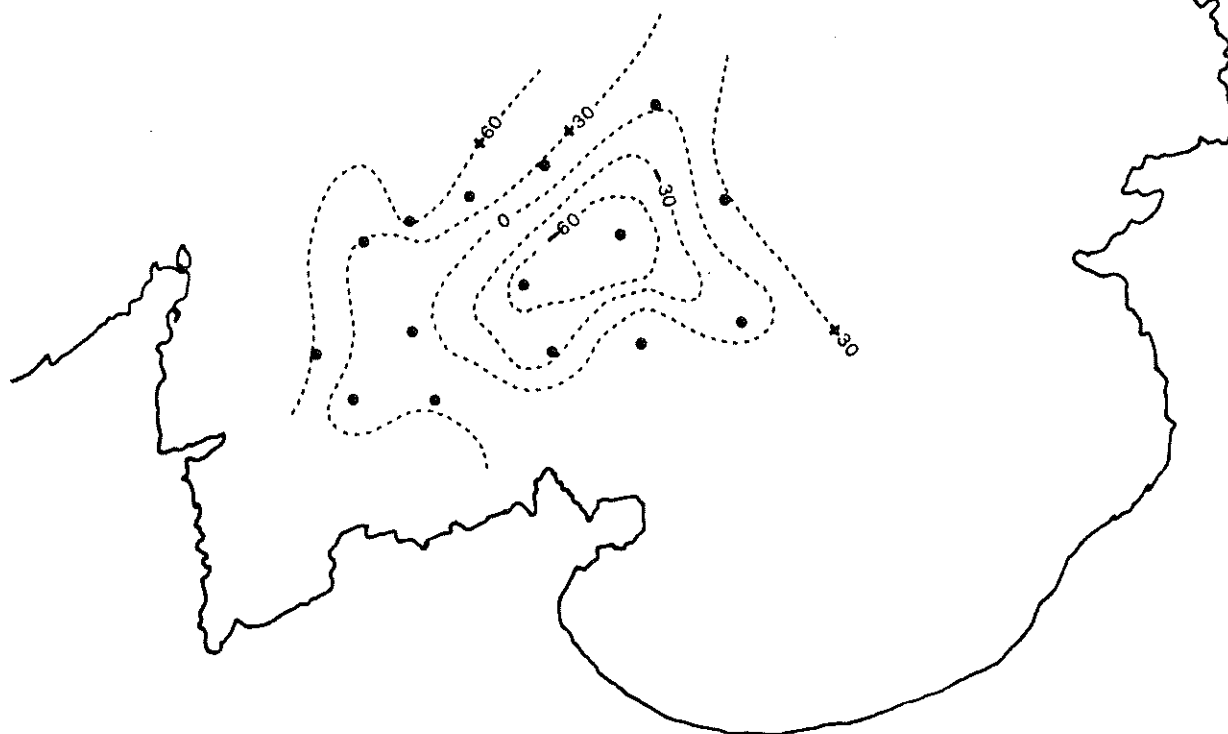
Il apparaît de façon évidente (fig.13) que la distribution spatiale horizontale des organismes (ici, en l'occurrence, le Cladocère *Evadne spinifera*) est fortement hétérogène: des gradients de concentration peuvent être observés, mettant en évidence la présence d'agglomérats d'organismes dont le volume se modifie petit à petit soit par diffusion, soit par advection. Les écarts par rapport à la concentration moyenne (120 individus/m³) atteignent les 100%.

Au vu de ces résultats et de ceux d'autres séries de prélèvements, il apparaît que la localisation précise d'un site d'échantillonnage ne revêt pas une importance capitale, tout du moins dans l'étude du plancton d'une aire géographique restreinte comme le golfe de Calvi. Il semble préférable de réaliser une série de prélèvements verticaux successifs en divers points et de moyenniser les résultats. Une autre solution consiste à effectuer une pêche horizontale suffisamment longue pour recouper diverses zones de distribution et donc niveler la variabilité horizontale. Cette dernière solution avait été retenue lors de l'étude d'un cycle annuel du zooplancton de surface, en 1978-1979 (voir DAUBY, 1979, et fig.15). Elle présente cependant divers inconvénients (BOURDILLON, 1971) :

- difficulté de maintenir constante la profondeur de l'échantillonneur,
- épaisseur de la couche échantillonnée quasi nulle,
- problèmes logistiques (remous, vitesse du navire,...).

Rem. Dans le cas d'études sur des ensembles océaniques plus vastes, le choix des stations devient alors plus crucial et dépend de la position de certaines structures hydrologiques telles que des fronts, des estuaires... (NIVAL *et al*, 1975 ; NIHOUL & HECQ, 1984).

7/6/1979



11/6/1979

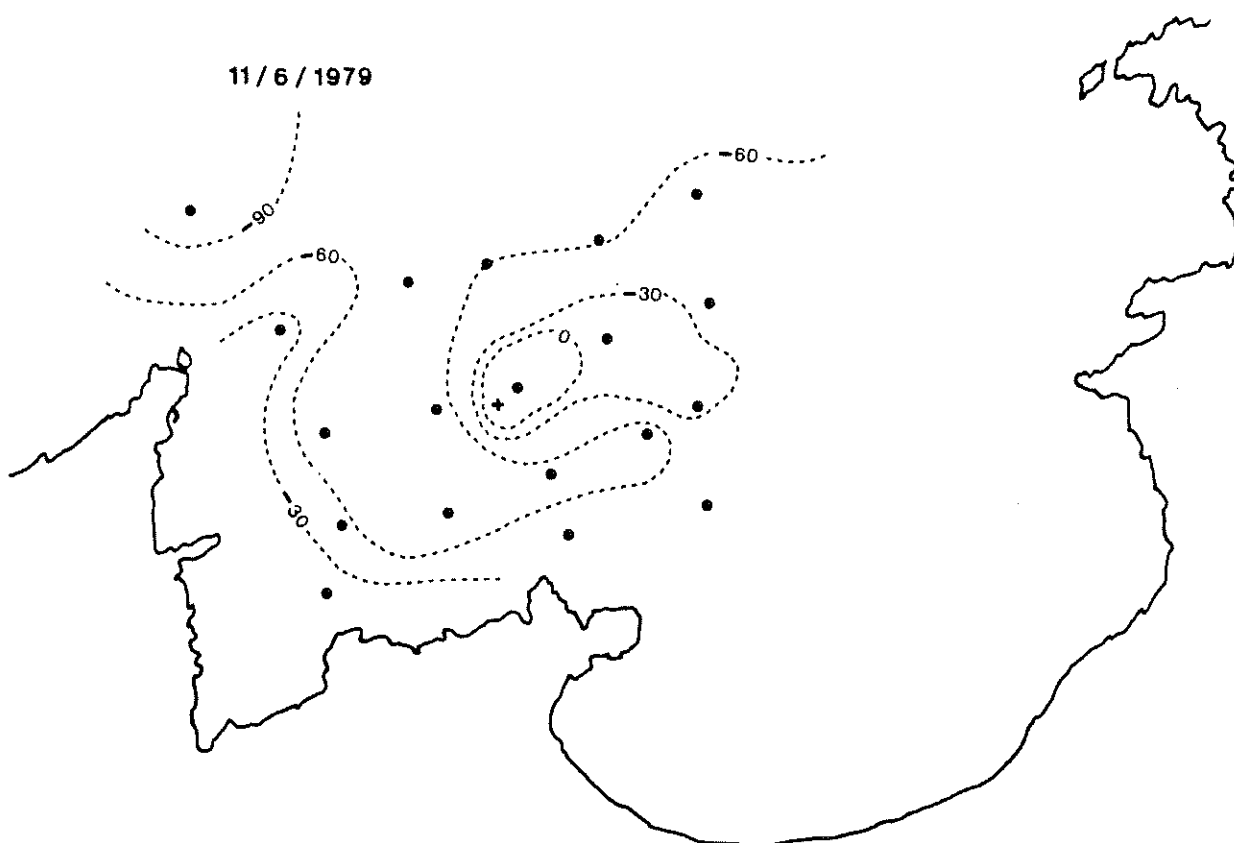


Fig.13 : Exemples de distributions horizontales du Cladocère *Evadne spinifera* dans le golfe de Calvi. Les chiffres représentent les écarts à la moyenne, en individus/m³.

3.2.1.2. Variabilité verticale

Les phénomènes de diffusion et de réflexion limitant la pénétration de la lumière en milieu marin (1% au maximum de la lumière incidente arrive à 80m dans les eaux calvaises), il semble logique que les organismes autotrophes soient confinés dans une couche d'eau d'épaisseur restreinte. Les herbivores, tributaires de ces derniers, obéissent à la même règle. Seuls les carnivores et les détritivores possèdent une distribution verticale plus étalée.

Différentes pêches verticales, réalisées à toutes les saisons pendant plusieurs années, ont montré que la composition faunistique du plancton peuplant la colonne d'eau comprise entre 100-120m et la surface n'était pas foncièrement différente de celle du plancton vivant dans les premiers mètres d'eau. Il semblerait donc que, du point de vue faunistique seulement, la variabilité verticale puisse être négligée dans les eaux du golfe.

Ceci n'est plus vrai lorsque l'on considère la répartition verticale des individus appartenant à une population d'une espèce définie de planctonte. On observe en effet une hétérogénéité dans la distribution des différents stades de développement : les formes jeunes (généralement herbivores strictes) sont localisées préférentiellement près de la surface, alors que les adultes vivent plus profondément (BOUGIS, 1974). Ce type d'observations a été également réalisé dans les eaux calvaises, notamment sur les Copépodes.

La distribution verticale de la biomasse (ou des effectifs) du zooplancton total varie également fortement, comme l'ont montré des séries de pêches par paliers. On observe, en général, une diminution exponentielle du nombre des organismes en fonction de la profondeur (fig.14), et on peut considérer - en tout cas pour les espèces qui représentent une

fraction significative du plancton total du golfe - que plus de 90% de la biomasse sont localisés dans les 100 premiers mètres. Des conclusions similaires peuvent être tirées par comparaison entre les résultats des cycles d'étude de 1978-1979 (traits horizontaux) et de 1983-1984 (traits verticaux) (cfr chapitre 4).

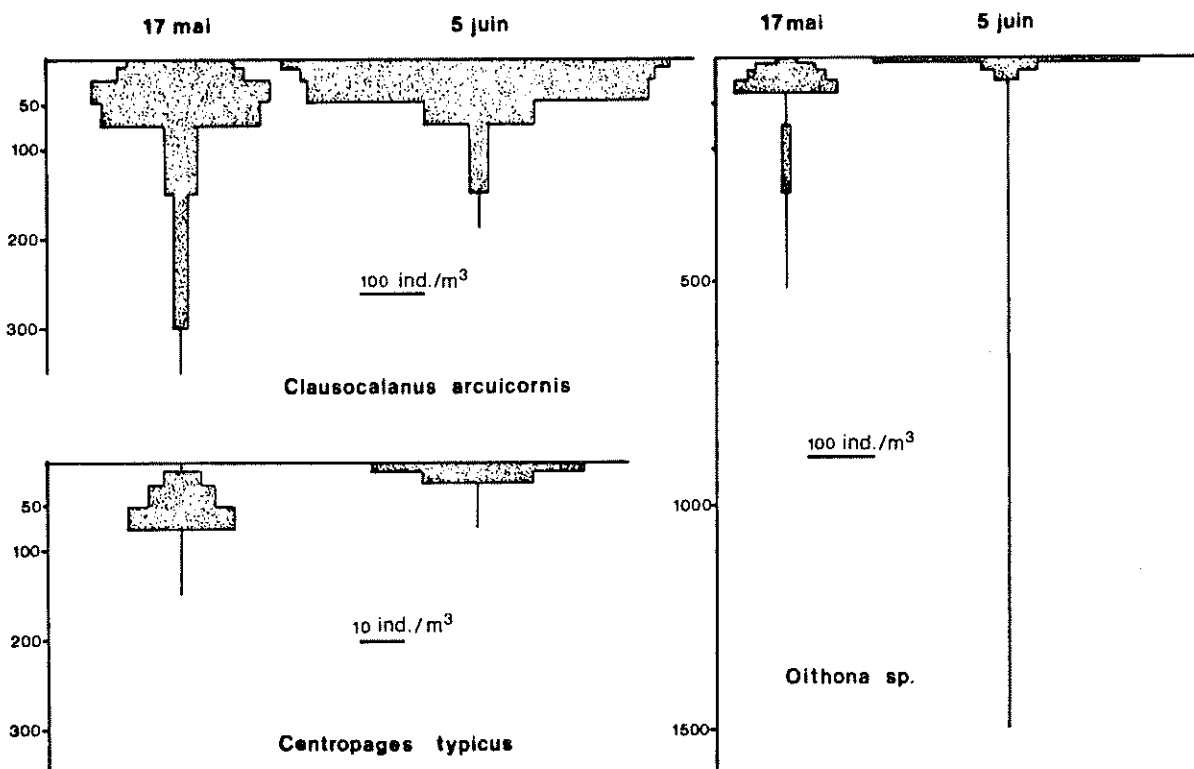


Fig.14 : Distribution verticale des trois principales espèces de Copépodes au large de Calvi.

Lorsque l'on s'éloigne du golfe de Calvi pour étudier des régions où la profondeur s'accroît (entre 1000 et 2000m), il devient possible d'analyser l'étagement de différentes communautés planctoniques, chacune représentée par une série d'espèces caractéristiques. Divers échantillonnages ont ainsi été réalisés, jusqu'à 1500m, sur l'axe Calvi-Nice, à une distance variant de 5 à 10milles des côtes. Les résultats de

ces campagnes ont déjà été exposés (DAUBY, 1979) ; certains d'entre eux seront évoqués dans les chapitres ultérieurs.

3.2.1.2. Le problème des variations nycthémérales

La remontée nocturne de nombreux organismes zooplanc-
toniques vers la surface est un phénomène connu de longue date
mais dont les causes restent controversées (voir par exemple
Mc LAREN, 1963).

Des prélèvements, réalisés pendant des cycles de 24h
à diverses périodes de l'année, ont montré, en moyenne, un dou-
blement du nombre des individus présents dans les eaux de sur-
face pendant la nuit. Cette augmentation des effectifs est le
fait de plusieurs catégories d'organismes.

- De nombreuses espèces de Crustacés de grande taille (Mysi-
dacés, Cumacés, Amphipodes), localisés pendant la journée
dans les algues et les posidonies, se dispersent dans la
colonne d'eau à la tombée de la nuit.
- Certaines larves présentent un comportement similaire (il
faut avoir observé en plongée de nuit une explosion démo-
graphique de formes épitoques de Nereidae !).
- Diverses espèces de Copépodes méso- ou bathypélagiques
arrivent quelquefois en surface lors de migrations de
grande amplitude.
- Les organismes habituellement dispersés sur les 100 pre-
miers mètres de la colonne d'eau se concentrent près de
la surface pendant la nuit.

C'est justement cette dernière catégorie d'organismes, "résidents permanents", qui intéressent plus particulièrement cette étude. Leur biomasse, considérée sur toute la hauteur de la masse d'eau, ne change significativement pas durant un cycle journalier ; seul le degré de compression sur

la verticale varie. Il apparaît donc qu'un échantillonnage par pêches verticales sur une hauteur d'eau suffisante est peu sensible aux phénomènes migratoires.

3.2.1.4. Autres contraintes - Conclusion

Il découle des paragraphes précédents qu'une stratégie d'échantillonnage optimale est utopique. Elle impliquerait le prélèvement simultané de l'ensemble des organismes présents dans un volume d'eau d'une hauteur supérieure à 100m et d'une base de plusieurs ha ! Ce prélèvement devrait en outre être au minimum journalier ! A l'impossibilité technique évidente s'ajoutent des contraintes, météorologiques d'une part, de nature financière d'autre part. Une approche assez réaliste pourrait toutefois être effectuée par un échantillonnage croisé (réseau horizontal de pêches verticales ou ensemble de pêches horizontales à diverses profondeurs), avec pour conséquences une multiplication importante du nombre de prélèvements à analyser et une augmentation considérable du temps nécessaire à la compréhension du système.

Nous avons opté pour l'échantillonnage de type vertical sur une profondeur de 100m. Celui-ci permet en effet de minimiser la variabilité due aux migrations nyctémérales, de collecter la quasi totalité des diverses formes de développement des organismes et d'intégrer leur distribution verticale. Les prélèvements ont été effectués dans la zone située un peu au nord de la ligne pointe de la Revellata - cap d'Españo, dans le prolongement de l'axe du canyon (fig.15), au-dessus de fonds d'environ 120m.

Seule cette station a été prospectée à chaque sortie. Les problèmes de variabilité horizontale ont donc été délibérément négligés. Toutefois, si l'on admet que l'évolution temporelle de la composition des communautés planctoniques reste sensiblement identique d'une année à l'autre (tant au point de

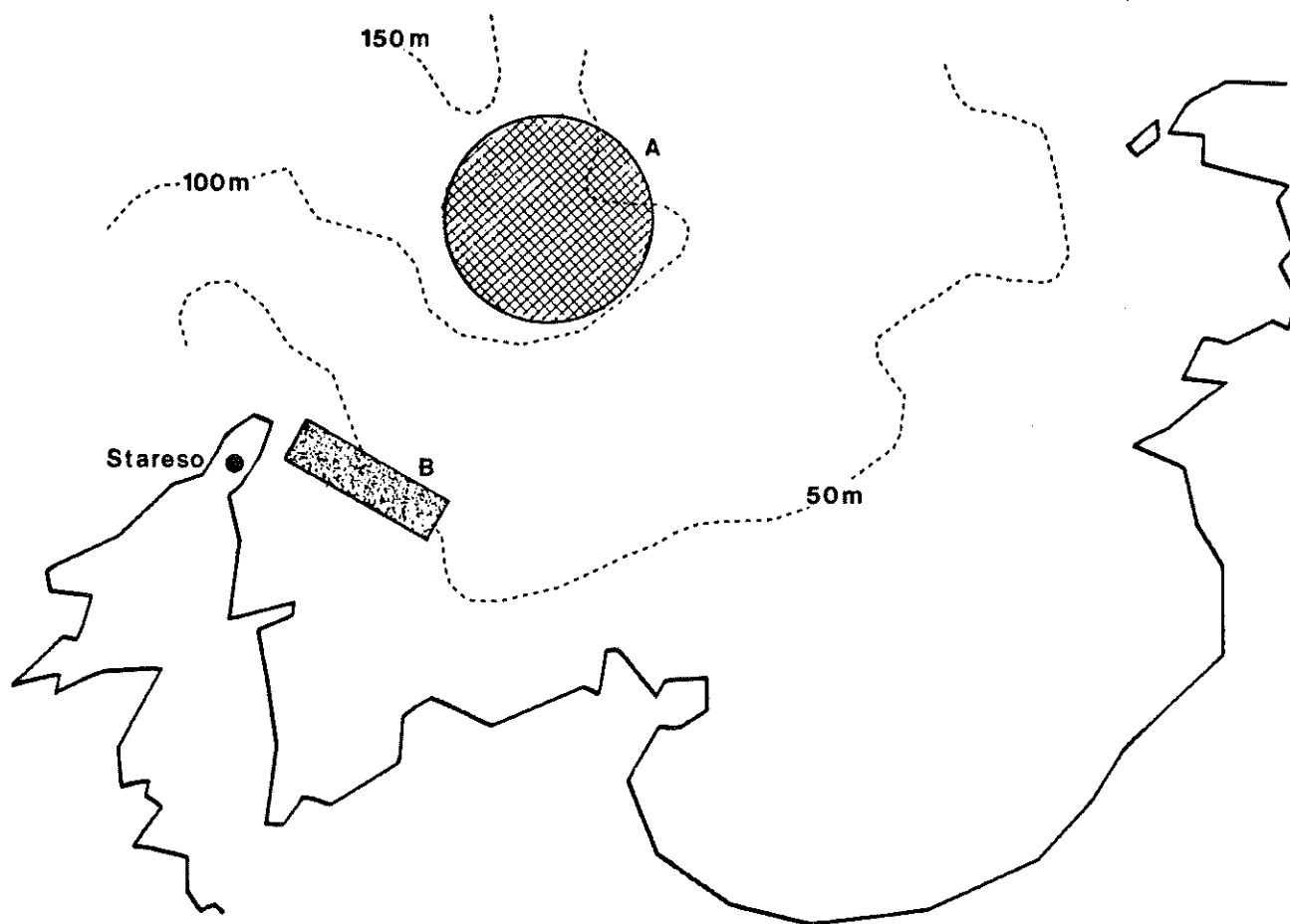


Fig.15 : Localisation des sites de prélèvement. A. Traits verticaux (année 1983-1984) ; B. Traits horizontaux (année 1978-1979). Les pointillés représentent les isobathes.

vue numérique que faunistique), il est possible de déceler une éventuelle anomalie due à l'hétérogénéité horizontale en comparant les résultats des divers cycles annuels étudiés.

3.2.2. Fréquence d'échantillonnage

Une étude de la dynamique des populations où diverses générations sont présentes simultanément (comme c'est le cas pour la majorité des organismes zooplanctoniques), nécessite un ensemble suffisamment dense d'observations pour que l'on puisse reconstituer l'évolution temporelle continue des effectifs des différents stades par une méthode d'interpolation ou

d'approximation, sans que cela n'entraîne une erreur trop grande (DUBY & RODOLPHE, 1983). Il faut donc que le pas de temps de l'échantillonnage soit relativement petit par rapport aux vitesses de variation des fonctions que l'on cherche à reconstituer.

Dans notre cas, ces fonctions représentent la croissance des différentes générations des divers constituants de l'écosystème planctonique. La fréquence d'échantillonnage doit donc être supérieure à la fréquence d'apparition des générations successives. C'est là que se pose le problème le plus épineux, puisque la durée d'une génération varie fortement suivant le type d'organisme considéré : de quelques jours (phytoplancton, microzooplancton) à quelques semaines (Appendiculaires), quelques mois (Copépodes), voire une année (méduses, Euphausiacés).

Idéalement donc, le rythme d'échantillonnage devrait être quotidien, c'est-à-dire correspondre aux durées de vie les plus courtes. Cependant, les diverses contraintes énoncées précédemment (météorologiques, techniques et financières) imposent de réduire la fréquence des prélèvements. Celle-ci a été choisie en fonction des organismes qui constituent la plus grande fraction de la biomasse (les Copépodes), et fixée à un échantillonnage tous les dix jours en moyenne. En réalité, 32 séries de pêches ont été réalisées au cours du cycle annuel 1983-1984, le mauvais état de la mer lors des mois d'hiver nous ayant obligé à espacer les sorties. Dans un souci d'uniformisation, tous ces prélèvements ont été effectués entre 9 et 10 heures G.M.T.

3.3. Choix des méthodes d'échantillonnage

3.3.1. Prélèvements de zooplancton

La relative pauvreté numérique du zooplancton en milieu semi-néritique, et donc la nécessité d'échantillonner un grand volume d'eau, nous ont poussé à adopter un mode de prélèvement par filtration (filet) plutôt que par pompage.

L'étude de l'ensemble de la communauté planctonique et de la dynamique de ses principaux constituants imposent un échantillonnage significatif des différentes classes de taille, soit de $\pm 100 \mu\text{m}$ (taille des plus petites nauplii) à quelques millimètres. Les auteurs qui ont poursuivi des études similaires en Méditerranée ont utilisé différents types de filets : GAUDY (1972a,b) avec un double filet Juday-Bogorov modifié (56 et $250 \mu\text{m}$), puis un Clarke-Bumpus ($50 \mu\text{m}$, 1976), NASSOGNE (1972) avec un échantillonneur rapide caréné, le Delphino, RAZOULS (1973) avec un filet Hensen-egg modifié ($160 \mu\text{m}$), NIVAL *et al.* (1975) avec un Clarke-Bumpus ($50 \mu\text{m}$) et un WP2 ($200 \mu\text{m}$).

Nous avons pour notre part choisi d'utiliser un filet triple, du type de ceux employés depuis quelques années par la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer. Cet échantillonneur (fig.16) est composé de trois filets disposés en triangle et maintenus dans un grand cerceau extérieur. Chaque filet est du type WP2 (FRASER, 1966) ; de forme cylindro-cônique ; ils possèdent une ouverture de 57 cm de diamètre (soit une surface de $1/4 \text{ m}^2$) et sont longs de 2.6m. Ce type de filet, recommandé par l'UNESCO (1968) comme échantillonneur standard international, a une efficacité de filtration (rapport entre le volume effectivement filtré et le volume théoriquement filtré) proche de l'unité (TRANter & SMITH, 1968).

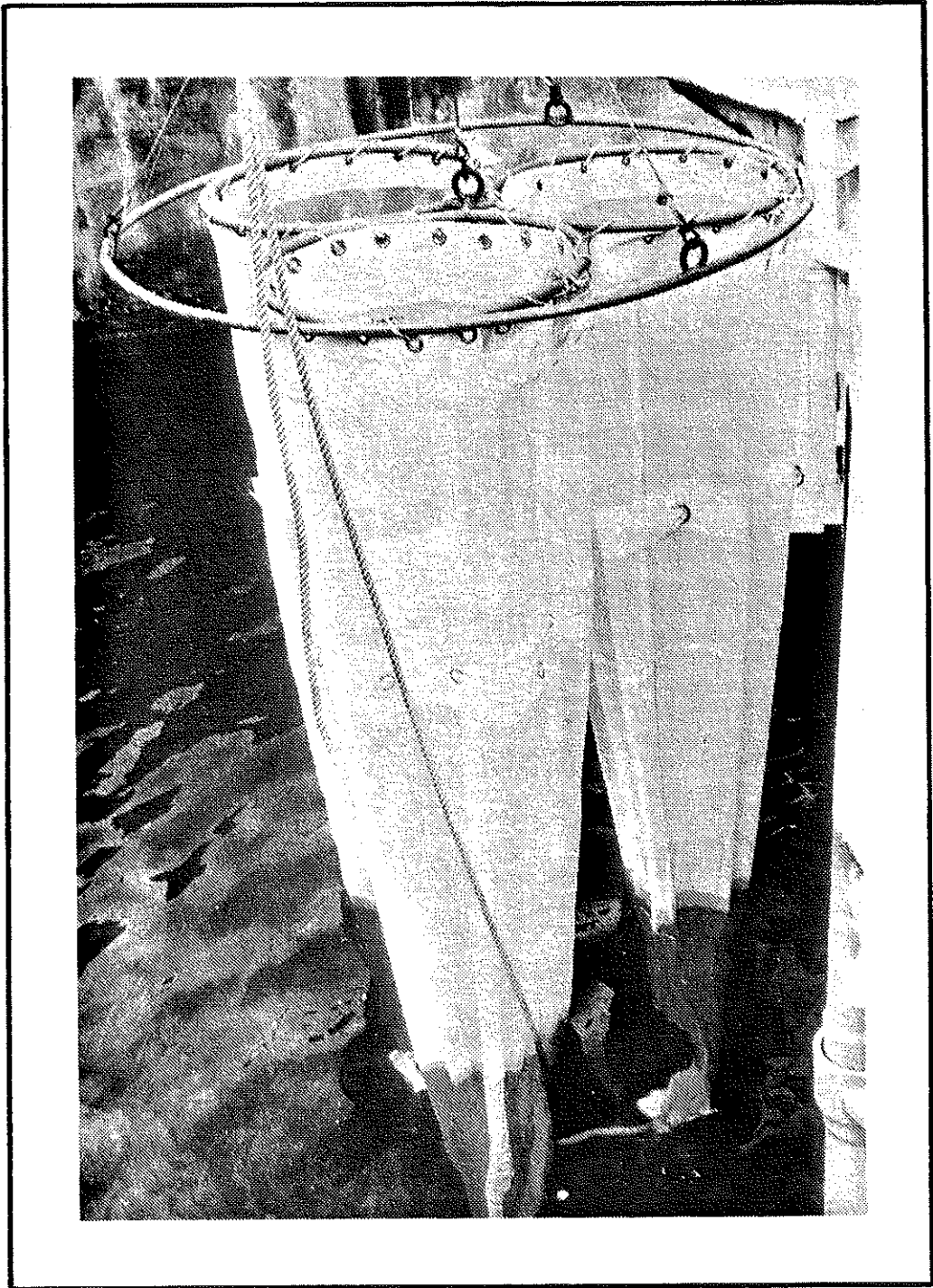


Fig.16 : Vue latérale du triple filet WP2.

Trois maillages différents sont utilisés : 50, 180 et 470 μm . A cause de la pression de filtration et de la variabilité du vide de maille (HERON, 1968), la taille minimale des organismes retenus par chaque filet est supérieure au vide de maille théorique (fig.17) ; on peut l'estimer respectivement à 75, 270 et 700 μm . La taille maximale des organismes retenus est également fonction du maillage utilisé. On observe en effet l'absence d'organismes de grande taille dans le filet aux mailles de 50 μm . Cela peut s'expliquer par le fait que la pression en avant du filet augmente quand le vide de maille de celui-ci diminue. Cette pression est ressentie par les organismes qui échappent alors au filet (CLUTTER & ANRAKU, 1968). Le groupement des trois filets permet d'obtenir un échantillon valable de l'ensemble des classes de taille des zooplanctontes (fig.18).

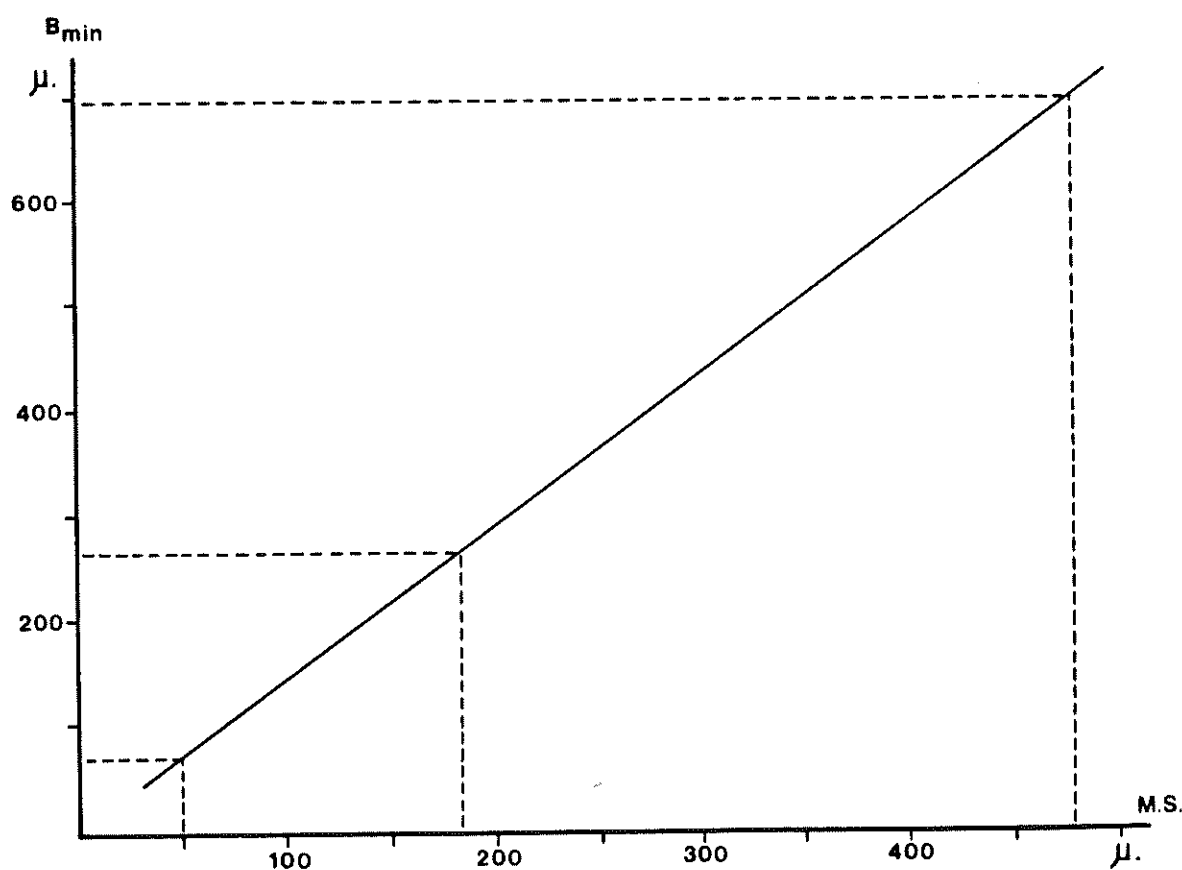


Fig.17 : Relation entre la maille des filets (M.S.) et la taille des organismes certainement retenus (modifié de NASSOGNE, 1972).

Les divers prélèvements ont été réalisés à partir du navire océanographique "RECTEUR DUBUISSON". La profondeur d'échantillonnage est de 100m ; la vitesse de remontée du filet tripe est d'environ 1 m/s (2 noeuds) ; le volume filtré est de 25 m³ pour chacun des trois filets.

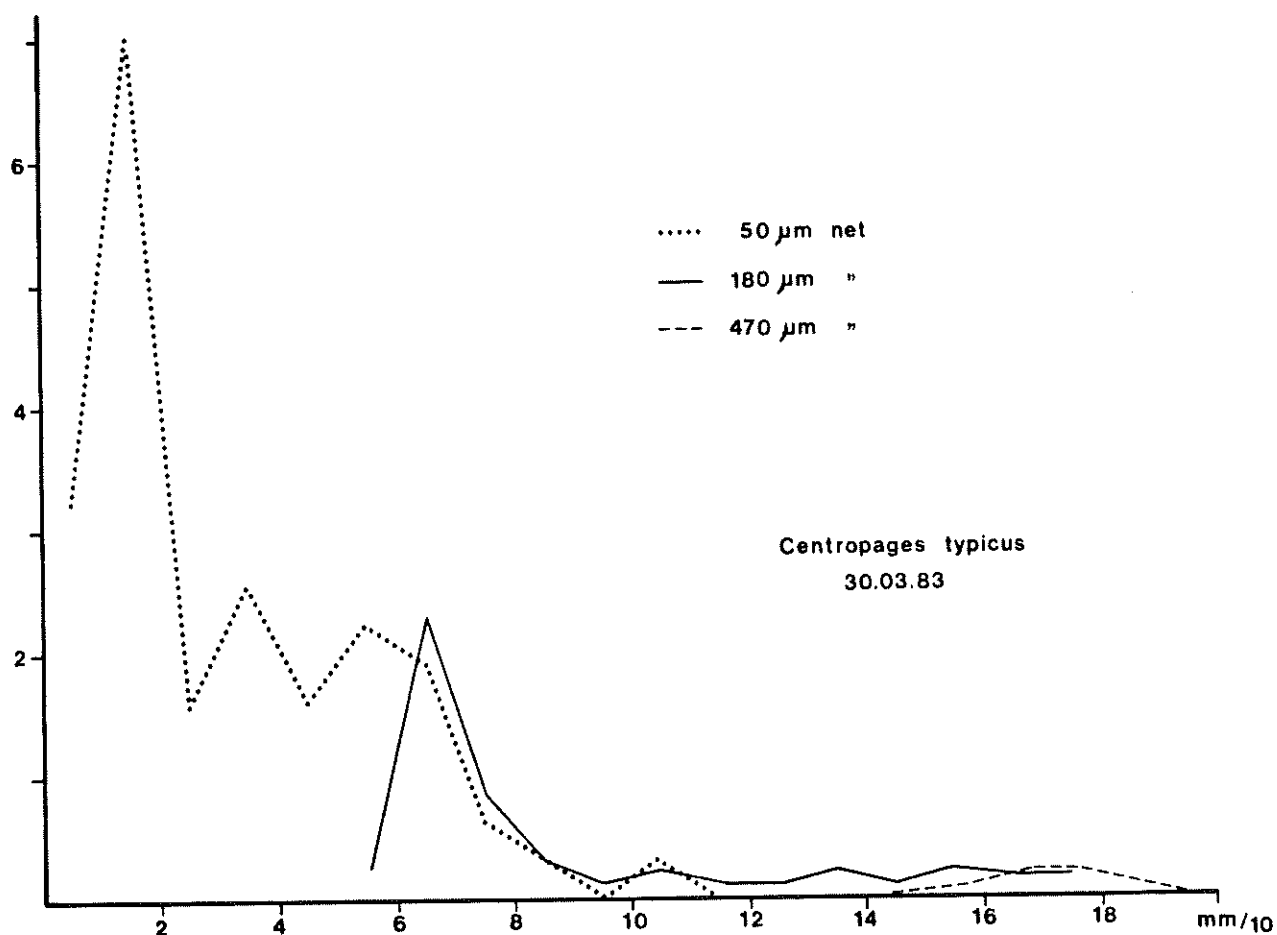


Fig.18 : Captures des différentes classes de taille du Copépode *Centropages typicus* par les trois filets. Les valeurs en ordonnée sont arbitraires.

A chacune des sorties au point d'échantillonnage, trois prélèvements ont été réalisés : le premier destiné aux analyses quantitatives et faunistiques, le second aux mesures pondérales et aux dosages biochimiques, le troisième aux mesures de taux métabolique (respiration).

3.3.2. Prélèvements de phytoplancton

Un nombre important de cellules phytoplanctoniques se retrouvent dans le filet de 50 μm . Toutefois, on ne peut considérer ces prélèvements comme significatifs, la taille des organismes phytoplanctoniques étant généralement inférieure à ce vide de maille.

Les biomasses de phytoplancton ont alors été estimées à partir des pigments chlorophylliens. Deux litres d'eau de mer ont été prélevés à 20m de profondeur* à chaque sortie et à d'autres profondeurs (de 10 à 80m) en certaines occasions. Les échantillons sont filtrés sur fibre de verre GF/C et la chlorophylle extraite à l'acétone 90%. Les mesures de l'absorbance sont faites au spectrophotomètre à 630, 645, 663, 665 et 750 nm, puis à 665 et 750 nm après acidification à l'HCl. Les concentrations en chlorophylles et phaeopigments sont calculées d'après les équations de LORENZEN et du SCOR-UNESCO (STRICKLAND & PARSONS, 1968).

3.3.3. Autres prélèvements

Le macrozooplancton gélatineux, du fait de sa répartition spatiale fort hétérogène, n'est guère échantillonné correctement par les filets classiques. De plus, ces filets abîment fortement ces organismes fragiles. Ce type de plancton a été prélevé directement en plongée dans des récipients en polyéthylène.

Divers échantillonnages ont également été réalisés au moyen d'un filet de fond fixe (FALCONETTI & VAISSIERE, 1975 ; FALCONETTI *et al*, 1979). Ce filet, maintenu horizontal par un système de lest et de bouée, s'oriente face au courant grâce à un empennage postérieur. Installé à 18m de fond, il a permis la récolte d'échantillons qualitatifs des populations de

* profondeur choisie d'après l'expérience des campagnes précédentes.

planctontes vivant au-dessus de l'herbier.

Les Mysidacés, Crustacés vivant en essaims au-dessus du fond, ont aussi été prélevés en plongée au moyen d'un filet "à papillons" d'un maillage de 200 μm . Après la capture, les organismes sont directement transférés dans des sacs plastiques transparents jusqu'à leur arrivée au laboratoire où ils sont maintenus en aquarium.

3.4. Traitement des échantillons

Après la récolte, le volume des trois échantillons du prélèvement destiné aux analyses faunistiques est ramené à environ 200 ml au moyen d'un siphon muni d'un bouchon de tissu filtrant de 50 μm . La fixation est réalisée par adjonction de 10 ml de formol neutralisé.

Au laboratoire, l'échantillon est transvasé dans un ballon et son volume amené à 300 ml. Après homogénéisation, une fraction aliquote est prélevée au moyen d'une pipette à piston de Stempel. Le volume de ce sous-échantillon dépend de la quantité de plancton présente dans le ballon : 1 à 3 ml pour l'échantillon provenant du filet 50 μm , 2.5 à 10 ml pour celui du filet 180 μm , 10 à 100 ml pour celui du filet 470 μm .

Le sous-échantillon est ensuite réparti dans une cellule quadrillée de Dollfus et son contenu analysé à la loupe binoculaire. Le nombre de cases qu'il est nécessaire d'examiner pour obtenir un comptage valable avec 95% de sécurité dépend du nombre d'organismes présents dans la cellule (NIVAL, 1967). En règle générale, pour les espèces dominantes, une centaine d'individus au minimum ont été comptés et mesurés au micromètre oculaire. Sur base de ces comptages, il est possible de déterminer le nombre total d'individus d'une espèce dé-

terminée dans l'ensemble de l'échantillon avec un certain intervalle de confiance (FRONTIER, 1972). Cet intervalle est de la forme :

$$F (\sqrt[3]{N} - 0.44)^3, \quad F (\sqrt[3]{N} + 0.44)^3$$

où N est le nombre d'individus comptés pour chaque espèce (ou groupe d'espèces) et F le rapport entre le volume de l'échantillon et celui du sous-échantillon.

Après déterminations et comptages, les valeurs sont ramenées à des nombres d'individus par mètre carré. L'unité de surface a été préférée à l'unité de volume car elle intègre la variabilité sur toute la couche euphotique.

Lorsqu'une espèce est présente simultanément dans les échantillons des trois types de filet, on ne peut évidemment sommer simplement les valeurs des trois comptages. En effet, pour certaines classes de taille (fig.18), on observe un recoupement dans les captures par deux filets voisins (50-180 ou 180-470 μm). Il est donc nécessaire d'abandonner certaines valeurs de comptage dans le calcul du nombre total d'individus d'une espèce donnée. Nous prendrons pour convention, lorsqu'une classe de taille est comptée dans deux filets différents, de ne conserver que la valeur la plus élevée des deux (fig.19).

Rem. Le plancton provenant des trois échantillons du prélèvement destiné aux dosages biochimiques est filtré sur un carré de soie de maillage approprié et congelé immédiatement à -23°C . L'analyse de ces échantillons est toujours en cours (J.H. HECQ & A. GOFFART).

Station: PROD.5 Date: 30.03.83. Profondeur: 100-0

Espèce: *Centropages typicus*

MM	0.0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	2.0	Tot.
50 μ	10	22	5	8	5	7	6	2	1	1	1											57
	8000	17600	4000	6400	4000	5600	4800	1600	800	800												45600
	32000	70400	16000	25600	16000	22400																182400
180 μ						2	19	7	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1				36
						600	5700	2400	300	600	300	600	600	300	600	300	300	300				10800
							22800	8400	1200	2400	1200	1200	2400	1200	2400	1200						43200
470 μ															2	5	10	10	6	1		27
															80	200	400	400	240	40		1080
																	16000	16000	960	160		43200

Fig.19 : Exemple d'une feuille de comptage : nombre de *Centropages* de chaque classe de taille présents dans les aliquotes de chacun des trois filets. Les parties encadrées représentent les comptages conservés dans le calcul du nombre total.

3.5. Mesure des consommations d'oxygène

Les mesures du taux respiratoire des organismes peuvent être utilisés pour l'estimation de la production (cfr chapitres 1 et 5). Ces mesures ont été réalisées à la fois sur des échantillons de zooplancton brut et sur des espèces isolées, dans le but de comparer les estimations de production obtenues par cette méthode et celles fournies par l'étude de la dynamique des populations.

3.5.1. Consommation d'oxygène par le zooplancton total

Les échantillons recueillis lors du troisième prélèvement au filet triple sont chacun dilués dans une dizaine de litres d'eau de mer de surface immédiatement après la capture. Après quelques minutes de sédimentation, afin d'éliminer les organismes morts et les débris organiques, huit bouteilles BOD de 270 ml sont remplies à partir de chacun des trois bacs de dilution. Au préalable, les organismes de grande taille (Mysidacés, gélatineux divers) sont retirés et mis en incubation séparément.

L'ensemble des bouteilles est mis à incuber dans une boîte-frigo obscure remplie d'eau de mer et maintenue à la température de surface par une circulation continue. Après des périodes de 0,1,2 et 4 heures, deux bouteilles de chacun des trois types d'échantillons sont prélevées et la quantité d'oxygène restant est dosée par la méthode de WINKLER (STRICKLAND & PARSONS, 1968).

A la fin de l'expérience, le contenu de chaque bouteille est neutralisé et filtré sur fibre de verre GF/C préparée. Ces filtres sont alors placés en étuve pendant 24 heures à 80°C, puis refroidis en dessiccateur avant d'être pesés.

Diverses expériences ont été menées afin de déterminer si les réactifs utilisés dans le dosage de l'oxygène avaient une influence sur le poids des organismes présents dans les bouteilles ; une perte de poids maximale de 2% a été décelée.

L'influence éventuelle de la matière organique et de l'activité bactérienne a également été mesurée. Des cinétiques de respiration sur de l'eau de mer filtrée au travers d'un tissu de 50 μm de vide de maille ont donné au maximum une diminution de 1.4% en 8 heures de la quantité d'oxygène présente au départ.

3.5.2. Consommation d'oxygène par des espèces isolées

Outre diverses expériences réalisées par la méthode précédemment décrite sur des Siphonophores, des Salpes ou de grands Crustacés présents dans un des filets à plancton, un certain nombre de mesures ont été effectuées en laboratoire au moyen d'électrodes polarographiques.

Le montage utilisé est celui mis au point et décrit par SAINVITU (1983). Il comprend :

- une cuve d'incubation en plexiglas, d'un litre de volume, entourée d'une enceinte thermostatée (fig.20A) ;
- une cage en tissu filtrant (180 μm), où sont disposés les organismes d'expérience, s'emboîtant dans la cuve d'incubation ;
- une cellule contenant la tête de l'électrode polarographique, également entourée d'une enceinte thermostatée, et disposée sur un petit agitateur magnétique (fig.20B) ;
- une pompe à débit variable permettant la circulation entre cuve d'incubation et cellule ;
- une autre pompe assurant une circulation d'eau de température constante dans les deux enceintes externes.

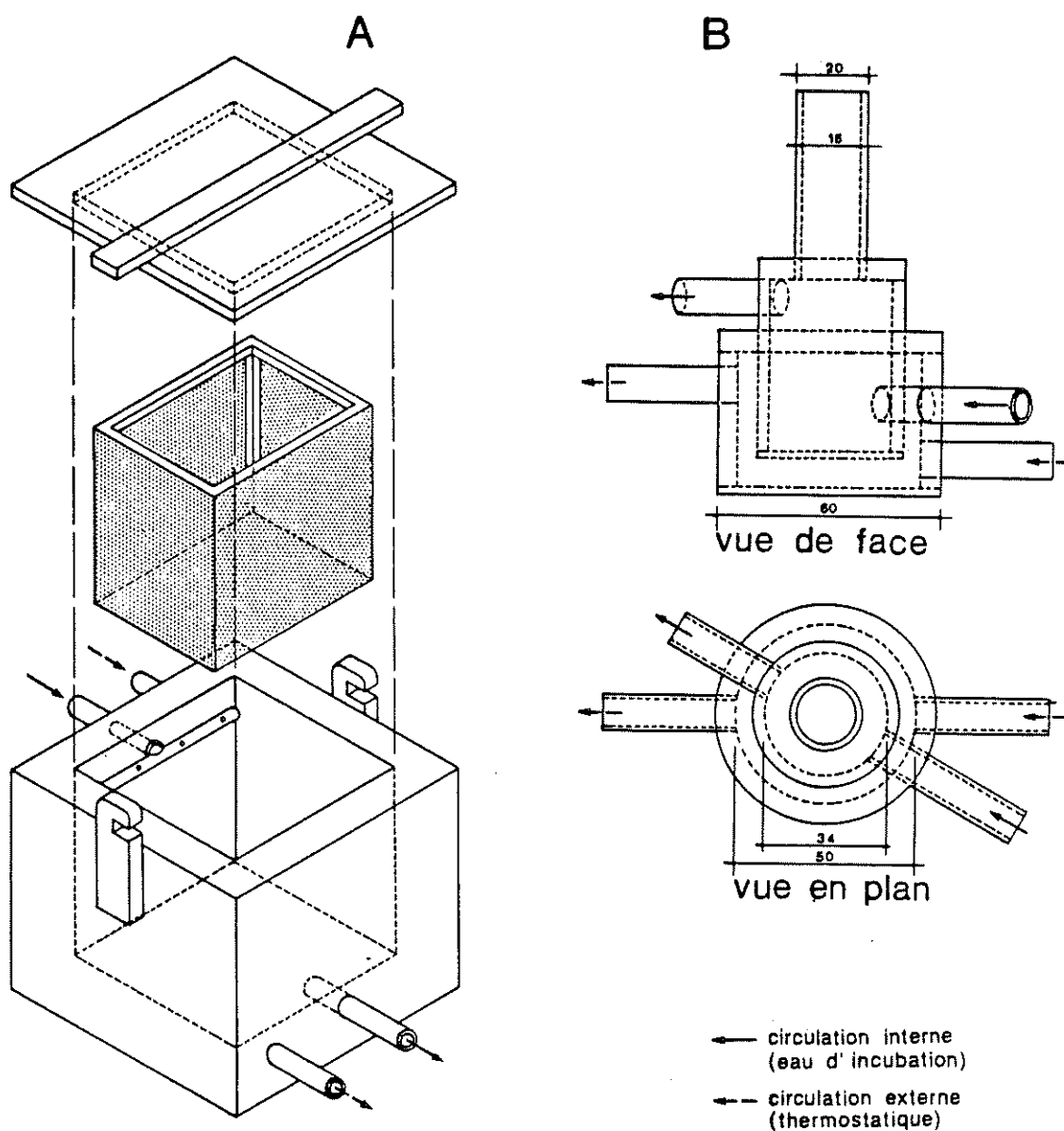


Fig.20 : Schéma de la cuve d'incubation (A) et de la cellule de l'électrode (B) employées pour les mesures de respiration en laboratoire (adapté de SAINVITU, 1983).

L'ensemble de la tuyauterie est en matière inerte (silicone). L'électrode est du type Ag/Au (W.T.W. OXI DIGI 80), baro- et thermocompensée.

Les animaux, généralement récoltés *in situ*, en plongée, sont installés dans la cage d'incubation, et les mesures sont commencées directement, après 5-10 minutes d'acclimatation. La durée d'expérience est d'une heure environ, de façon à ne pas descendre en dessous de 70% de la concentration initiale en oxygène (saturation).

En fin d'expérience, la cage est retirée de la cuve d'incubation, les animaux récoltés, mesurés, sexés, puis pesés.

Quelques mesures, enfin, ont été réalisées *in situ* sur des populations de Mysidacés. Le système utilisé est celui décrit par BAY (1978) pour l'étude de la respiration des communautés benthiques. Il est constitué d'une cloche cylindrique en plexiglas (volume : 26 l) dont le couvercle inférieur est amovible, permettant l'introduction des organismes ; le couvercle supérieur, fixe, est muni d'un orifice fermé par une membrane en silicone par où il est possible de prélever, au moyen d'une aiguille, de petits volumes d'eau. Un agitateur magnétique en enceinte étanche est fixé sur ce couvercle et assure la circulation à l'intérieur de la cloche.

Cet instrument autorise l'étude en milieu naturel d'un grand nombre d'animaux (quelques centaines) pendant des périodes relativement longues (de l'ordre de la journée), tout en respectant divers paramètres tels que température, éclairage, espace vital,...

3.5.3. Discussion

Une controverse existe entre les auteurs ayant travaillé sur la respiration du zooplancton quant au délai nécessaire entre la pêche et la mise en incubation des organismes (cfr chapitre 1). Nous avons personnellement opté pour la méthode défendue par SATOMI & POMEROY (1965), reprise par la

suite par LEBORGNE (1973), BIGGS (1977) et HECQ (1982).

Il nous semble en effet nécessaire que les planctontes soient en état de nutrition, et donc de métabolisme actif, pour que les mesures représentent une estimation significative des taux réellement observés dans les conditions naturelles. Cette opinion est d'ailleurs partagée par les quelques rares auteurs ayant travaillé *in situ*.

Les durées d'incubation choisies pour les mesures en petits volumes (bouteilles) sont relativement courtes - quelques heures -, alors que de nombreux auteurs utilisent des périodes avoisinant la journée. Ces courtes durées ont été retenues d'une part, pour éviter une diminution trop importante de la pression partielle en oxygène dans le milieu, et d'autre part parce qu'après quelques heures, les animaux se retrouvent en état de jeûne et ont donc tendance à réduire leur métabolisme (IKEDA, 1970 ; MAYZAUD, 1973). Diverses expériences nous ont montré que la consommation en oxygène dans les bouteilles d'incubation évolue d'une façon régulière et progressive pendant les 2-3 premières heures, diminue jusqu'à environ 10 heures, puis se stabilise à des niveaux intermédiaires entre le tiers et la moitié de la consommation initiale par la suite. Semblables mesures, connues pour d'autres espèces (BERNER, 1962) montrent plus, à notre avis, une réduction de l'activité physiologique des organismes, consécutive à l'état nutritionnel qu'un accroissement initial de cette activité dû au stress de la pêche.

Le nombre d'organismes mis en incubation dans les bouteilles peut également être un facteur influençant significativement les mesures de consommation d'oxygène (ZEISS, 1963). Toutefois, la précision des mesures par la méthode chimique de WINKLER (elle-même plus précise que la méthode polarographique) ne permet pas la détection de variations infimes comme celles qui ont effectivement lieu en milieu naturel,

où les concentrations en plancton sont de l'ordre de quelques $\mu\text{g}/\text{l}$. Force est donc de concentrer les échantillons (quelques centaines de fois) afin d'obtenir des variations décelables. L'effet de groupe qui en résulte ne semble pourtant pas devoir être pris en considération sur de petites échelles de temps (HECQ, 1982).

Les mesures réalisées *in situ* au moyen de la cloche présentent un avantage certain. Outre le fait qu'elles respectent toutes les conditions naturelles, hormis les phénomènes hydrodynamiques, elles ne nécessitent à la limite aucune manipulation des organismes. Elles ont permis de mettre en évidence, en tout cas pour les Mysidacés, que les effets dus à un éventuel "stress de capture" étaient négligeables (fig.21), et que les valeurs de la consommation d'oxygène les plus proches de la consommation naturelle étaient celles obtenues peu de temps après la pêche.

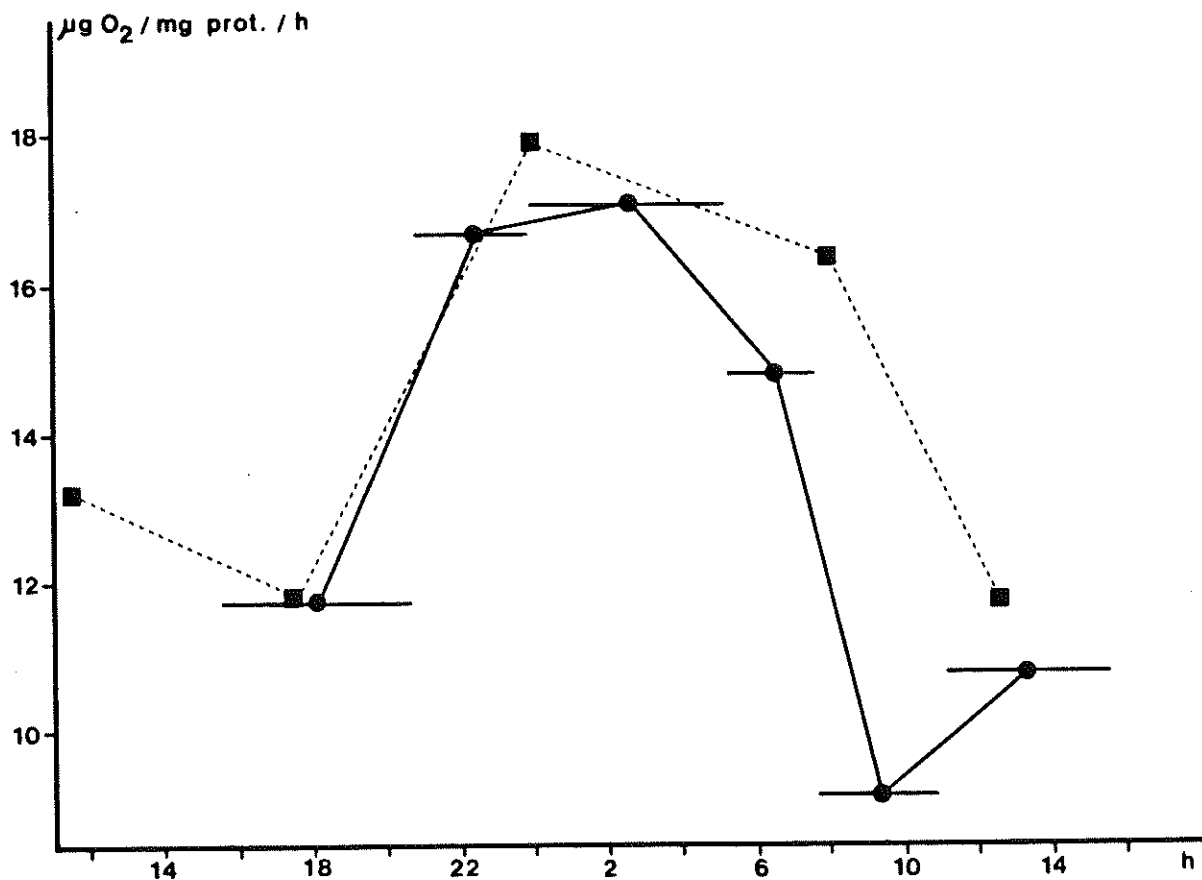


Fig. 21 : Comparaison entre les mesures de taux respiratoire réalisées avec le système de la fig.20 (carrés), juste après la capture des organismes, et *in situ* (ronds) avec la cloche, chez *Leptomysis linguvura* au cours d'un cycle journalier.

Bien qu'elles nécessitent une longue mise en oeuvre, une dépense physique importante (plongées) et de nombreux dosages, ces mesures *in situ* devraient être développées et étendues à l'étude du zooplancton total.

4. VARIATIONS ANNUELLES DE LA COMPOSITION FAUNISTIQUE DU PLANCTON DU GOLFE

L'étude réalisée en 1978-1979 sur les variations de la composition faunistique du plancton de la baie de la Revelata avait permis de définir plusieurs caractéristiques (DAUBY, 1980a, 1982 ; DAUBY & HECQ, 1981) :

- la diversité spécifique des communautés locales est faible ; celles-ci sont essentiellement constituées d'un petit nombre d'espèces de Copépodes ;
- le méroplancton est peu abondant, ce qui semble devoir être mis en relation avec l'étroitesse du plateau continental ;
- les carnivores sont très mal représentés ; ils apparaissent sporadiquement et sont visiblement d'origine exogène ;
- les concentrations en phytoplancton sont très basses, sauf durant le mois de mars.

Ces diverses observations amènent à considérer les eaux de Calvi comme oligotrophes et les communautés planctoniques qui y vivent comme typiquement océaniques.

Dans ce chapitre, l'évolution temporelle de ces communautés sera précisée grâce à l'emploi de l'échantillonneur triple. Cette analyse permettra par la suite d'élaborer un modèle qualitatif du réseau trophique et de définir quels constituants de l'écosystème doivent être considérés avec plus de précision pour la construction d'un modèle quantitatif des flux de matière ("compartmental flow diagram").

4.1. Le phytoplancton

Le filet à mailles de 50 μm permet la récolte d'un grand nombre de cellules phytoplanctoniques ; cependant, la taille de la plupart des phytoplanctontes est inférieure au vide de maille, et les pêches au filet ne sont pas valables quantitativement. A titre d'exemple, le nombre maximal de cellules récoltées en un trait de filet est $4 \cdot 10^7$ pour 25 m^3 , alors que, dans les eaux pour lesquelles on dispose de renseignements quantitatifs corrects (Banuyls, Marseille, La Spezia), des concentrations allant de 10^4 à 10^6 cellules par litre sont courantes.

Ces pêches auraient dû être complétées par des prélèvements d'eau à la bouteille afin d'obtenir des valeurs réalistes (méthode d'Utermöhl) ; nos observations peuvent toutefois être utilisées qualitativement. Les biomasses phytoplanctoniques seront calculées à partir des concentrations en chlorophylle.

4.1.1. Diatomées

L'inventaire, non exhaustif, réalisé à partir de l'ensemble des prélèvements du cycle annuel, comporte une soixantaine d'espèces. Seule l'évolution annuelle des formes les plus abondantes sera présentée.

Au moment où commence le cycle, à la fin de l'hiver, débute une forte poussée phytoplanctonique où les Diatomées prennent une part prépondérante (fig.22 et 23). Cette poussée est principalement le fait de quelques espèces de Chaetocérées : *Bacteriastrum hyalinum* et *B. delicatulum*, *Chaetoceros diversus*, *Ch. compressus*, *Ch. curvisetus*, *Ch. costatus*, *Ch. didymus*, *Ch. lauderi* et *Ch. affinis*. Quelques autres espèces moins abondantes y sont associées ; ce sont : *Thalassiosira*

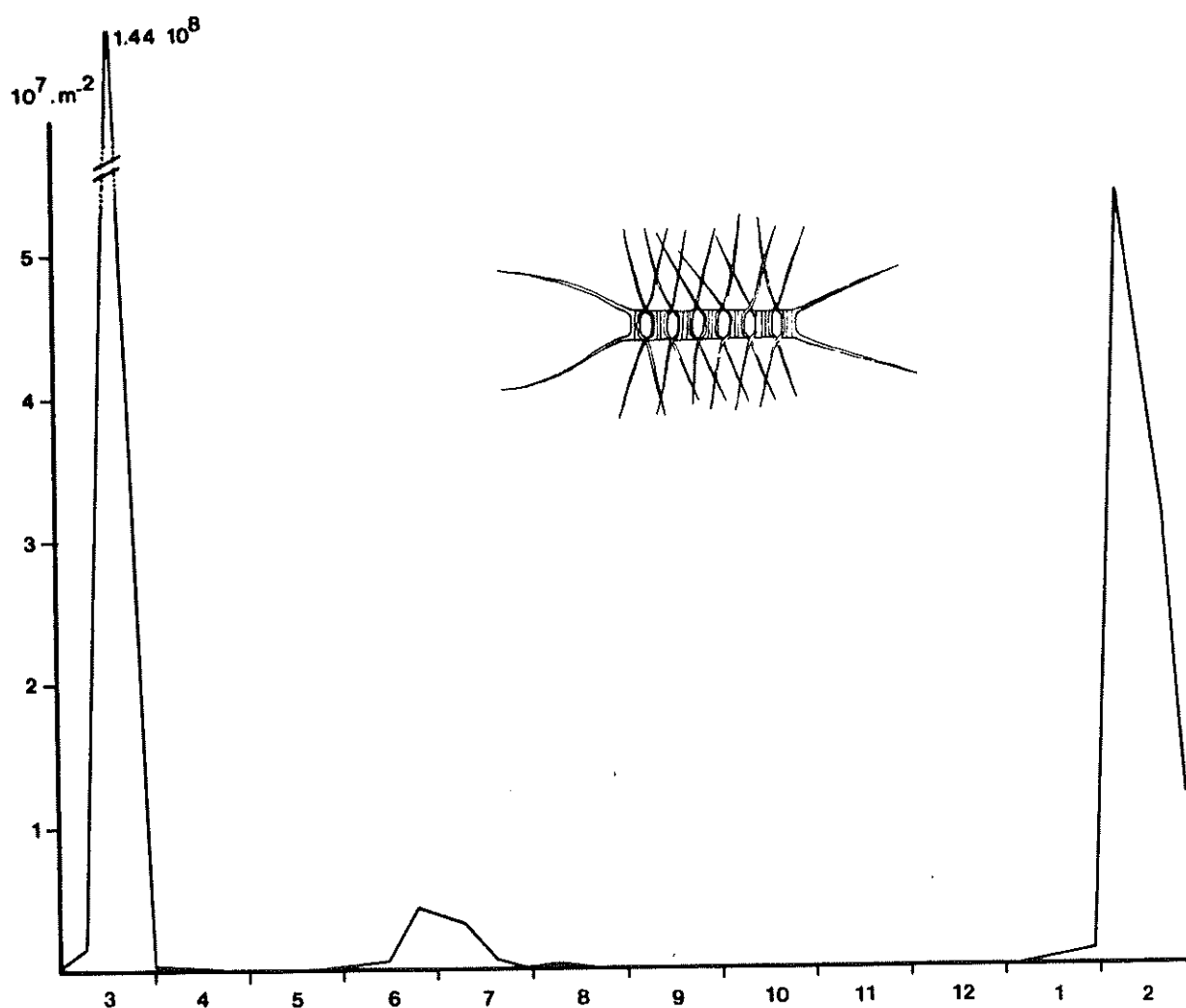


Fig. 22 : Evolution annuelle du nombre de Diatomées présentes dans le filet de 50 μm de vide de maille.

decipiens, *Coscinodiscus perforatus*, *Rhizosolenia* sp., *Ditylum brightwellei*, *Thalassiothrix frauenfeldi* et *Th. nitzschioides*. Ce pic de Diatomées est de courte durée (un mois), et, dès le début du mois d'avril, les concentrations tombent à un niveau relativement bas.

Un peuplement fort similaire s'observe à la fin du printemps et au début de l'été. Au réchauffement des eaux est associée une communauté plus diversifiée. Parmi les es-

pèces qui se développent en été, les plus significatives sont : *Rhizosolenia calcaravis*, *Dactyliosolen mediterraneum*, *Guinardia flaccida*, *Nitzschia delicatissima*. Durant la période estivale, le rapport Diatomées/Dinoflagellés diminue fortement au profit de ces derniers.

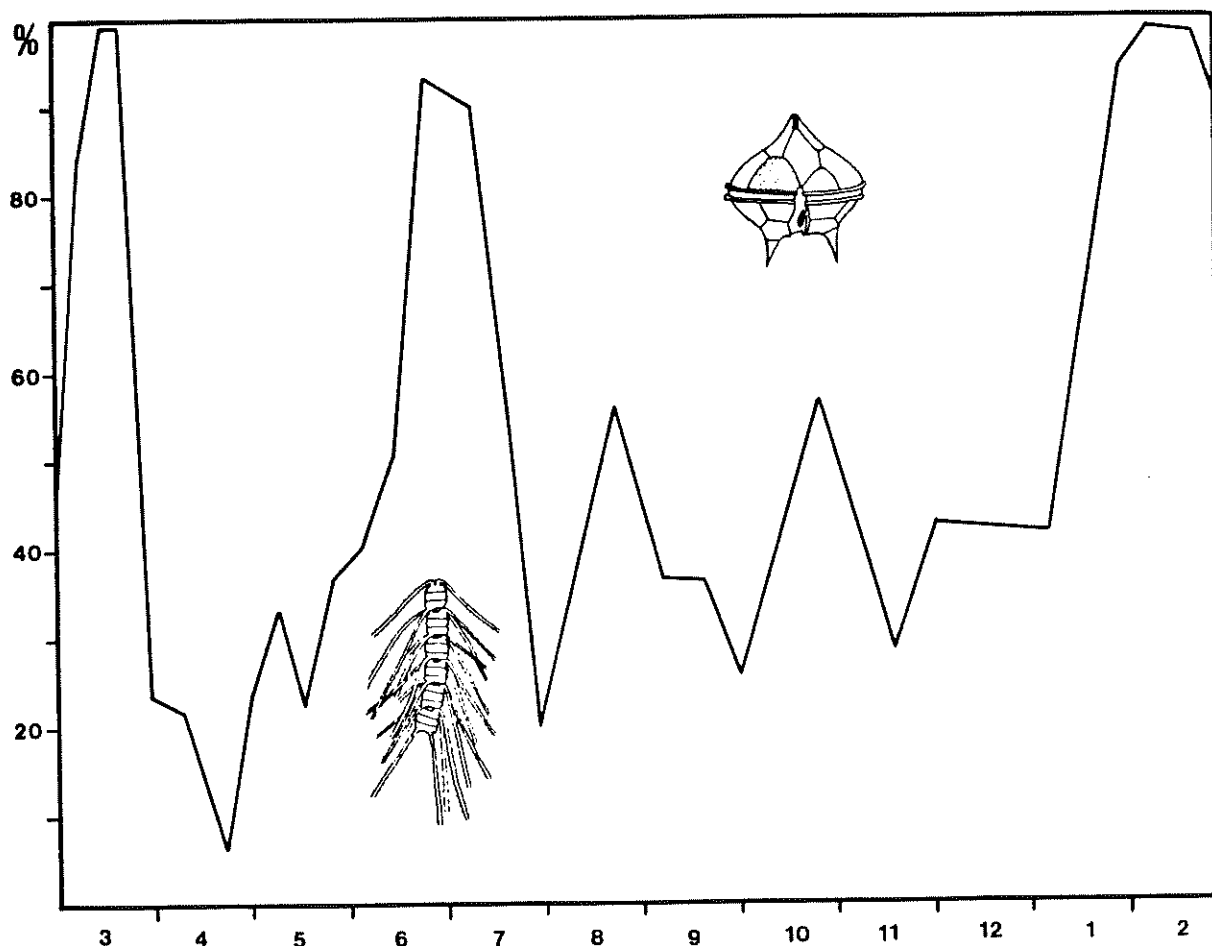


Fig.23 : Variations annuelles des proportions relatives en Diatomées et Dinoflagellés.

L'automne et l'hiver sont caractérisés par un enrichissement relatif en Diatomées ; la disparition de la thermocline n'y serait pas étrangère (JACQUES, 1969). La diversité diminue et les espèces les mieux représentées sont *Asterionella japonica* et *Thalassiothrix nitzschioides* ; quelques

Chaetoceros commencent à apparaître.

L'évolution des peuplements de Diatomées correspond dans les grandes lignes à celui décrit dans d'autres régions de la Méditerranée occidentale, notamment à Banuyls (JACQUES, 1969) et à Marseille (TRAVERS, 1973). Toutefois, certaines espèces, très abondantes dans ces deux sites, telle que *Skeletonema costatum*, sont peu fréquentes à Calvi, peut-être en raison de l'absence d'apport fluviatile et de la quasi inexistence du plateau continental qui limitent la quantité de sels minéraux disponibles, et par voie de conséquence l'abondance et la diversité des communautés phytoplanctoniques.

4.1.2. Dinoflagellés

Si quelque 70 espèces de Dinoflagellates ont été observées, la majorité de la biomasse est le fait de seulement quelques espèces des genres *Ceratium* et *Peridinium*.

Durant la poussée printanière (fig.24), le peuplement est principalement constitué de *Peridinium depressum*, *P. nudum* et *P. diabolus*, *Ceratium furca*, *C. fusus*, *C. candelabrum* et *C. tripos*.

Au début de l'été, une seconde poussée intervient, due principalement aux mêmes espèces, auxquelles s'ajoutent *Ceratium carriense* et *C. platycorne*. *C. furca* est alors l'espèce dominante.

Du milieu de l'été au début de l'hiver, les Dinoflagellés l'emportent sur les Diatomées (fig.23). La diversité s'accroît et certaines espèces deviennent temporairement abondantes : *Dinophysis tripos*, *Ornithocercus magnificus*, *Ceratium pentagonum*, *C. arietinum* et *C. massiliense*, *Ceratocorys horrida*.

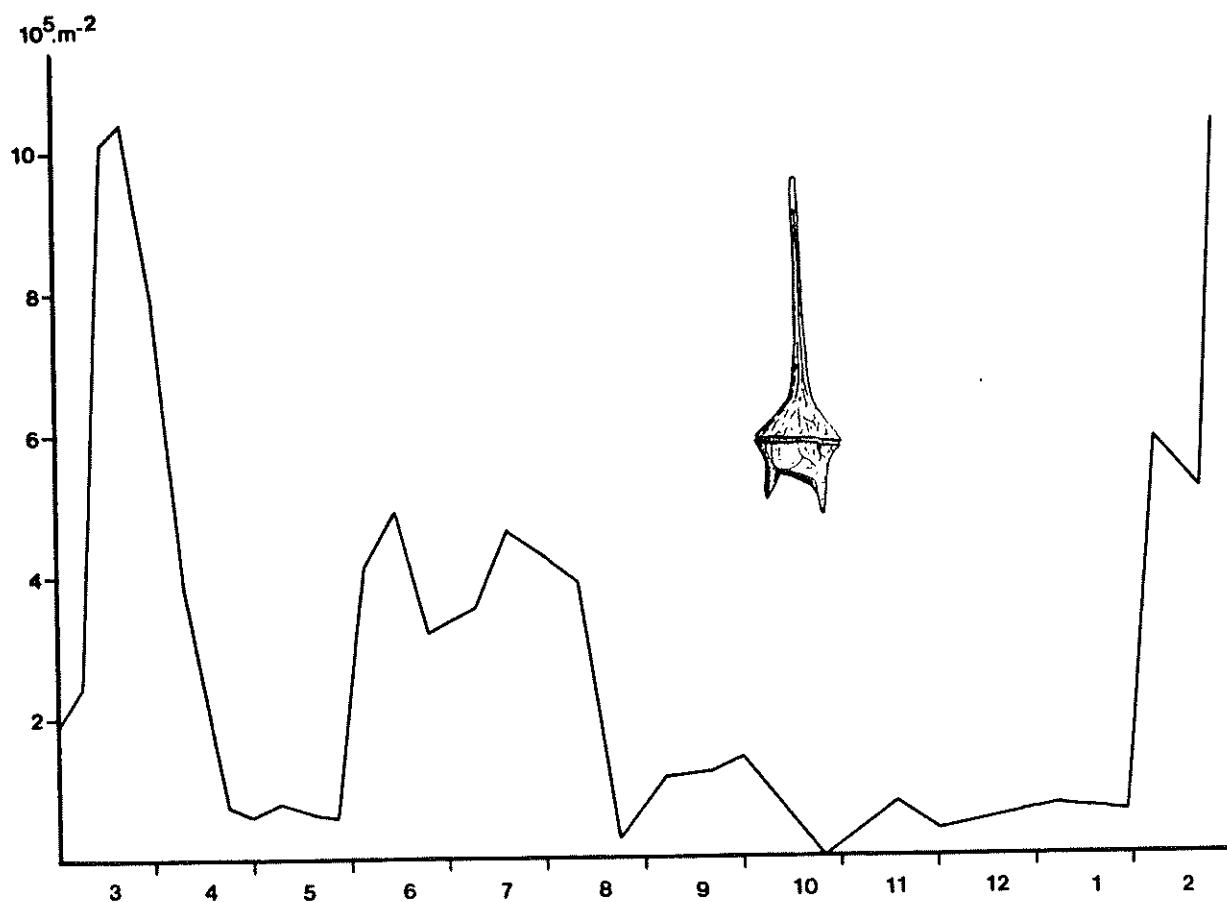


Fig.24 : Evolution annuelle du nombre de Dinoflagellés présents dans le filet de $50 \mu\text{m}$ de vide de maille.

Avec la reprise hivernale des Diatomées, le peuplement de Dinoflagellés se simplifie et l'on retrouve une dominance des petits *Ceratium*, *furca* et *fuscus*.

Comme celui des Diatomées, le cycle annuel des Dinoflagellés correspond assez bien à ceux décrits de la Méditerranée nord-occidentale.

4.1.3. Autres groupes

Selon certains auteurs, le phytoplancton de la Méditerranée (BERNARD, 1967), et en particulier de la mer Ligure (BERNHARD & RAMPI, 1967), est dominé par les Coccolithophoriidés. Ceux-ci joueraient un rôle prépondérant dans l'alimentation du microzooplancton (Tintinnidés) et des Tuniciers pélagiques (TREGOUBOFF & ROSE, 1957), et dans la constitution des dépôts sédimentaires.

A cause de leur taille minuscule (5-30 μm), ces organismes ne sont pas représentés dans nos prélèvements ; seule l'espèce *Homozygosphaera fagei* a été occasionnellement récoltée.

Il en va de même pour les Silicoflagellés dont l'abondance, à Marseille, les place au second rang, après les Diatomées (TRAVERS, 1973). A Calvi, *Dictyocha fibula* est présente dans tous les prélèvements, mais aucune information significative ne peut être tirée de cette observation.

4.1.4. Biomasses de chlorophylle

En l'absence d'une étude détaillée de l'évolution des communautés phytoplanctoniques et de l'importance quantitative de l'ultra- et du nanoplancton, nous serons obligé d'analyser l'échelon primaire *in toto* par des mesures de concentration en pigments chlorophylliens.

Comme il a été observé pour les Diatomées et les Dinoflagellés, le maximum de chlorophylle apparaît à la fin de l'hiver, avec des concentrations de l'ordre de 0.7 mg/m^3 à - 20m (fig.25). C'est également à cette période qu'est relevé le maximum en phaeopigments (produits de dégradation de la chlorophylle), preuve d'une mortalité importante dans les populations phytoplanctoniques (fig.26).

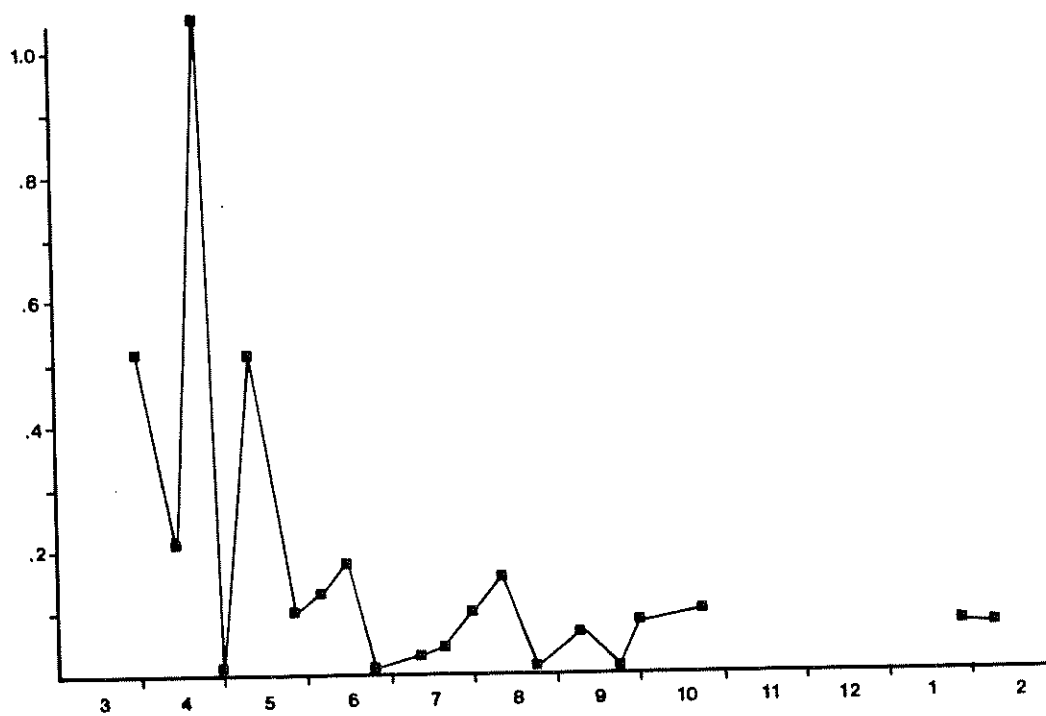
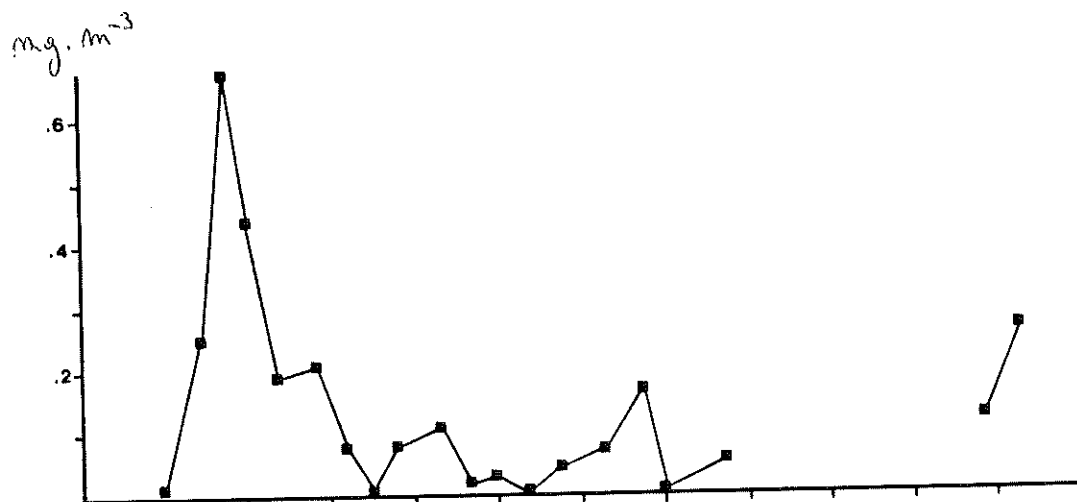


Fig.25 et 26 : Variations annuelles de la chlorophylle a et des phaeopigments à -20m (d'après les équations de LORENZEN, 1967).

Pendant la saison chaude, un second maximum, nettement plus bas (0.2 mg/m^3) est observé ; il correspond vraisemblablement à la poussée estivale des Dinoflagellés.

Durant l'automne, les concentrations sont très faibles, à la limite de détection de la méthode de mesure employée.

La répartition verticale des biomasses phytoplanctoniques varie également durant l'année. Ainsi, pendant les périodes hivernale et printanière, elles sont concentrées dans les 20-25 premiers mètres et diminuent quasi exponentiellement avec la profondeur. En été par contre, le maximum se trouve plus bas, vers 70-80m ($\sim 0.05 \text{ mg/m}^3$ à 20m, $\sim 0.35 \text{ mg/m}^3$ à 70m). Ce phénomène peut s'expliquer par l'effet d'écran de la thermocline qui empêche les mouvements ascendants d'eaux chargées en sels minéraux jusqu'à la surface.

4.2. Le microzooplancton

Cette catégorie regroupe les organismes holoplanctoniques dont la taille, à l'état adulte, est comprise entre 50 μm et 1 mm. Elle est représentée par trois ensembles de Protozoaires à tendance herbivore.

4.2.1. Foraminifères

Ces Rhizopodes sont présents toute l'année, sans période d'abondance marquée (fig.27) ; seule une légère augmentation du nombre de ces organismes est décelable lors de la poussée phytoplanctonique. Leur importance numérique est d'environ 2% du zooplancton total.

Orbulina universa et *Globigerina bulloides*, deux espèces cosmopolites prédominent largement. Diverses formes

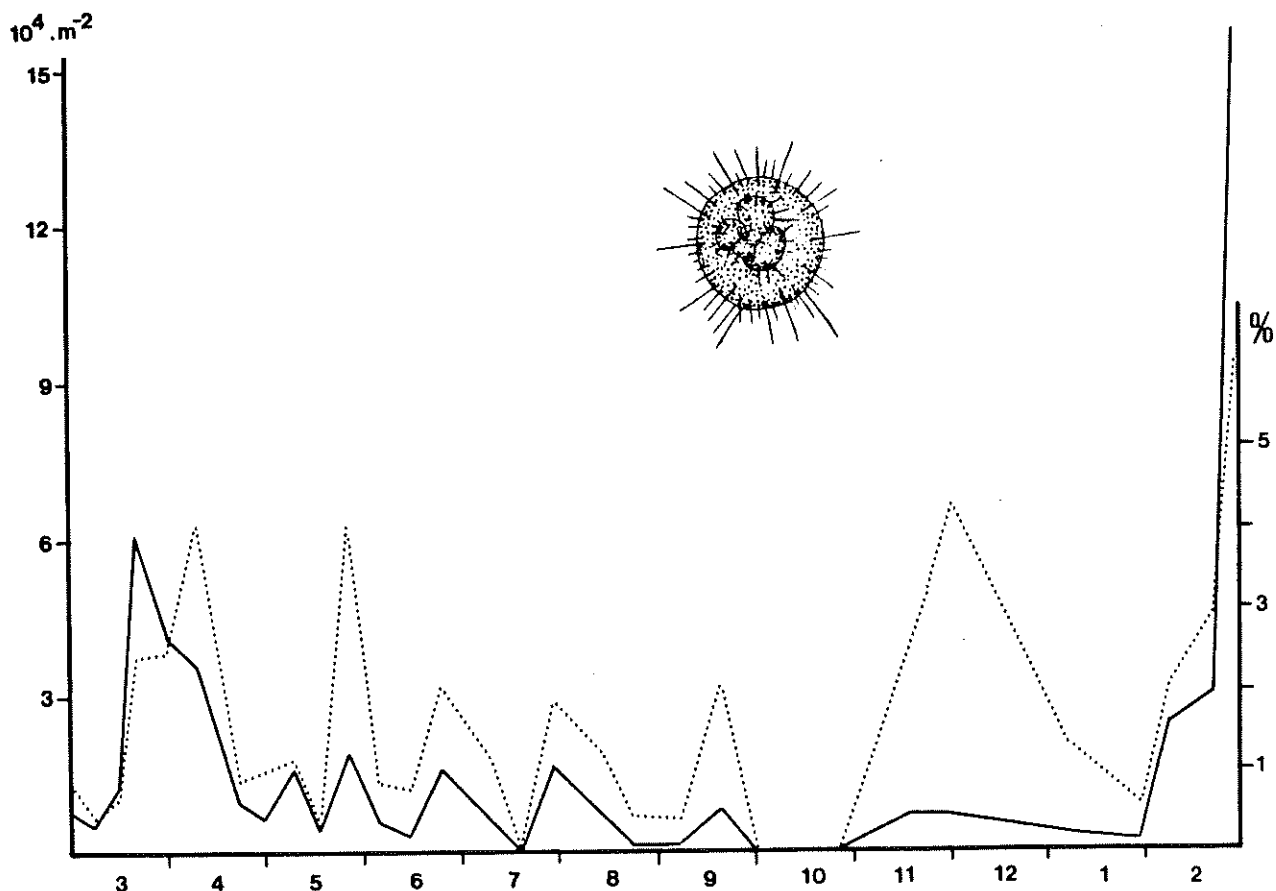


Fig.27 : Variations annuelles du nombre de Foraminifères (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (trait pointillé).

benthiques sont fréquemment présentes dans les échantillons.

4.2.2. Acanthaires et Radiolaires

Les populations d'Acanthaires sont assez pauvres dans les eaux calvaises. Avec au maximum quelques milliers d'individus/m², elles sont environ 100 fois moins bien représentées que les deux autres classes de Rhizopodes pélagiques. Les espèces les plus communes sont *Acanthoplegma krohni* et *Acanthochiasma rubescens*.

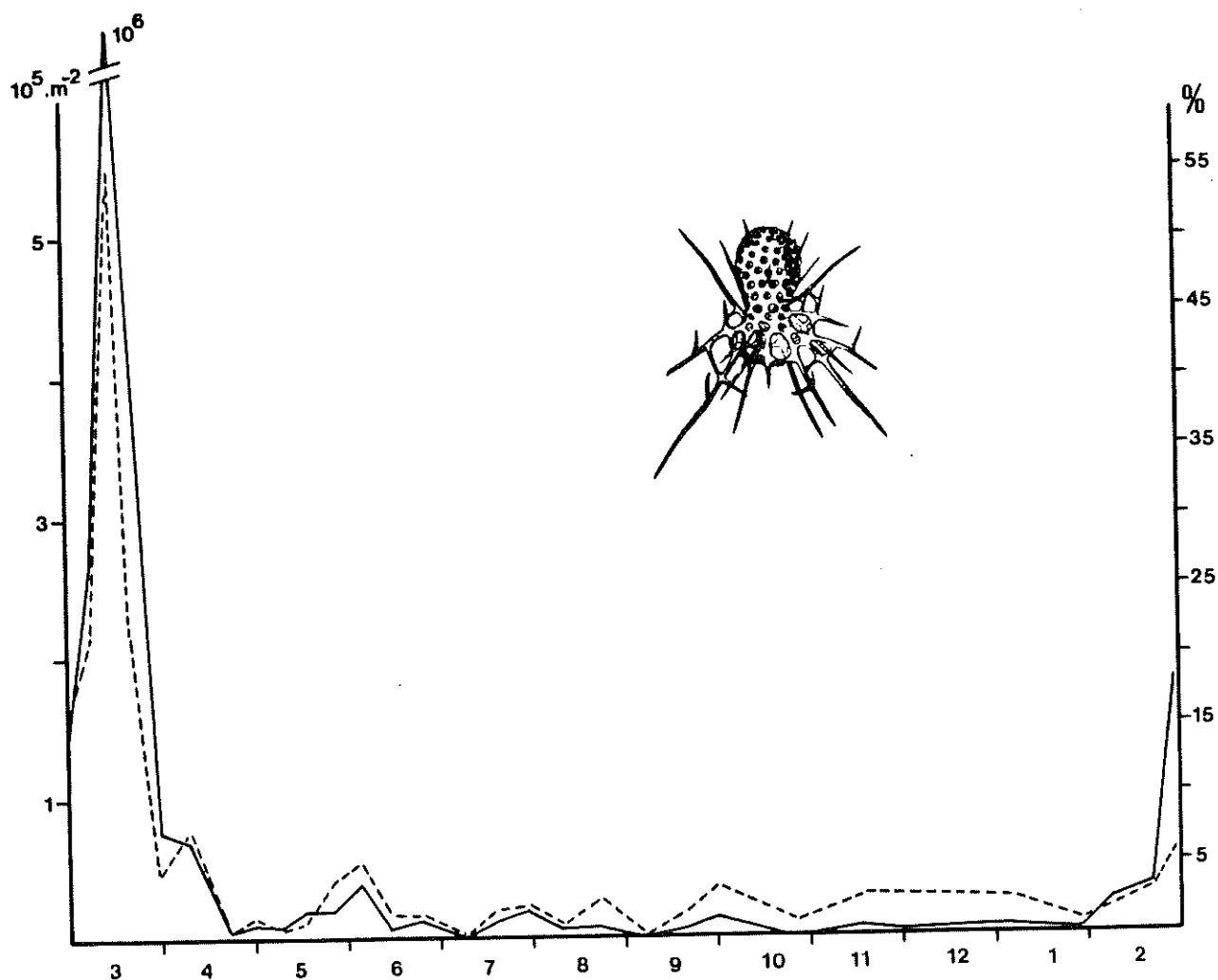


Fig.28 : Variations annuelles du nombre de Radiolaires (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (trait discontinu).

Les Radiolaires par contre forment un groupe relativement bien représenté (fig.28) et très diversifié. Leur maximum se situe au début du printemps et correspond au pic de phytoplancton. A cette période, ils représentent jusqu'à 50% du nombre total des zooplanctontes.

Pendant toute la saison chaude, de très nombreuses colonies de *Sphaerozoum punctatum* et de *Collozoum inerme* ont été observées en plongée près de la surface. Les espèces les plus communes, surtout pendant la saison froide, sont les Phéodariés *Aulacantha scolymantha* et *Coelodendrum gracillimum*, principalement récoltés avec le filet 470 µm.

4.2.3. Tintinnides

Les Ciliés Oligotriches, et parmi eux les Tintinnides, forment assurément le groupe de Protozoaires les mieux représentés dans les échantillons. Les résultats des prélèvements sont pourtant à considérer avec circonspection : en effet, du fait de leur forme effilée, les représentants de nombreuses espèces, même parmi les plus longues, sont susceptibles de passer au travers des mailles des filets ; l'inventaire faunistique risque d'être incomplet et les résultats quantitatifs sous-estimés.

Comme les autres Protozoaires, les Tintinnides présentent un maximum au début du printemps (fig.29), avec les espèces principales : *Dictyocysta elegans*, *D. lepida*, *Salpingella attenuata*, *Codonella galea* et *Cyttarocyclus sp.* Un deuxième maximum s'observe au début de l'été, avec essentiellement les mêmes espèces.

Pendant les mois chauds, les concentrations en Tintinnides diminuent mais le peuplement se diversifie. Parmi les espèces les plus fréquemment rencontrées, il faut citer *Xystonella lohmanni*, *X. longicauda*, *Undellopsis marsupialis*, *Eutintinnus fraknoi*, *Rhabdonella spiralis* et *Proplectella claparedei*. L'hiver voit une diminution du nombre d'espèces avec dominance de *Eutintinnus fraknoi*, *Petalotricha ampulla* et *Dictyocysta spp.*

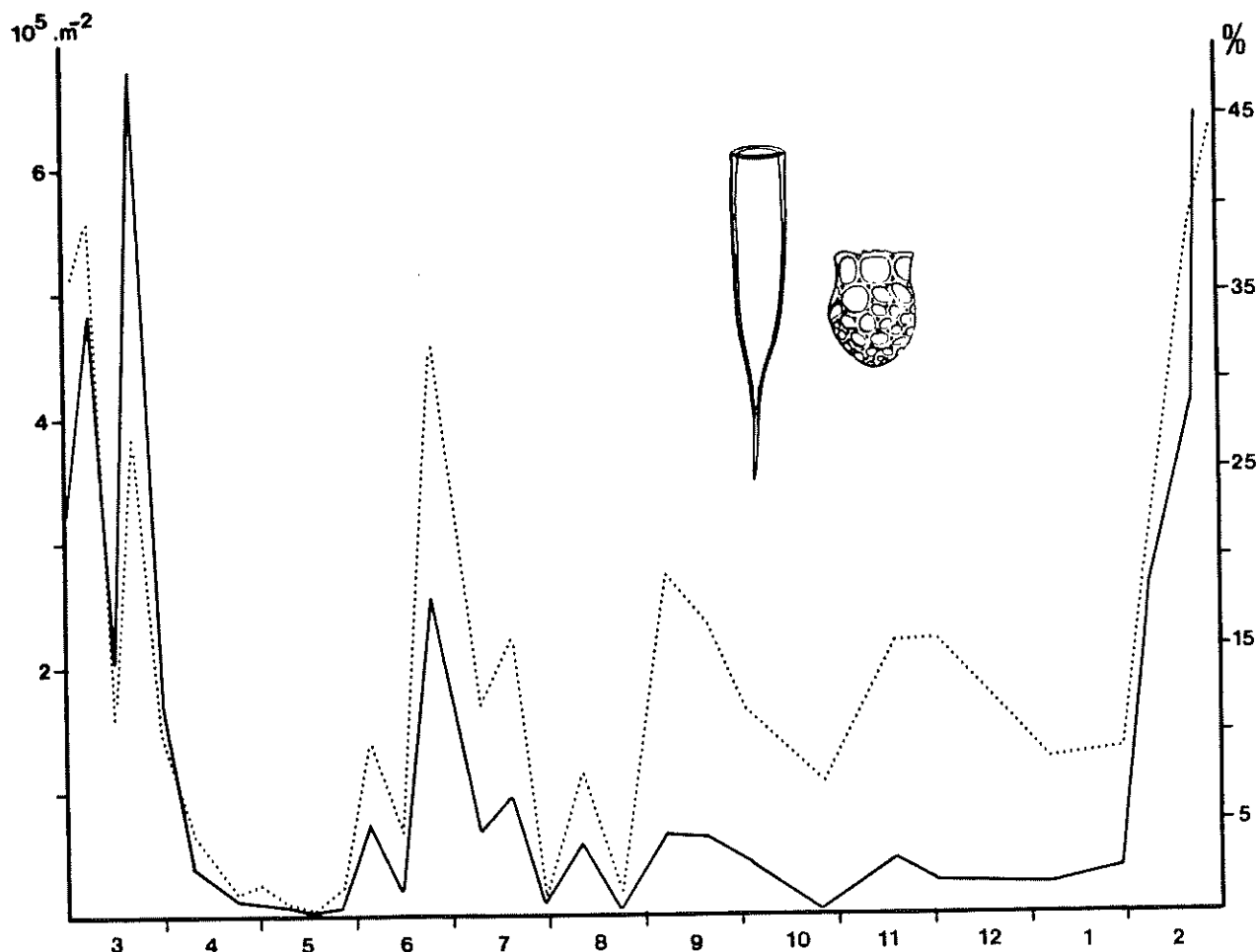


Fig.29 : Variations annuelles du nombre de Tintinnides présents dans le filet 50 μ m (trait plein) et de leur proportion dans le total du zooplancton (trait pointillé).

Ces observations sont, compte tenu de la remarque préliminaire, assez bien en accord avec les résultats de TRAVERS & TRAVERS (1971) à Marseille et de RASSOULZADGAN (1979) à Villefranche-sur-Mer. Pourtant certaines espèces, comme *Dadayella ganymedes*, réputées très abondantes dans ces deux stations, sont minoritaires à Calvi ; cela s'explique vraisemblablement par la petitesse de ces espèces et au mauvais échantillonnage qui en résulte. D'autres Oligotriches,

non Tintinnides, sont également présents dans le plancton ; ils constitueraient (MARGALEF, 1963) 95% du total des Ciliés en Méditerranée, mais leur taille minuscule les exclut des pêches au filet.

4.3. Le mésoplancton herbivore

Ces organismes (tailles de 1 à 5 mm) représentent, tout au long de l'année, la fraction la plus importante de la biomasse du zooplancton total.

4.3.1. Copépodes

Les observations réalisées au cours de l'étude d'un cycle annuel du zooplancton de surface en 1978-1979, au moyen d'un filet de 180 μ m, avaient fait reconnaître la nette prédominance des Copépodes ; ceux-ci représentaient alors, numériquement, entre 50 et 90% du total des organismes zooplanctoniques (DAUBY, 1980a). Ces résultats ne concernaient, du fait de l'échantillonneur employé, qu'une fraction du zooplancton : seuls les adultes et les derniers stades copépodites étaient récoltés, et, parallèlement, aucune estimation de l'importance du microzooplancton n'avait été effectuée.

L'emploi du filet triple, qui permet la récolte de tous les stades de développement des Copépodes, ne fournit pas de résultats significativement différents, mis à part pour la période de poussée phytoplanktonique où l'importance numérique des nauplii se fait sentir (fig.30).

Le peuplement de base des eaux du golfe de Calvi est formé d'un petit nombre d'espèces pérennes, présentes dans (presque) tous les prélèvements : *Clausocalanus arcuicornis* et *C. furcatus*, *Paracalanus parvus*, *Centropages typicus*,

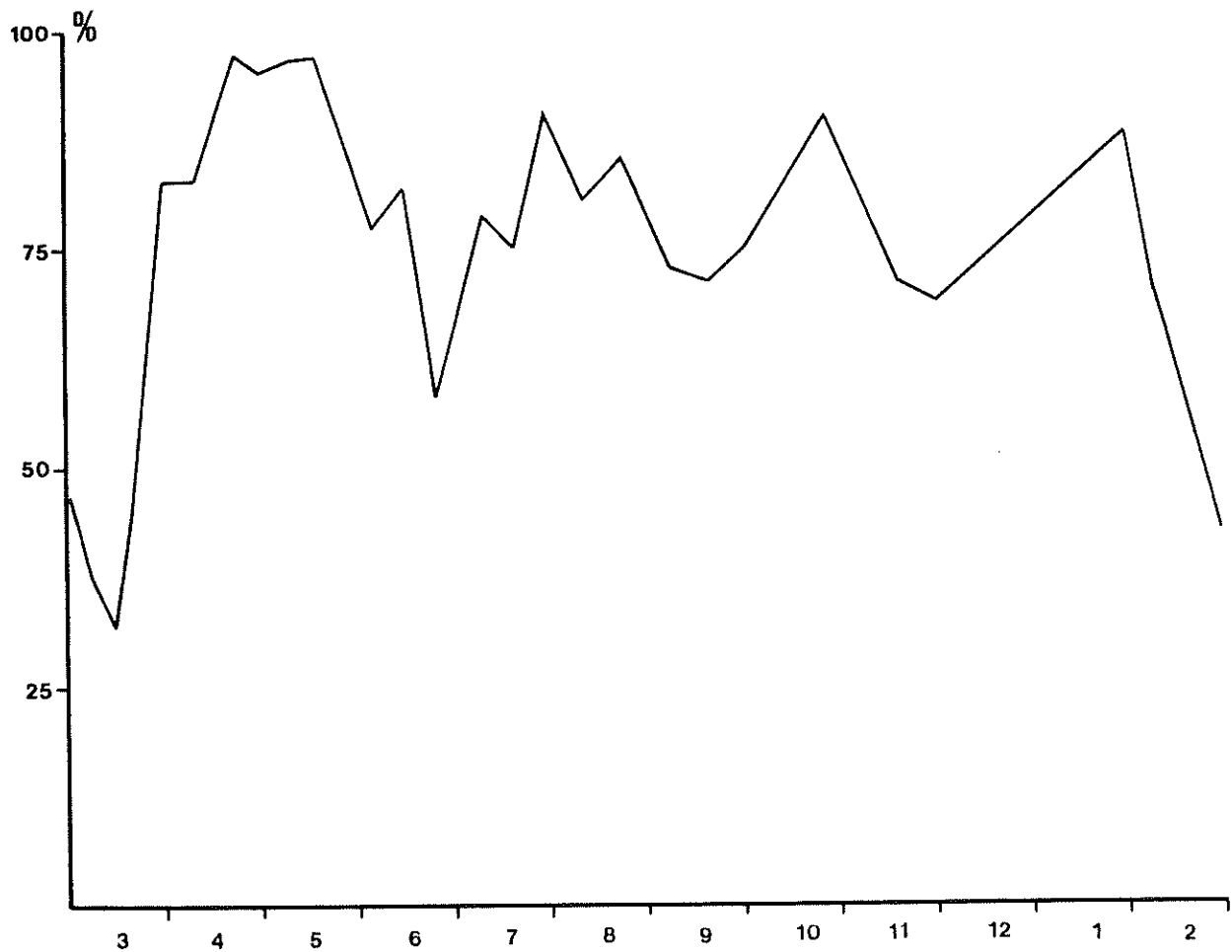


Fig.30 : Evolution annuelle du pourcentage de copépodes dans le nombre total de zooplanctons.

Acartia clausi, *Oithona helgolandica* et *O. nana*. Une cinquantaine d'autres espèces apparaissent occasionnellement (voir appendice faunistique) mais le pourcentage que chacune représente dépasse rarement 1%. L'évolution annuelle des proportions relatives des espèces pérennantes est présentée à la figure 31.

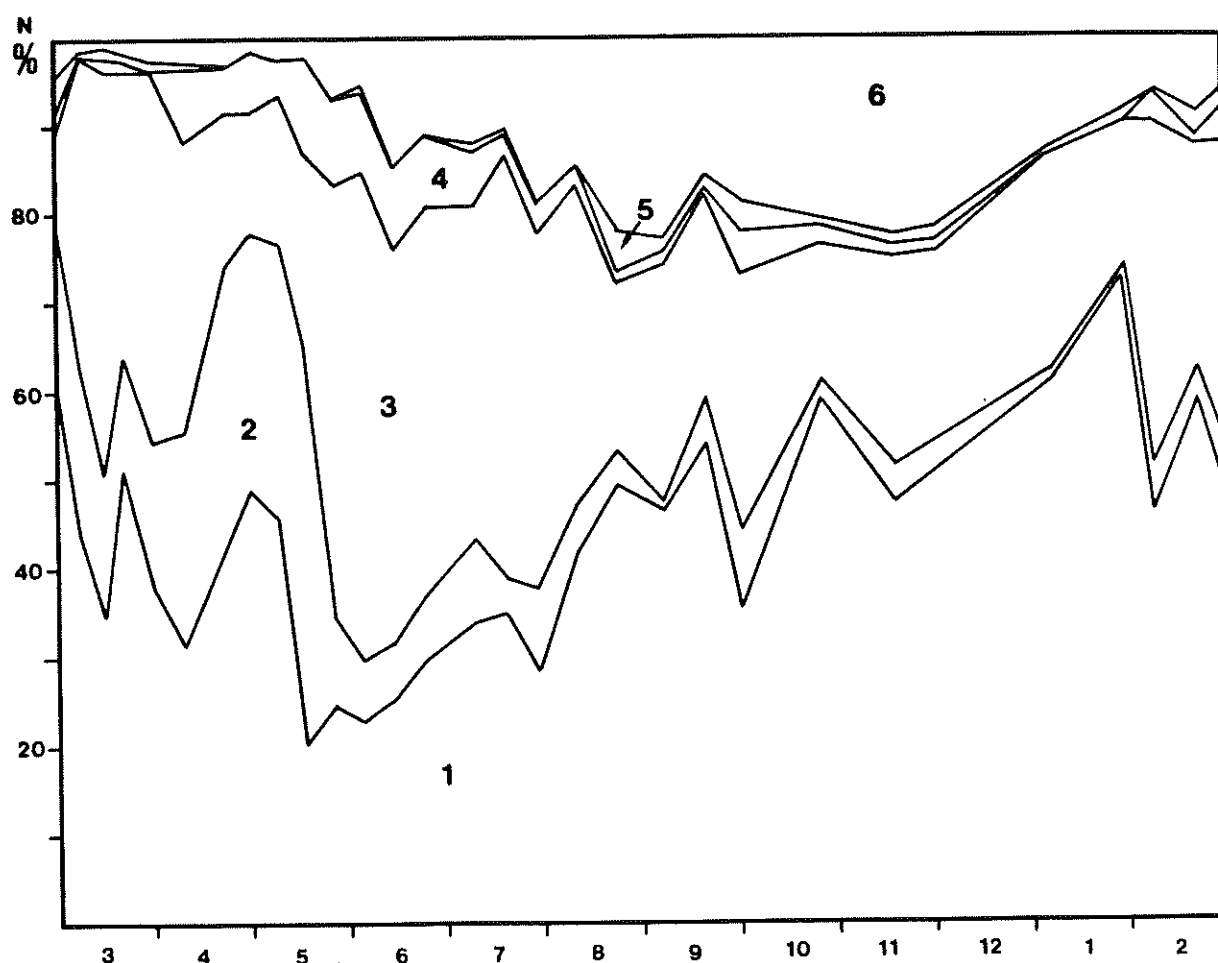


Fig.31 : Variations annuelles des proportions relatives (pourcentages cumulés) des principales espèces de Copépodes. 1. *Clausocalanus* spp. ; 2. *Centropages typicus* ; 3. *Oithona* spp. ; 4. *Acartia clausi* ; 5. *Calanus helgolandicus* ; 6. autres espèces.

4.3.1.1. *Clausocalanus* spp.

Le genre *Clausocalanus* est un des mieux représentés en Méditerranée et domine largement dans les zones à caractère océanique (MAZZA, 1967) ; il forme la majeure partie du peuplement copépodien dans le nord de la mer Ligure (NASSOGNE, 1972), le long des côtes de Corse (MAZZA, 1963 ; DAUBY, 1980a) et d'Espagne (VIVES *et al*, 1975). Dans les

régions à caractère néritique plus marqué, les *Clausocalanus* sont nettement moins prédominants (GAUDY, 1962, 1972b ; RAZOULS, 1973 ; SEGUIN, 1981a,b).

Deux espèces sont particulièrement bien représentées dans les eaux calvaises : *Clausocalanus arcuicornis* et *C. furcatus*. Du fait de l'étroite ressemblance des adultes des deux formes (ROSE, 1983 ; FROST & FLEMINGER, 1968) et de la quasi impossibilité de séparer les jeunes stades naupliens dans les comptages de routine, nous n'avons pas cherché à identifier spécifiquement ces Copépodes. GAUDY (1972b) a d'ailleurs montré qu'à Marseille, les cycles biologiques des deux espèces sont parallèles. Dans la suite du travail, seul le nom générique sera usité pour englober les deux formes.

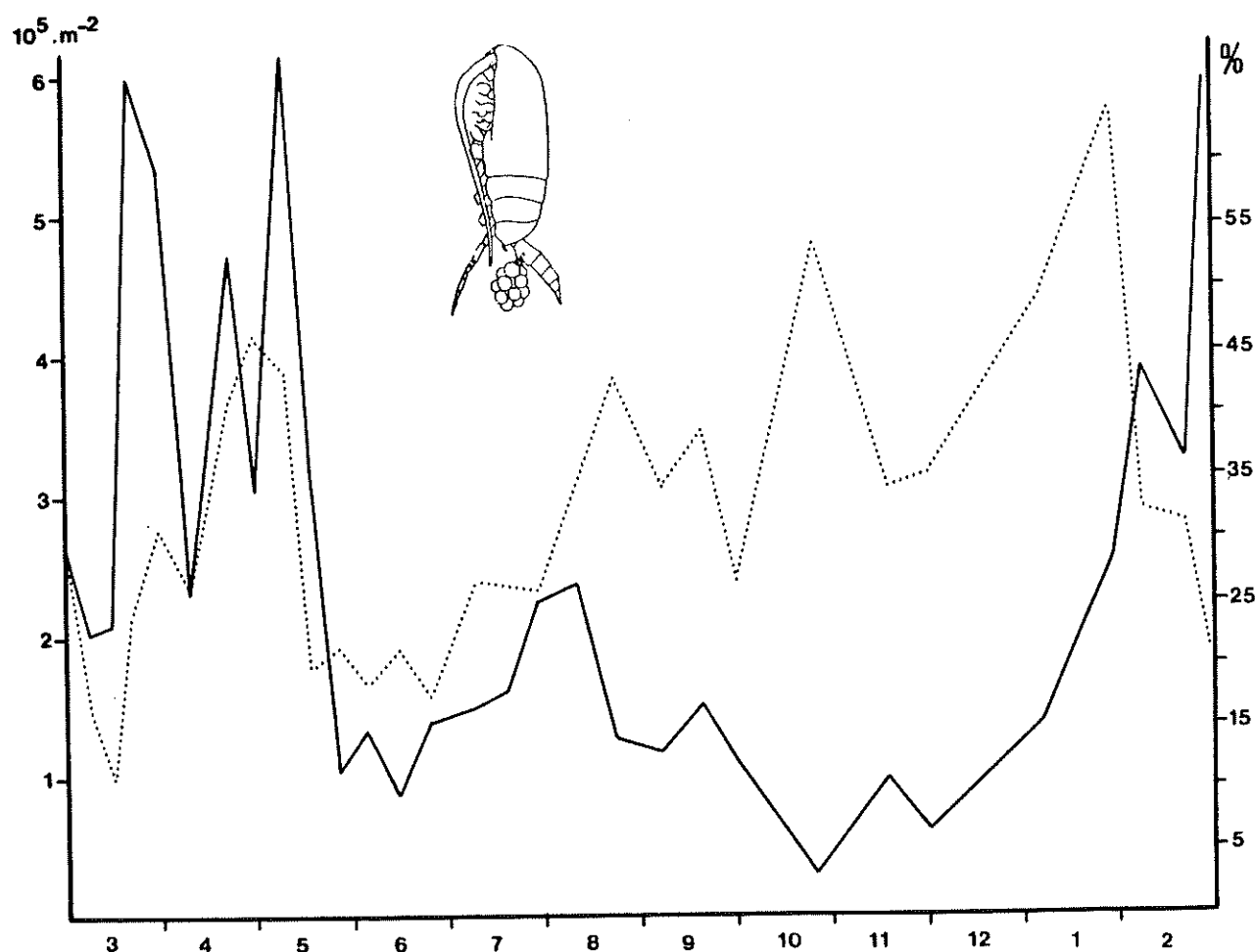


Fig.32 : *Clausocalanus* spp. : variations annuelles du nombre d'individus (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

Les *Clausocalanus* représentent, pendant toute l'année, entre 20 et 60% du total des zooplanctontes (fig.32). Le maximum d'abondance s'observe de mars à mai (jusqu'à $6 \cdot 10^5$ individus/m²) ; le minimum est atteint à la fin de la saison chaude. Un cycle d'abondance similaire a été décrit à la Spezia (NASSOGNE, 1972); aux Baléares, MASSUTI (1942) observe un pic plus tardif, en juillet et août ; à Marseille, CHAMPALBERT (1969) constate l'absence de *Clausocalanus arcuicornis* de l'hyponeuston quand la température de l'eau excède 15°C.

4.3.1.2. *Centropages typicus*

La famille des Centropagidae est également représentée toute l'année dans les eaux calvaises ; quatre espèces ont été recensées, mais seule *Centropages typicus* mérite quelque attention. Cette espèce est l'une des plus communes en Méditerranée occidentale et sa biologie a fait l'objet de plusieurs travaux (GAUDY, 1972b ; RAZOULS, 1973).

A Calvi, son maximum d'abondance est observé à la fin du printemps (fig.33), saison pendant laquelle elle est la deuxième en importance derrière les *Clausocalanus*. Dès le mois de juin, les effectifs diminuent fortement et se maintiennent à des valeurs basses jusqu'à la fin de l'hiver.

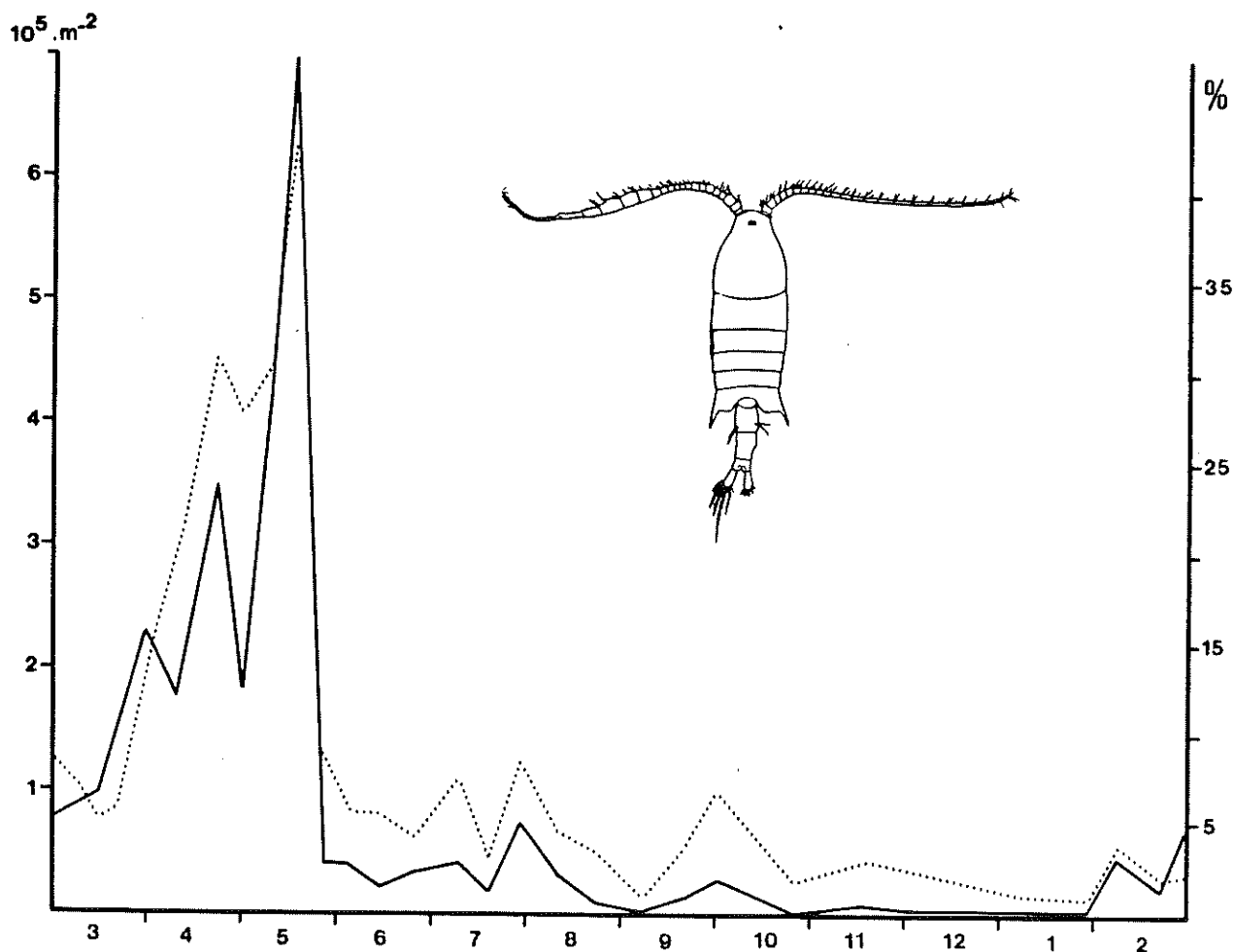


Fig.33 : *Centropages typicus* ; variations annuelles du nombre d'individus (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

4.3.1.3. *Acartia clausi*

Cette espèce cosmopolite est bien représentée en Méditerranée ; elle semble strictement épiplanctonique et est particulièrement abondante en zone néritique (DELLA CROCE, 1952 ; FURNESTIN, 1960 ; GAUDY, 1962 ; FOSSATI DUTRA PEREIRA, 1970 ; SEGUIN, 1981). Elle est nettement moins fréquente en secteur pélagique (MAZZA, 1967) et le long des côtes à plateau continental restreint (SEGUIN, 1973 ; DAUBY, 1980a).

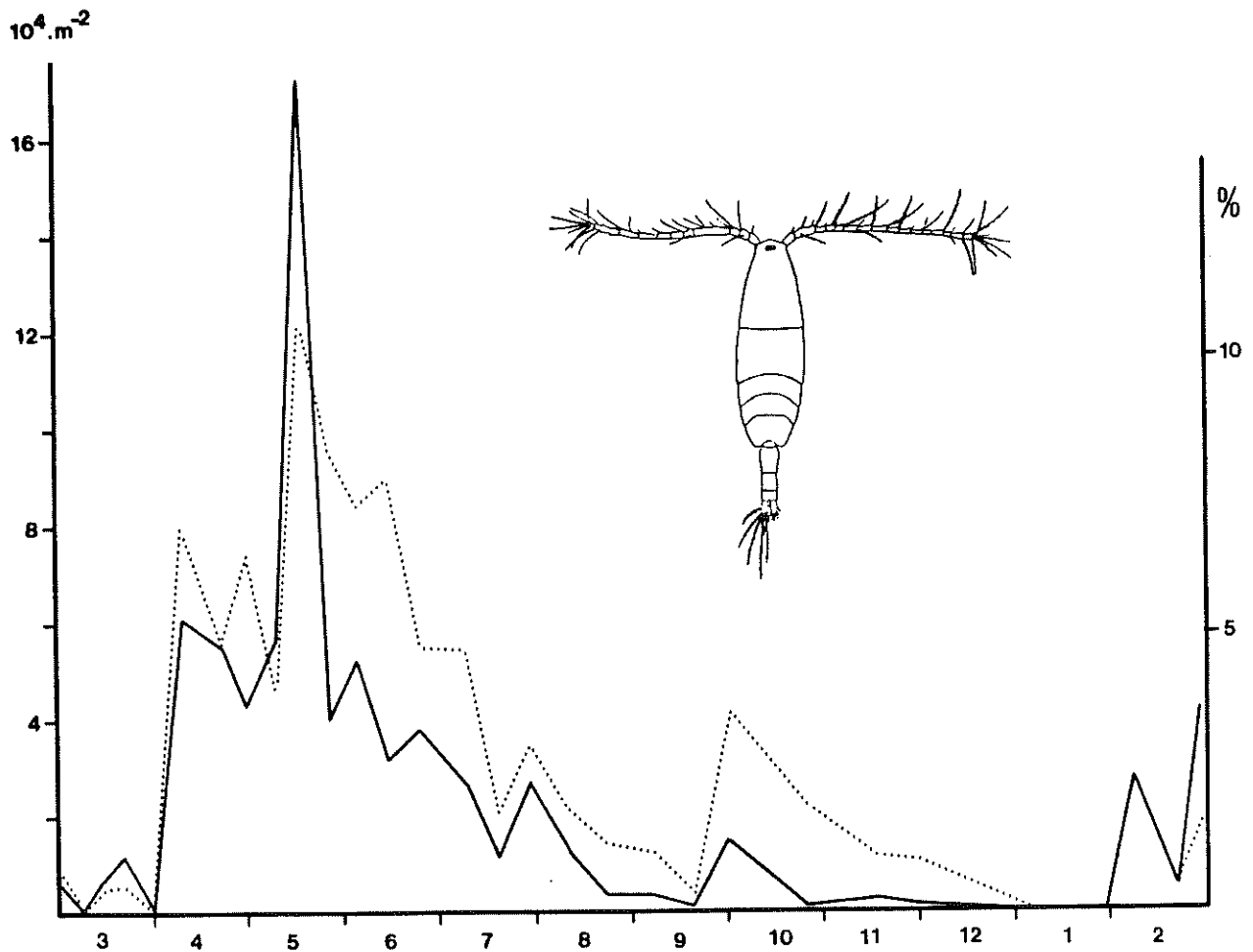


Fig.34 : *Acartia clausi* : variations annuelles du nombre d'individus (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

A Calvi, *Acartia clausi* est bien représentée pendant toute la période printanière (fig.34), avec des valeurs dépassant 100000 individus/m² (10% du zooplancton total). A la fin de l'été et en automne, l'espèce se raréfie fortement, voire disparaît des prélèvements.

4.3.1.4. *Calanus helgolandicus*

Ce gros Copépode, largement distribué dans le monde est connu de toute la Méditerranée occidentale. Sa présence dans les eaux superficielles semble limitée à la saison froide (GAUDY, 1962, 1972b ; MAZZA, 1967 ; CHAMPALBERT, 1969 ; DAUBY, 1980a) ; seul MASSUTI (1942) signale la pérennance de l'espèce à Majorque. Il est vraisemblable que les populations de *Calanus helgolandicus* redescendent sous la thermocline pendant la saison chaude.

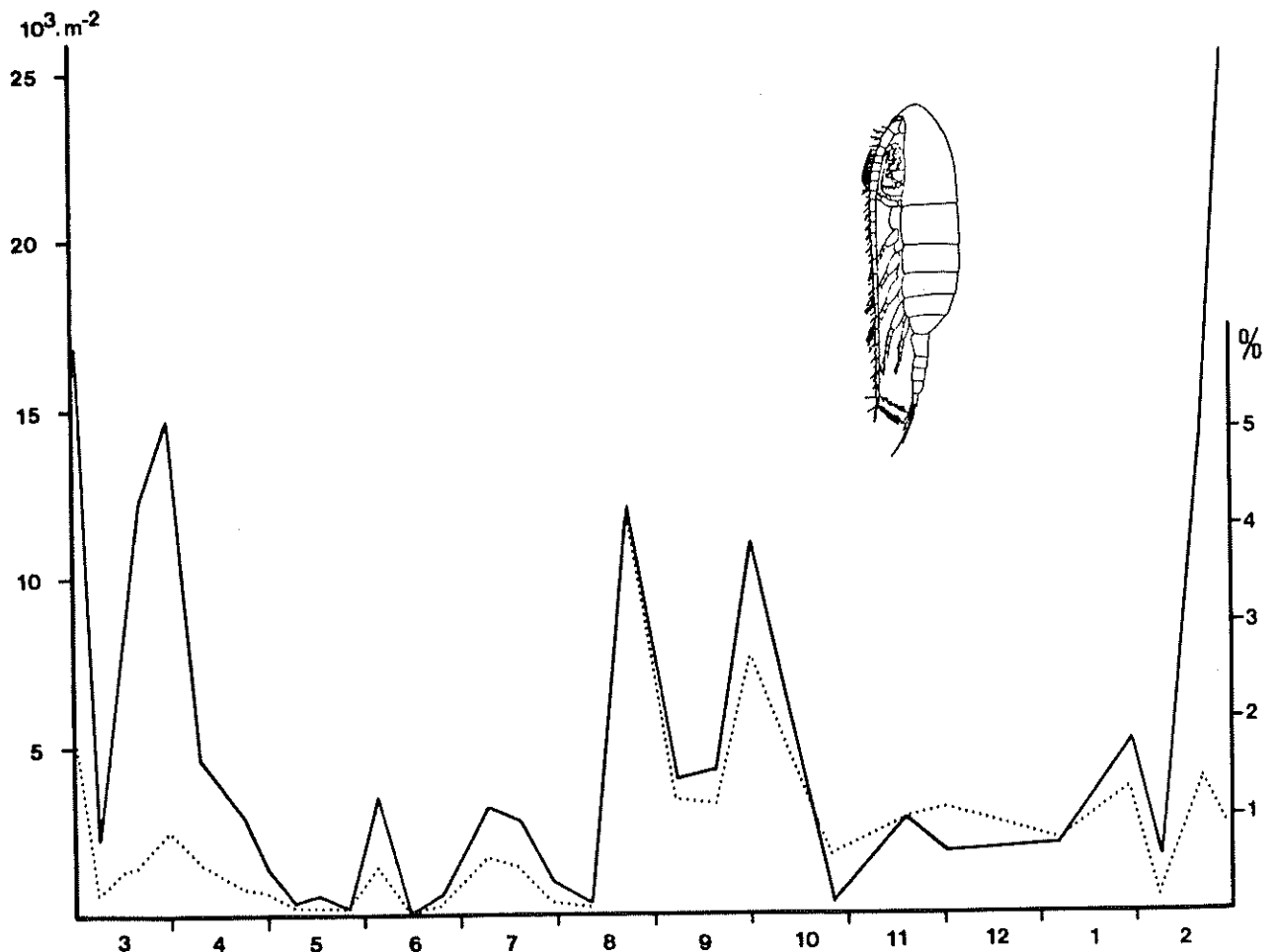


Fig.35 : *Calanus helgolandicus* : variations annuelles du nombre d'individus (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

Dans le golfe de Calvi, *Calanus helgolandicus* est présent en surface du début de février à la fin d'avril (DAUBY, 1979), généralement associé à un autre Calanidae, *Neocalanus gracilis*. Lorsque l'on étudie la couche des cent premiers mètres d'eau, on constate la présence de *C. helgolandicus* pendant toute l'année. Le maximum printanier des adultes persiste (fig.35), mais d'autres pics peuvent être également observés pendant la saison chaude ; ces derniers sont principalement le fait de stades naupliens (cfr chapitre 6).

4.3.1.5. Autres Copépodes herbivores

Quelques autres espèces de Copépodes doivent être signalées, soit parce qu'elles s'observent en petit nombre dans la quasi totalité des échantillons, soit parce qu'elles représentent, à un moment de l'année, une fraction non négligeable des zooplanctontes.

La petite espèce *Paracalanus parvus* fait partie du peuplement de base de beaucoup de stations néritiques (divers auteurs in GAUDY, 1962). A Calvi, elle est présente toute l'année, en faible proportion (~ 1% des Copépodes), avec un maximum printanier.

Un cycle similaire est observé chez le Pseudocalanidae *Ctenocalanus vanus*, avec toutefois une moindre abondance et de fréquentes absences.

Temora stylifera est une espèce à très nette tendance néritique (MAZZA, 1967) qui présente, dans toute la Méditerranée, un maximum automnal (MAZZA, 1967 ; BERNARD, 1970 ; RAZOULS, 1973). A Calvi, elle se rencontre d'août à novembre, mais reste numériquement peu importante (quelques milliers d'individus/m², soit moins d'1% des Copépodes totaux).

Les Harpacticoides *Euterpina acutifrons* et *Microsetella rosea* font également partie du peuplement de base des eaux calvaises. Ces deux espèces sont pérennantes et présentent un maximum d'abondance pendant les mois froids ; mais, tout comme les espèces précédentes, la fraction qu'elles représentent dans le total des Copépodes n'est pas significative.

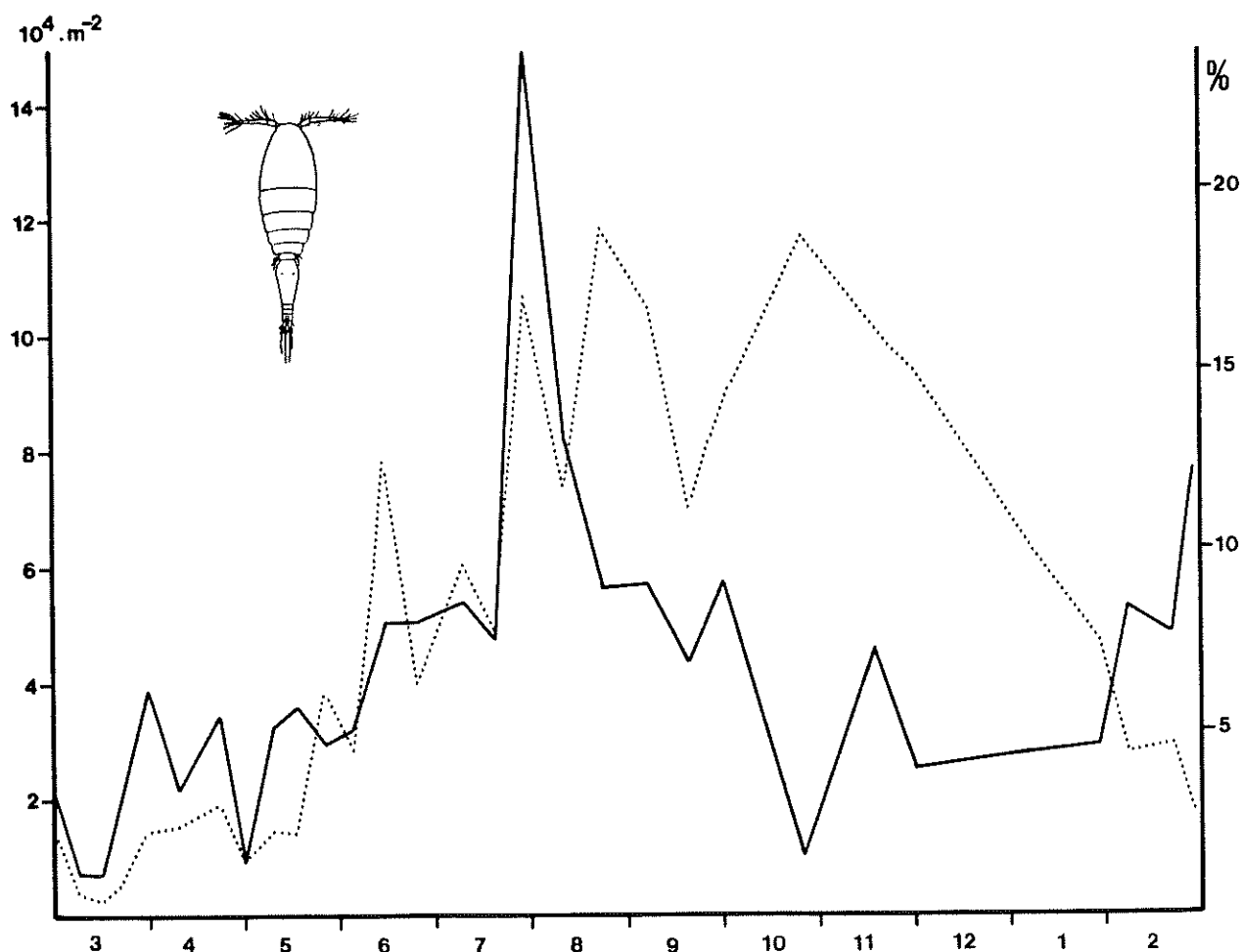


Fig.36 : Variations annuelles du nombre de Copépodes (à l'exception des genres *Clausocalanus*, *Centropages*, *Acartia*, *Calanus* et *Oithona*) (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

C'est au sein des familles des Oncaeidae et des Corycaeidae que sont trouvées les espèces de "*varia*" les mieux représentées numériquement. Malheureusement, le nombre d'espèces, leur inconstance et la pauvreté de la littérature sur leur biologie ou leur développement larvaire nous ont obligé à les considérer en bloc. Elles sont présentes toute l'année, avec un maximum marqué durant l'été ; à cette saison, ainsi qu'en automne, elles peuvent représenter jusqu'à 20% du total des Copépodes (fig.36). Elles ne participent, par contre, que très faiblement au pic printanier. Une liste de ces espèces figure dans l'appendice faunistique.

4.3.2. Stades larvaires d'Euphausiacés

La seule espèce qui apparaisse dans les prélèvements est *Meganyctiphanes norvegica*. Cette espèce, à répartition nord-atlantique bien connue (MAUCLINE & FISHER, 1969), est également présente en Méditerranée et principalement dans le nord du bassin occidental (FRANQUEVILLE, 1971 ; CASANOVA, 1974). D'après ce dernier auteur, *Meganyctiphanes norvegica* est, en tout cas en mer Ligure, une espèce bathyplanctonique ; en période estivale, elle se tiendrait au-dessous de 500m et même de 1000m ; en période hivernale, on la trouverait à des niveaux voisins de 200m. Cette espèce effectue d'amples migrations nyctémérales et il n'est pas rare de la rencontrer de nuit dans les eaux superficielles.

Le cycle biologique de *Meganyctiphanes norvegica* s'étend sur une année (MAUCLINE, 1960 CASANOVA, 1974). Les oeufs sont pondus près de la surface en février-mars et le développement des premiers stades (nauplii - calyptopis - furcilia) s'effectue dans ces eaux. A mesure que la croissance se poursuit, les individus ont tendance à habiter des couches plus profondes. Au terme de la première année, ils sont capables de se reproduire et la première ponte a lieu. La

croissance continue au cours de la deuxième année au terme de laquelle une seconde ponte est observée.

Dans le golfe de Calvi, d'importantes concentrations de *Meganyctiphanes norvegica* adultes apparaissent chaque année à la fin de l'hiver. Celles-ci se présentent sous forme de bancs plus ou moins cylindriques, de quelques mètres de diamètre et de plusieurs dizaines de mètres de long. Semblables rassemblements, groupant des dizaines de milliers d'individus, ont pu être observés à maintes reprises en plongée. Leur vitesse de déplacement est de 2-3 noeuds et la profondeur à laquelle ils évoluent varie entre 0 et 10m. Ces rassemblements d'Euphausiacés sont toujours accompagnés d'une recrudescence en grands carnivores, poissons (Scombridae), oiseaux (Laridae) et Cétacés.

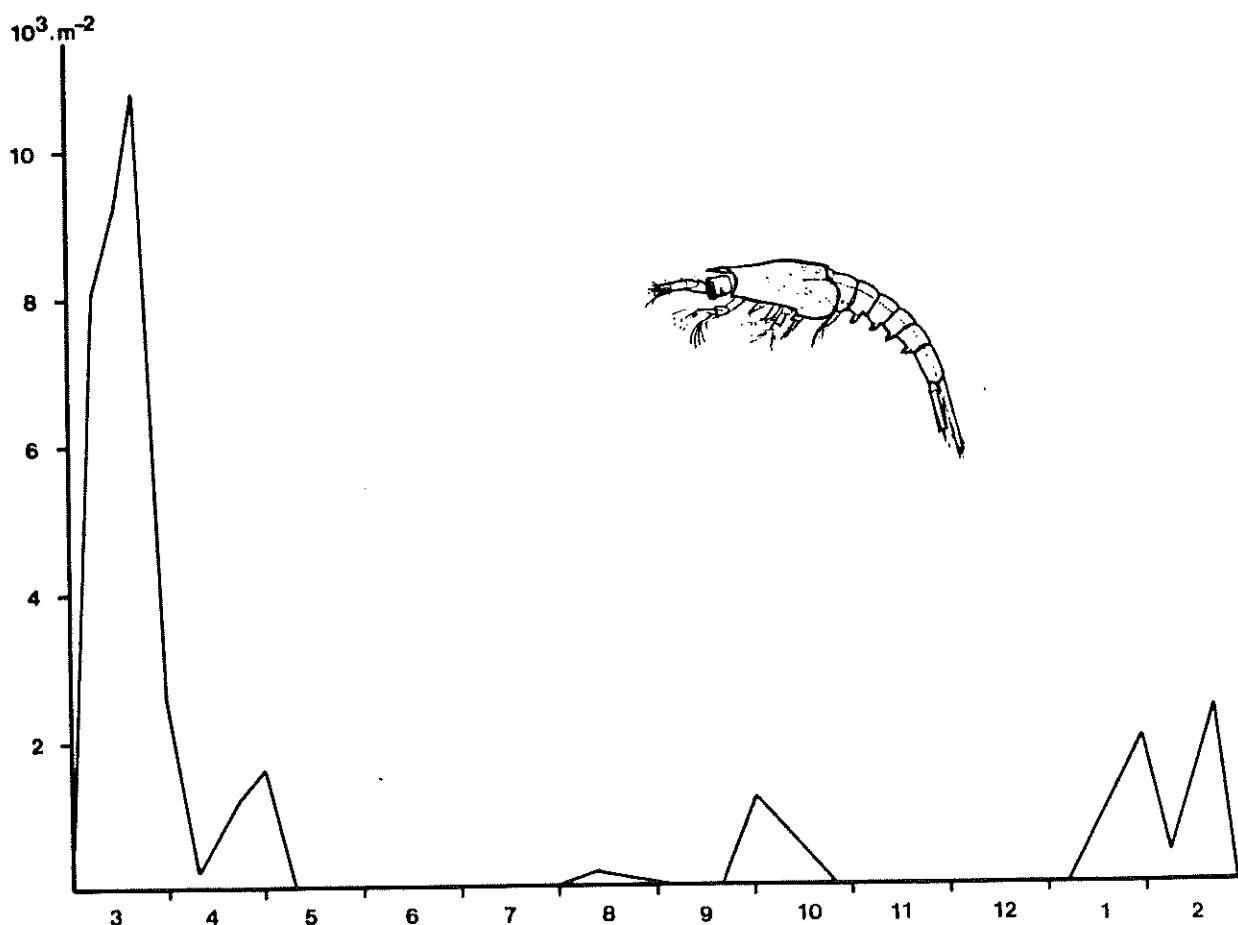


Fig.37 : Stades larvaires de *Meganyctiphanes norvegica* : évolution annuelle de la population.

Il est difficile d'estimer le nombre d'adultes ainsi présents du fait de leur grande mobilité et de leur répartition très hétérogène. Il est toutefois possible de tenter une estimation à partir du nombre d'oeufs présents dans le plancton. Si l'on admet que ces derniers sont répartis uniformément, que le nombre d'oeufs émis par femelle est d'environ 400 (MAUCHLINE, 1968) et que le sex-ratio avoisine les 2/3, une moyenne de 4 Euphausiacés/m² est obtenue, soit environ 9.10^7 individus pour l'ensemble du golfe de Calvi. Convertie en biomasse, cette estimation s'établit à ± 60 tonnes de poids sec (!), ce qui explique la présence des gros prédateurs.

Les oeufs et les premiers stades larvaires (nauplii) sont trouvés dans les échantillons dès l'apparition des concentrations d'adultes (février-mars) : ils constituent plus de 90% des larves de Crustacés présents dans le plancton (voir fig.37 et 38). En avril-mai, la population diminue notablement (mortalité ou migration vers les couches profondes) et est constituée principalement de stades calyptopis. Au cours de l'été, quelques individus (stades furcilia) sont encore observés. Aucun adulte n'a été récolté dans les eaux superficielles en dehors de la période post-hivernale.

4.3.3. Stades larvaires de Crustacés Décapodes

Les larves de Crustacés sont présentes toute l'année dans les échantillons de zooplancton. Outre les larves de Crustacés holoplanctoniques, sont récoltés des nauplii de Cirrhipèdes, des stades épicaridiens et micronischiens d'Isopodes parasites (fixés principalement sur des Copépodes adultes du genre *Clausocalanus*) et des larves *Erichtus* et *Alima* de Stomatopodes ; la grosse majorité de ces stades larvaires appartient toutefois aux représentants des Décapodes.

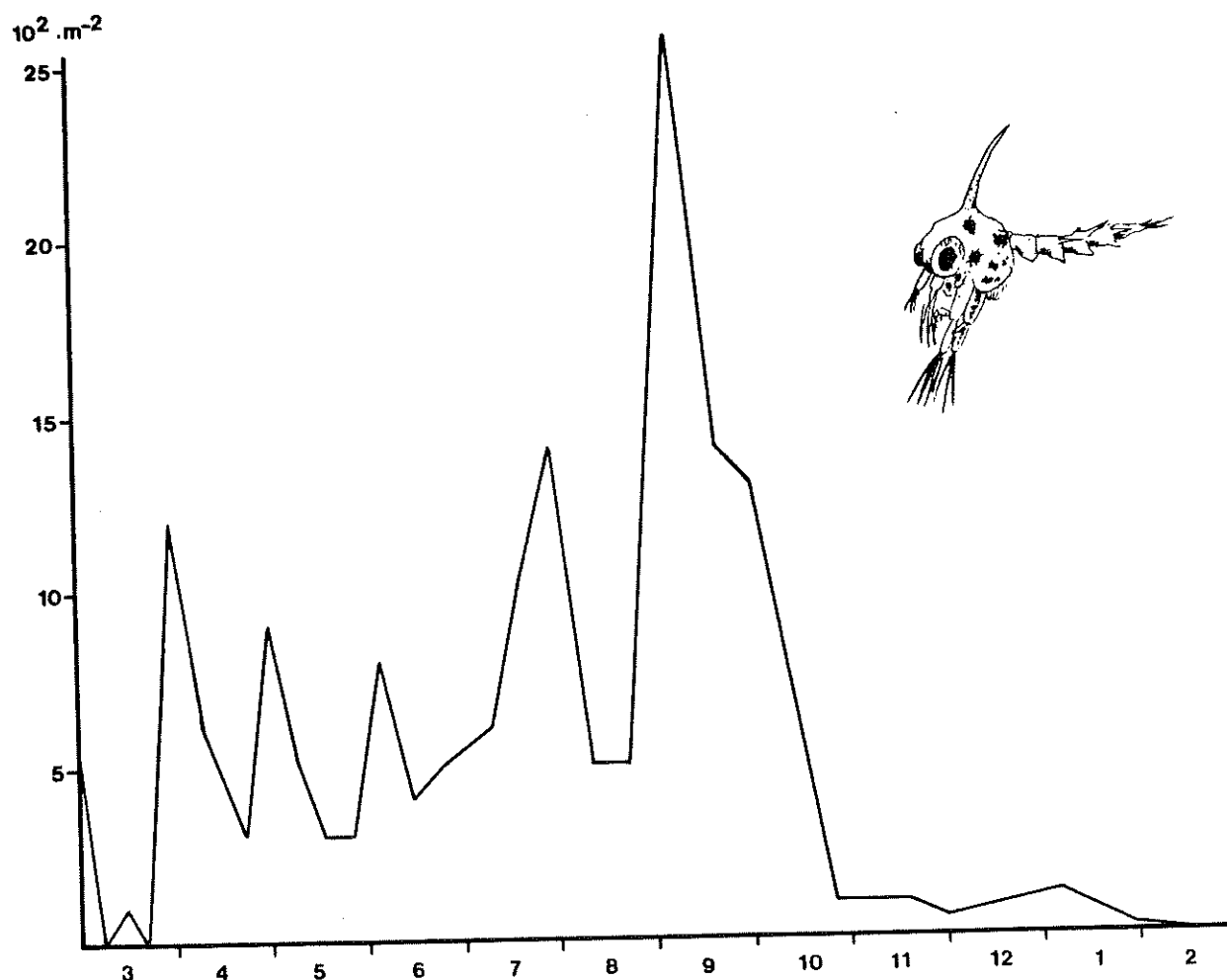


Fig.38 : Variations annuelles du nombre de larves de Crustacés Décapodes présentes dans le plancton.

Ces stades larvaires apparaissent significativement au printemps (fig.38) et sont surtout constitués de nauplii et de protozoés de Natantia et d'Anomoures. Durant toute la saison chaude, différents pics sont observés, avec un maximum à la fin de l'été (surtout de zoés et de mégalopes). La période de présence de ces larves dans le plancton correspond bien à celle des femelles gravides, notamment de Macroures, qui remontent au printemps pour pondre dans les eaux superficielles.

L'importance des larves de Crustacés reste faible ; à aucun moment de l'année, elles ne représentent plus de 0.8% du total des organismes zooplanctoniques.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Pandalina brevirostris	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Athanas nitescens				+		+	+	+	+	+		
Alpheus glaber	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Palaemon sp.			+	+		+	+	+	+	+		
Scyllarus arctus				+	+	+	+		+			
Porcellanidae		+		+		+	+	+	+	+		+
Paguridae divers		+	+	+	+	+	+		+			+
Ethusa mascarone						+	+	+	+	+		
Maia squinado					+	+	+	+	+	+		

Tableau 4.1

Les dates d'apparition des larves des principales espèces de Décapodes sont présentées dans le tableau 4.1. Ces observations sont en accord avec celles réalisées à Banuyls par RAZOULS & THIRIOT (1968) dans leur étude du macroplancton.

4.3.4. Véligères et autres larves

Les larves de Mollusques sont présentes toute l'année dans le plancton du golfe de Calvi, à l'exception de la période hivernale (fig.39). Elles représentent en moyenne 1% des zooplanctontes et leur maximum d'abondance se situe après la poussée phytoplanctonique.

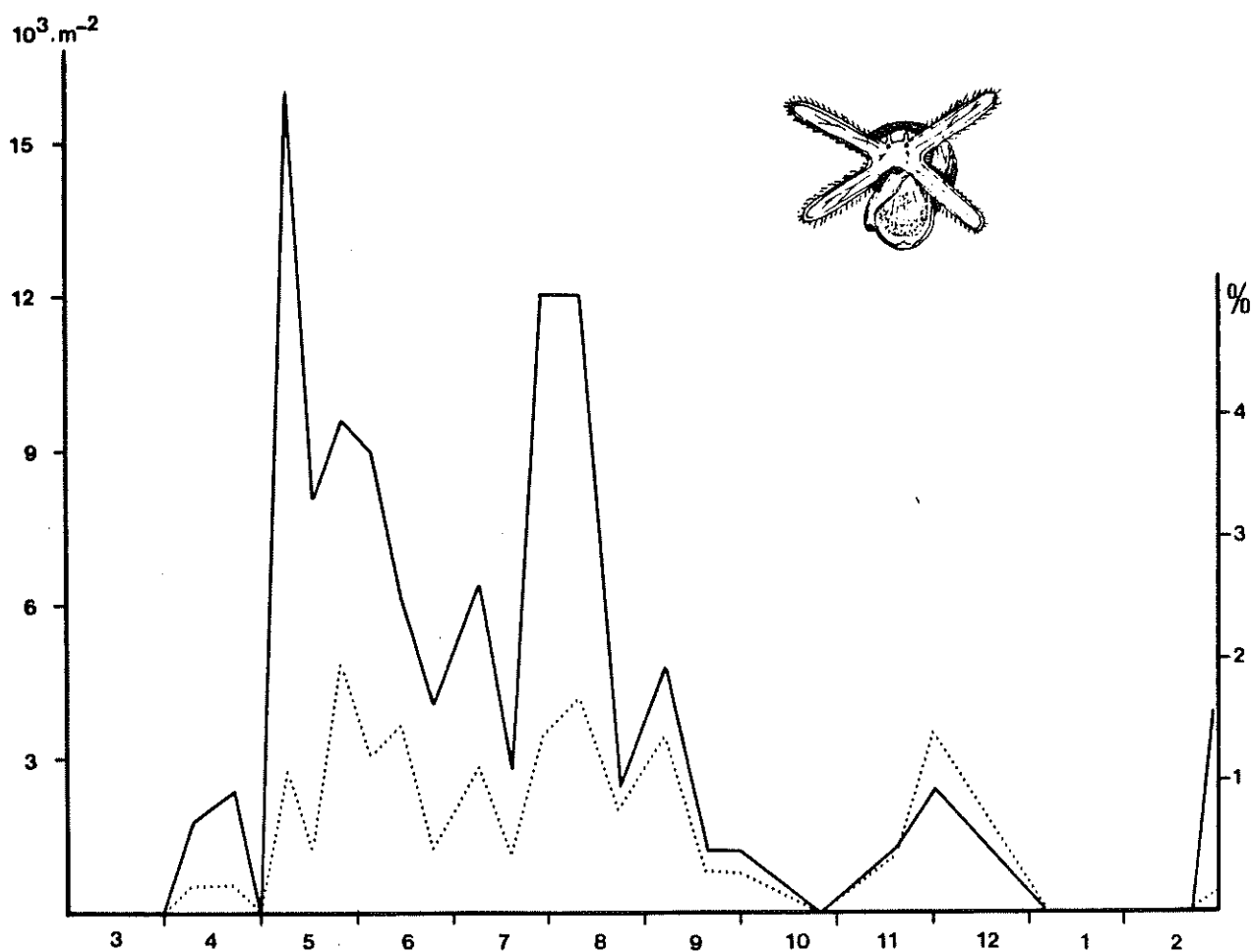


Fig.39 : Variations annuelles du nombre de larves véligères (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

Les espèces les plus communes appartiennent aux Gastéropodes de l'herbier à posidonies et des substrats rocheux à algues photophiles (Rissoïdæ, Eulimidæ, Cerithiidæ) et du détritique côtier (Turritellidæ) ; les véligères de Bivalves sont beaucoup moins fréquentes (sauf en automne), alors qu'à Banuyls, elles forment la majorité des larves de Mollusques (THIRIOT-QUIEVREUX, 1968, 1970).

Parmi les autres organismes méroplanctoniques, les larves d'Echinodermes sont le plus fréquemment rencontrées.

Deux espèces d'Echinides, *Paracentrotus lividus* et *Sphaerechinus granularis*, sont communes ; leurs échinoplutéi apparaissent à deux moments de l'année, en été et au début de l'hiver (fig.40). Rares par contre sont les larves des types ophioplutéus, bipinnaria et auricularia, ces dernières malgré l'ampleur de la communauté d'Holothuridae sur les fonds du golfe.

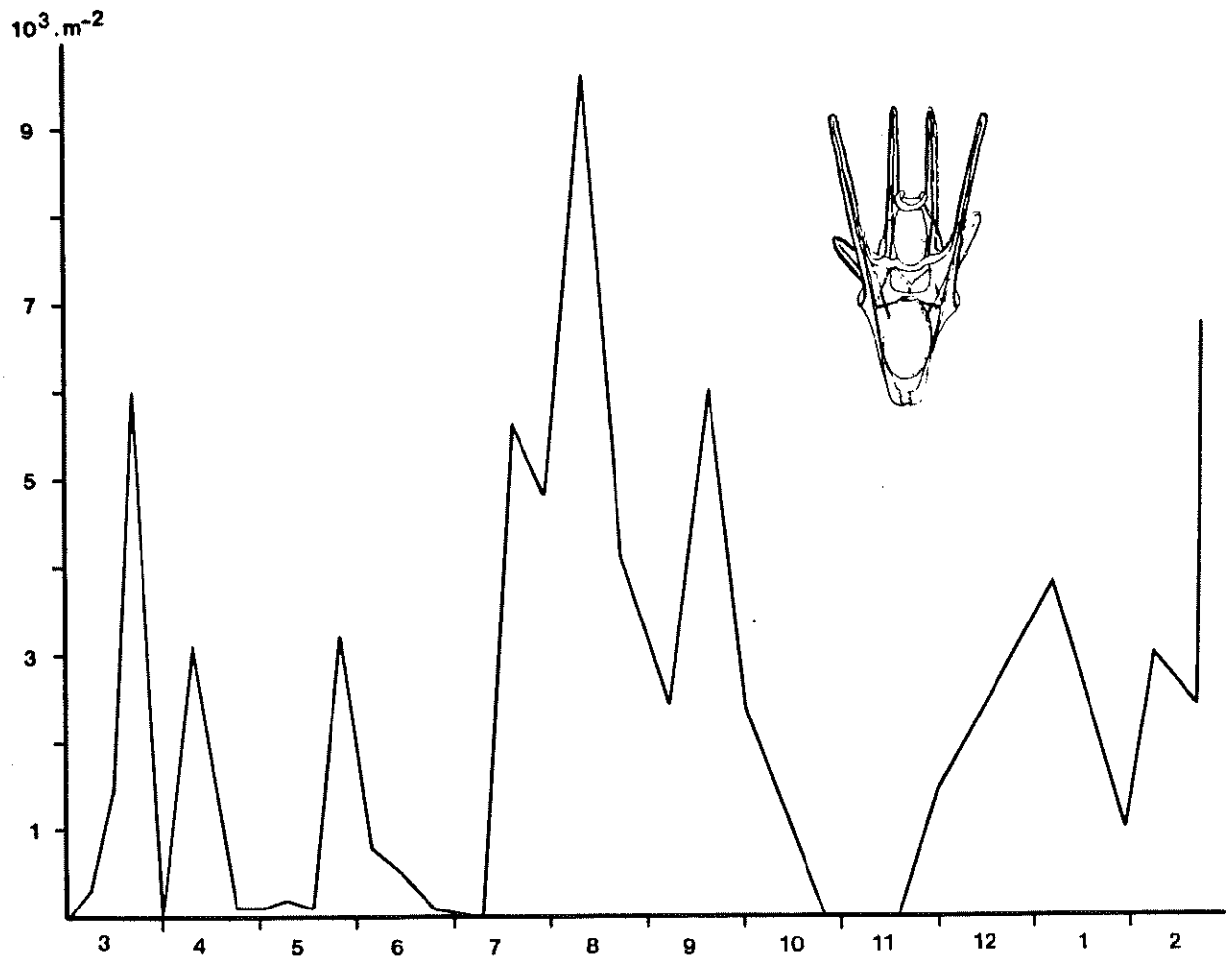


Fig.40 : Variations annuelles du nombre de larves méroplanktoniques (à l'exception de celles de Crustacés et de Mollusques) présentes dans le plancton.

Les larves trochophores et nectochaetes d'Annélides polychètes se rencontrent sporadiquement, et il n'est pas possible de définir un cycle d'abondance.

Les larves cyphonantes sont exceptionnelles, en dépit de l'abondance des Bryozoaires sur les substrats benthiques du golfe de Calvi.

L'ensemble de ces différentes larves (Echinodermes, Annélides, Bryozoaires, Phoronidiens) ne constitue qu'une fraction minime de la communauté zooplanctonique, 0.9% au maximum, en été.

4.3.5. Appendiculaires

Lors de l'étude du zooplancton de surface au cours du cycle annuel de 1978-1979, il avait été observé que les Appendiculaires n'apparaissent que sporadiquement dans les eaux calvaises ; des pics d'abondance séparés par des périodes de minima accusés avaient été notés. L'hypothèse d'une relation entre les apparitions de ces Tuniciers et la présence de vents du secteur nord avait été émise.

L'emploi du filet triple, et notamment du 50 μm , fait ressortir d'autres résultats. Les peuplements d'Appendiculaires, en effet, sont principalement constitués de stades jeunes (R. FENAUX, communication personnelle) qui échappent aux échantillonneurs à vide de maille trop importante. Des concentrations en Appendiculaires dix à cent fois supérieures à celles observées lors du premier cycle annuel ont été trouvées dans le filet de 50 μm . De plus, une pérennité du peuplement semble évidente (fig.41). Il est donc nécessaire de considérer ce groupe d'organismes comme un des constituants de base de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi, et non comme un élément exogène intermittent.

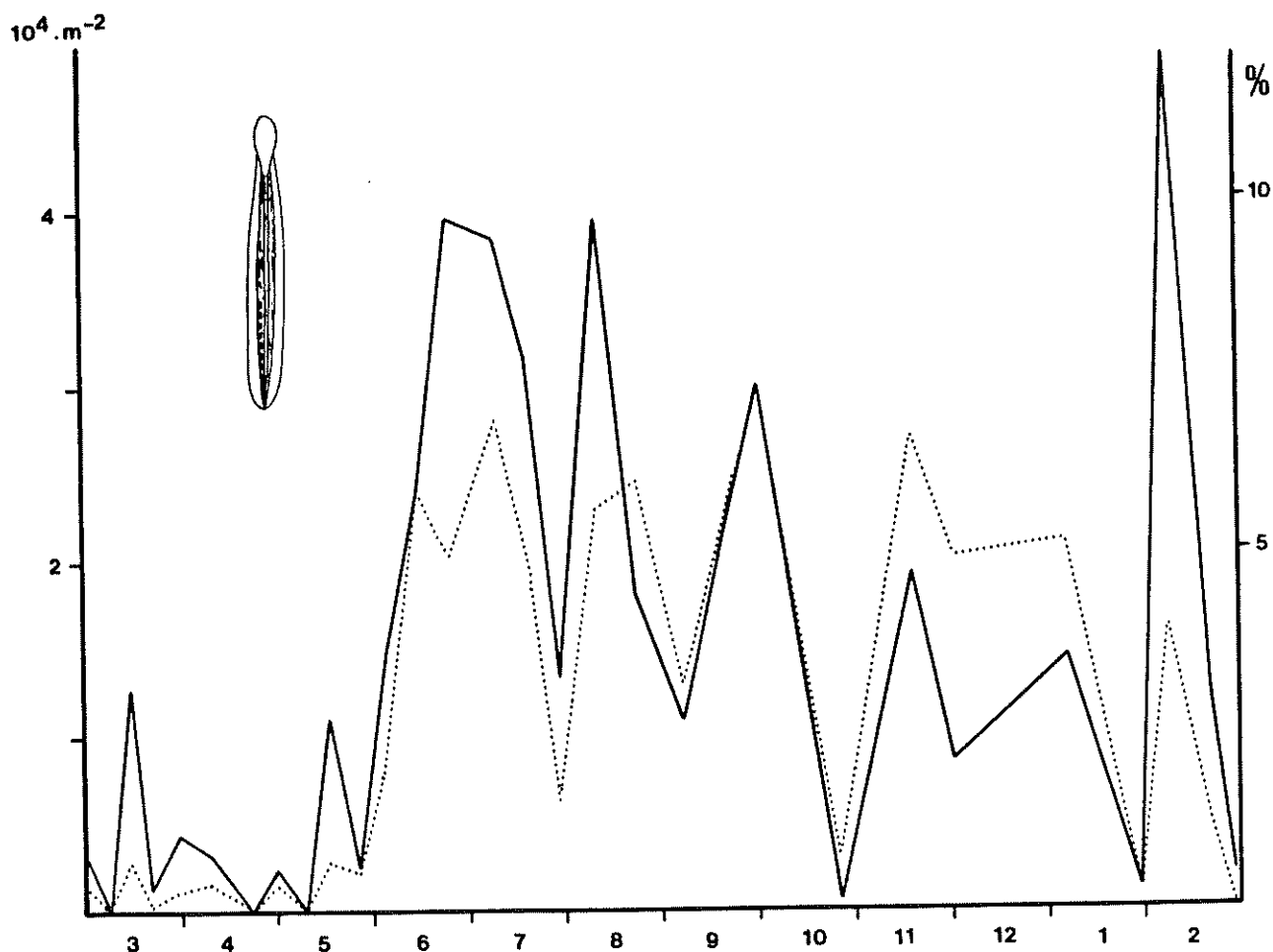


Fig.41 : Variations annuelles du nombre d'Appendiculaires (trait plein) et de leur proportion dans le zooplancton total (pointillés).

Les Appendiculaires sont peu nombreux pendant toute la durée de la poussée phytoplanktonique. Ils commencent à se développer à la fin du printemps et constituent durant tout l'été et l'automne une fraction significative (environ 5%) du total des organismes zooplanctoniques.

L'espèce la plus commune dans les eaux calvaises est *Oikopleura longicauda* qui prédomine pendant toute la saison chaude ; elle est accompagnée de *Fritillaria borealis*. A

partir de novembre, c'est principalement *Fritillaria formica* (et dans une moindre mesure, *F. pellucida*) qui est observée. En hiver, *Oikopleura albicans* est la plus abondante. Cette succession de formes correspond à celle proposée par FENAUX (1963) pour la rade de Villefranche-sur-Mer.

4.4. Les consommateurs secondaires et tertiaires

4.4.1. Copépodes

Parmi les espèces à caractère herbivore, nombreuses sont celles qui ne dédaignent pas la nourriture animale, voire qui s'adonnent au cannibalisme. Ainsi, l'examen des contenus stomacaux a montré qu'*Acartia* pouvait être prédateur de Chaetognathes (DAVIS, 1977) ou que *Pseudocalanus* (genre voisin de *Clausocalanus*) abandonnait parfois son régime herbivore (CORKET & MC LAREN, 1978) ; parallèlement, des expériences de nutrition de Copépodes (*Centropages*, *Acartia*, *Calanus*) ont été réalisées avec succès en laboratoire au moyen de nourritures animales (nauplii d'*Artemia* : GAUDY, 1974 ; nauplii d'*Elminius modestus* : CORNER *et al*, 1976).

Beaucoup d'espèces de Copépodes méso- et bathypélagiques présentent, à des degrés divers, un caractère carnivore. Leur rareté dans les échantillons semble indiquer que leur rôle prédateur dans la couche euphotique peut être considéré comme négligeable. L'influence qu'ils pourraient avoir, du fait de leur montée nocturne vers les eaux superficielles, n'a pas été estimée.

Les carnivores stricts sont peu fréquents dans les eaux superficielles. Les Copépodes de la famille des Pontellidae en font partie ; on les rencontre dans les premiers

centimètres sous la surface, l'hyponeuston (CHAMPALBERT, 1969). A Calvi, deux espèces sont communes : *Labidocera wollastoni* et *Pontella mediterranea*. Leur importance est cependant fort restreinte : seuls quelques individus/m², en moyenne, ont été recensés.

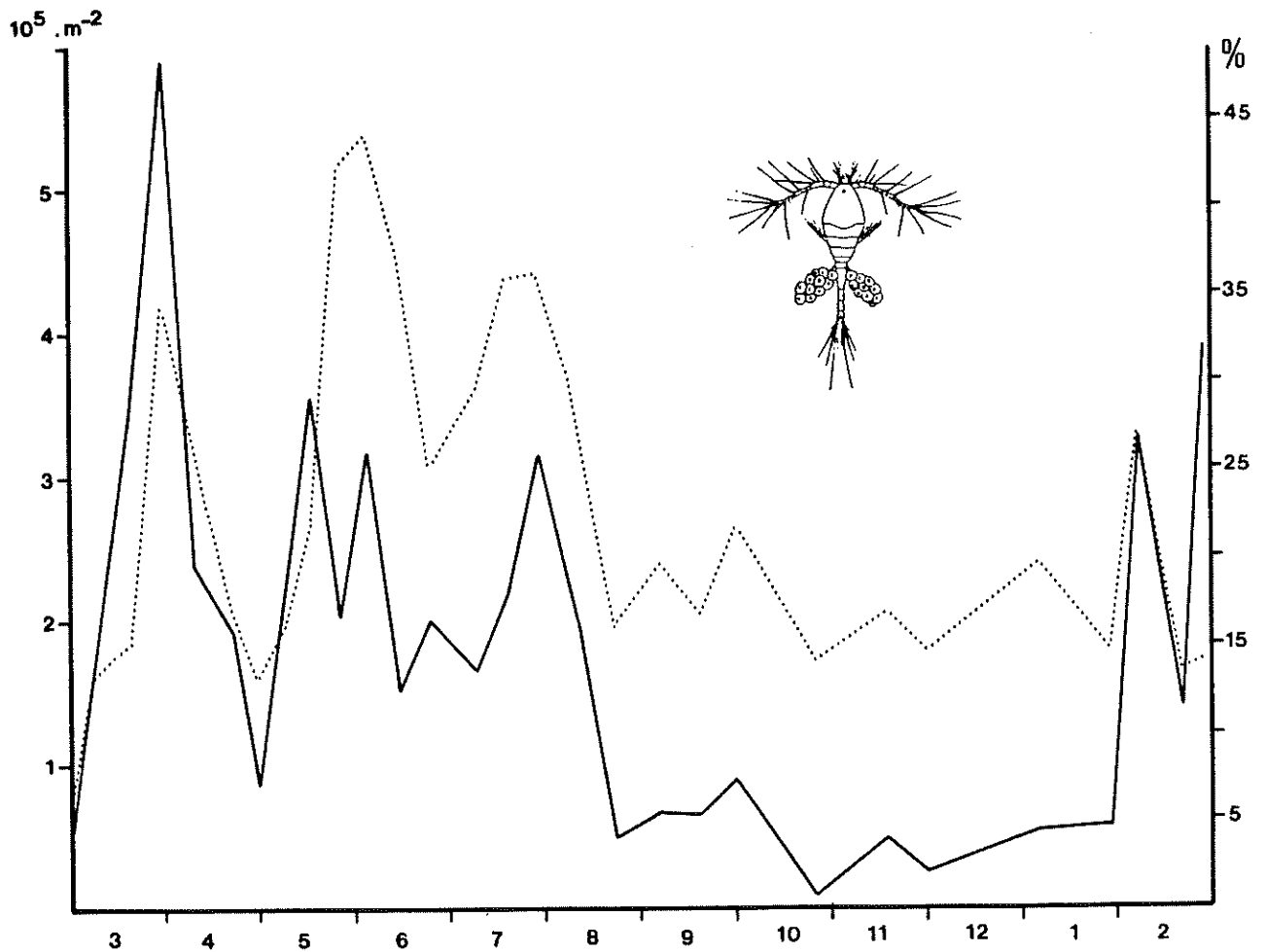


Fig.42 : *Oithona* spp. : variations annuelles du nombre d'individus (trait plein) et de leur pourcentage dans le zooplancton total (pointillés).

Les petits Copépodes de la famille des Oithonidae se nourrissent préférentiellement de microzooplancton et de nauplii. A Calvi, deux espèces, morphologiquement très voisines, sont très fréquentes : *Oithona nana* et *Oithona helgo-*

landica ; une troisième espèce, *O. plumifera*, se rencontre occasionnellement. Les Oithonidae ont un maximum d'abondance au printemps (fig.42) et restent numériquement importants jusqu'à la fin de l'été. Au début de la saison chaude, ils représentent jusqu'à 45% du total des organismes. De la fin de l'été au début de l'hiver, ils sont moins nombreux, bien que constituant encore environ 15% de la communauté zooplanctonique. *Oithona nana* prédomine quand la température de l'eau dépasse 16°C ; *O. helgolandica* est plutôt une espèce "froide".

4.4.2. Cladocères

Ces petits Crustacés constituent, suivant les années, une fraction plus ou moins importante du peuplement durant la saison chaude. Lors du cycle de 1978-1979, la population de Cladocères (essentiellement *Evadne spinifera*) était apparue au mois de mai ; sa croissance avait été rapide, parallèle à l'élévation de la température de l'eau, et, durant tout l'été, ces Cladocères avaient formé le groupe le plus important après les Copépodes, représentant entre 20 et 40% du total du zooplancton de surface. Cette population avait disparu à la fin de l'automne.

Il avait été relevé que seuls deux individus portaient des embryons sur plusieurs milliers d'*Evadne spinifera* femelles récoltés et observés. D'où l'hypothèse que la population de Cladocères avait une origine exogène et était amenée dans la baie de Calvi par les courants du large.

Au cours de l'année 1983, les Cladocères furent relativement beaucoup moins nombreux. La période de leur apparition est sensiblement la même (fig.43) et ils restent également présents pendant toute la saison chaude. Leur importance dans la communauté reste cependant très faible : 1.2 % au maximum, en septembre. *Evadne spinifera* constitue toujours l'espèce principale, avec quelques *E. tergestina* et

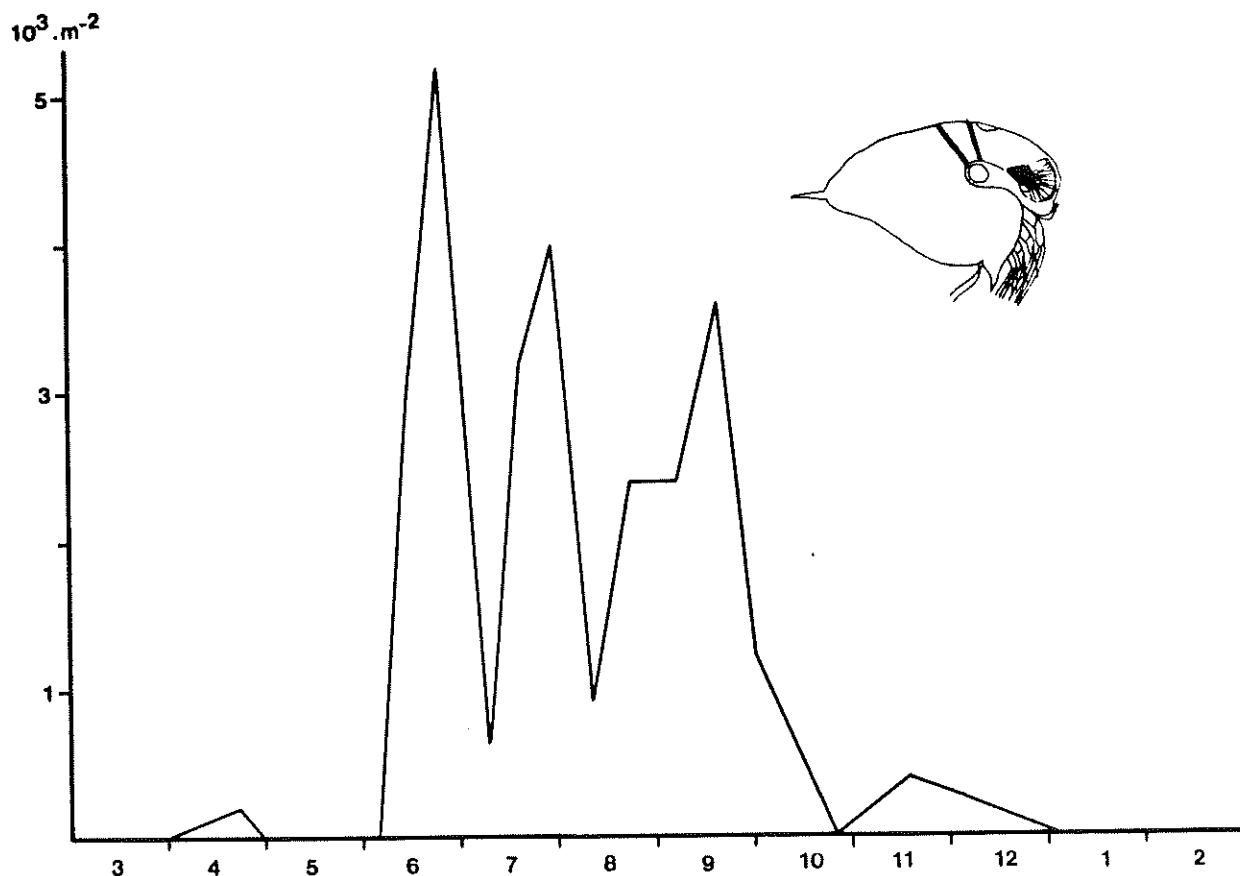


Fig.43 : Evolution annuelle de la population de Cladocères.

Podon intermedius surtout en automne ; cette dernière espèce fait également une timide apparition en avril.

Chez les *Evadne spinifera* récoltés en 1983, deux types sont rencontrés correspondant vraisemblablement à deux générations. Un premier lot est constitué de femelles de grande taille porteuses d'embryons (1 à 7 par femelle, 3 en moyenne), le second de femelles plus petites à cavité incubatrice vide. Il est donc logique de penser que ces populations ont commencé leur développement dans une autre région avant de se multiplier dans le sud de la mer Ligure. Ces observations corroborent l'hypothèse émise en 1979 de l'origine exogène des

Cladocères. Semblable remarque a été faite par THIRIOT (1973) pour la région de Banyuls.

On notera enfin l'absence totale de *Penilia avirostris*, espèce très commune en Méditerranée et qui forme la majorité des Cladocères dans de nombreux secteurs (Villefranche : RAVERA, 1967 ; Banyuls : THIRIOT, 1973 ; Alger : SEGUIN, 1973). L'absence de cette espèce, indicatrice de milieux néritiques, confirme le caractère océanique du zooplancton de Calvi.

4.4.3. Mollusques holoplanctoniques

La seule espèce réellement intéressante est *Cavolinia inflexa* qui, hormis quelques brèves apparitions en été, est principalement observé pendant l'automne et le début de l'hiver (fig.44) ; il constitue alors environ 1% des zooplanctonites. *Cavolinia inflexa* possède une large distribution verticale et est rencontrée jusqu'à 2000m ; c'est l'espèce la plus commune de tout le bassin ligurien (RAMPAL, 1967).

Tous les stades de développement ont été récoltés. De septembre à décembre, ce sont surtout des adultes qui sont observés. A partir de novembre, on commence à trouver les amas gélatineux contenant les embryons ; les premiers stades libres apparaissent en janvier-février. Il semble donc que, tout comme l'Euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica*, *Cavolinia inflexa* soit une espèce à tendance bathypélagique qui remonterait vers les eaux superficielles pour pondre.

D'autres espèces de Ptéropodes sont récoltés sporadiquement, parfois en grand nombre. C'est le cas notamment de *Creseis acicula*.

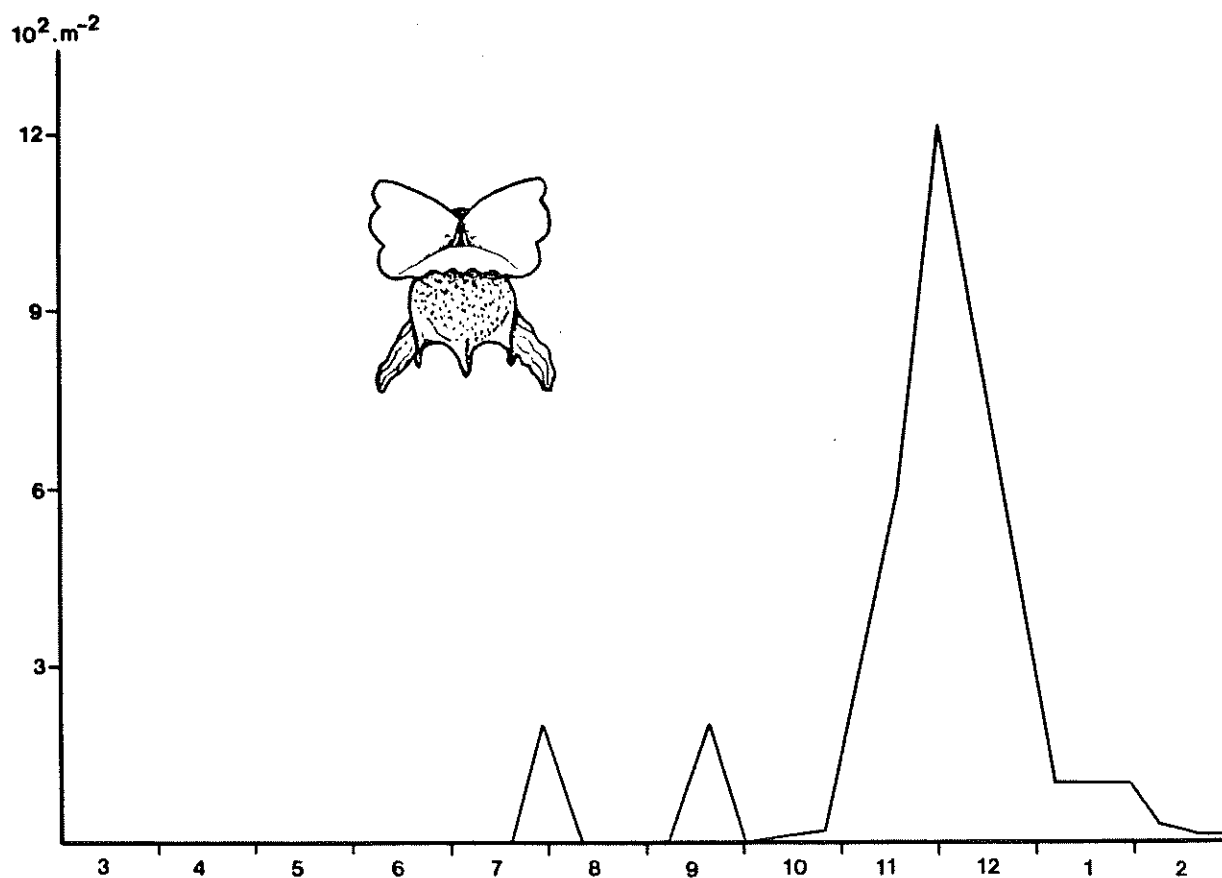


Fig.44 : Evolution annuelle de la population de Ptéropodes.

4.4.4. Chaetognathes

Ce groupe de prédateurs est extrêmement peu fréquent dans les eaux du golfe de Calvi. Seuls un ou deux individus sont occasionnellement rencontrés dans les échantillons.

Au large de Calvi, pourtant, la communauté de Chaetognathes n'est pas négligeable, comme l'ont montré les pêches profondes réalisées à diverses périodes de l'année. Sept espèces ont été recensées, dont *Pterosagitta draco* considérée par FURNESTIN (1968) comme indicatrice du courant atlantique en Méditerranée.

4.5. Le macrozooplancton gélatineux

Bien que constitué d'herbivores (Thaliacés) et de carnivores (Cnidaires et Cténaïres), le macrozooplancton gélatineux sera traité séparément. La première raison est que les populations d'organismes qui le constituent ont toujours une origine pélagique, étrangère au golfe de Calvi. La seconde est stratégique ; on a vu en effet (chapitre 3) que la distribution de ces planctontes est fortement sur-dispersée et que les échantillonneurs du type "filet" étaient inappropriés à la collecte de ces animaux.

Si le macrozooplancton gélatineux est rencontré, parfois en abondance, dans les échantillons "classiques", l'état physiologique des organismes est généralement pitoyable : Diphyidae disloqués, chaînes de Salpes rompues, ombrelles de méduses déchirées, ... Les observations faites *in situ*, que n'importe quel plongeur pourrait confirmer, montrent non seulement que les animaux sont en bien meilleur état, mais aussi qu'ils sont statistiquement plus nombreux que ce qui peut être déduit des récoltes et que leur échelle de "random distribution" est nettement plus grande que celle du mésoplancton. Ces considérations amènent à tenir les travaux sur le macrozooplancton (comme celui de RAZOULS, 1969) pour entachés d'un biais indéterminable.

Une autre méthode de dénombrement des organismes a été adoptée. A partir de balises disposées à intervalles réguliers dans l'herbier à posidonies (MICHEL, 1981), il est possible de mesurer le "volume de visibilité" d'un plongeur, c'est-à-dire le volume de la sphère dont le plongeur est le centre et la distance de visibilité moyenne le rayon. Ce volume de visibilité varie, suivant les conditions, d'une quarantaine à plus de 1500 m³ (soit l'équivalent de 60 pêches au filet)! Les organismes contenus dans ce volume peuvent

être, avec un peu d'habitude, identifiés et dénombrés sans problème en quelques minutes, et l'opération peut être répétée un certain nombre de fois en divers sites d'une aire géographique relativement large. Ce type de comptage a été réalisé aussi souvent que possible, en différents endroits du golfe, dès que des apparitions de macrozooplancton gélatineux étaient constatées aux abords de la Station STARESO.

Toutefois, pour certaines espèces tels les petits Siphonophores ou les Salpes du genre *Thalia*, des numérations *in situ* sont quasiment impossibles du fait de la taille et de la transparence des organismes. Ceux-ci sont heureusement suffisamment rigides et bien distribués dans les couches de surface pour que l'on puisse considérer comme significatives les récoltes effectuées au filet.

4.5.1. Siphonophores

Parmi les organismes gélatineux, les Siphonophores sont les plus petits et les plus abondants. Un faible nombre d'espèces constitue la quasi-totalité du peuplement : *Chelophyes appendiculata*, *Abylopsis tetragona* et *Lensia spp.* Ils apparaissent au début du printemps, mais leur population se développe surtout pendant la période estivale (fig.45). Ils sont absents des prélèvements d'octobre à avril.

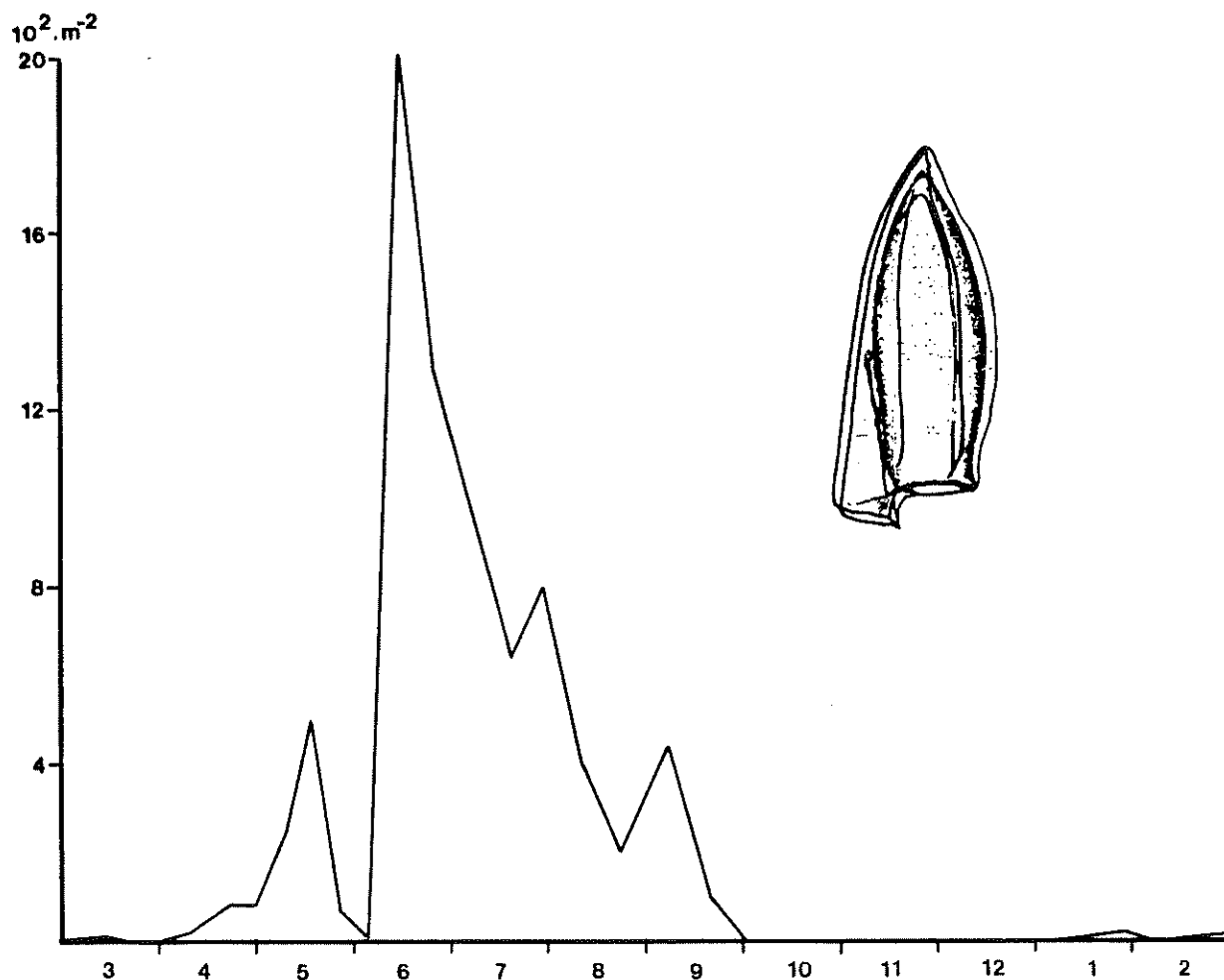


Fig.45 : Evolution annuelle du nombre de Siphonophores présents dans les échantillons au filet.

4.5.2. "Méduses"

Les Antho- et les Leptoméduses sont relativement rares dans les échantillons. On les observe à diverses périodes de l'année, mais en nombre trop faible pour être pris en considération. Seule la grosse espèce *Aequorea forskålea*, accompagnée de la Trachyméduse *Geryonia proboscidalis*, a fait une apparition remarquable durant deux jours (16-17 mai 1979).

Les Scyphoméduses, par contre, représentent un groupe non négligeable. Cela s'est particulièrement vérifié au cours du cycle 1983-1984, pendant laquelle la seule espèce *Pelagia noctiluca* a constitué d'une façon quasi permanente une fraction très importante de la biomasse du zooplancton.

Ce phénomène d'invasion des *Pelagia* ne s'est d'ailleurs pas limité aux seules côtes nord-occidentales de la Corse, mais s'est étendu à l'ensemble du bassin méditerranéen jusqu'à la Grèce, avec par endroits une telle ampleur que des mesures de protection des côtes ont dû être prises. L'UNESCO a organisé d'urgence un congrès regroupant une soixantaine de spécialistes pour essayer de comprendre la situation (International Workshop on Jelly-fish Blooms, Athènes, nov. 1983) ; parallèlement, au cours de sa dernière assemblée plénière (Lucerne, oct.1984), le Comité International pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée a créé une commission extraordinaire pour l'étude des *Pelagia*. Lors de ces deux congrès, diverses hypothèses ont été émises pour tenter d'expliquer ces invasions de méduses : pollution, température, diminution du nombre des prédateurs naturels (tortues), eutrophication, ..., mais aucune ne s'est avérée satisfaisante ; certaines relations, parfois farfelues (taches solaires) ont été proposées ; des enquêtes bibliographiques remontant jusqu'au siècle dernier sont en cours. Bref, *Pelagia noctiluca* est devenue maintenant le "cancer" de la Méditerranée.

A Calvi, *Pelagia noctiluca* fait des apparitions importantes pendant toute la période printanière (fig.46) ; à cette saison, elle est presque omniprésente et est accompagnée de nombreuses autres espèces de macrozooplancton. Durant tout l'été, elle est absente des prélèvements et n'est jamais observée en plongée. Elle réapparaît d'une manière explosive en octobre et sa présence est constatée, dans une moindre mesure, pendant toute la saison froide*.

* En 1984, *Pelagia* a été présente toute l'année, y compris durant l'été.

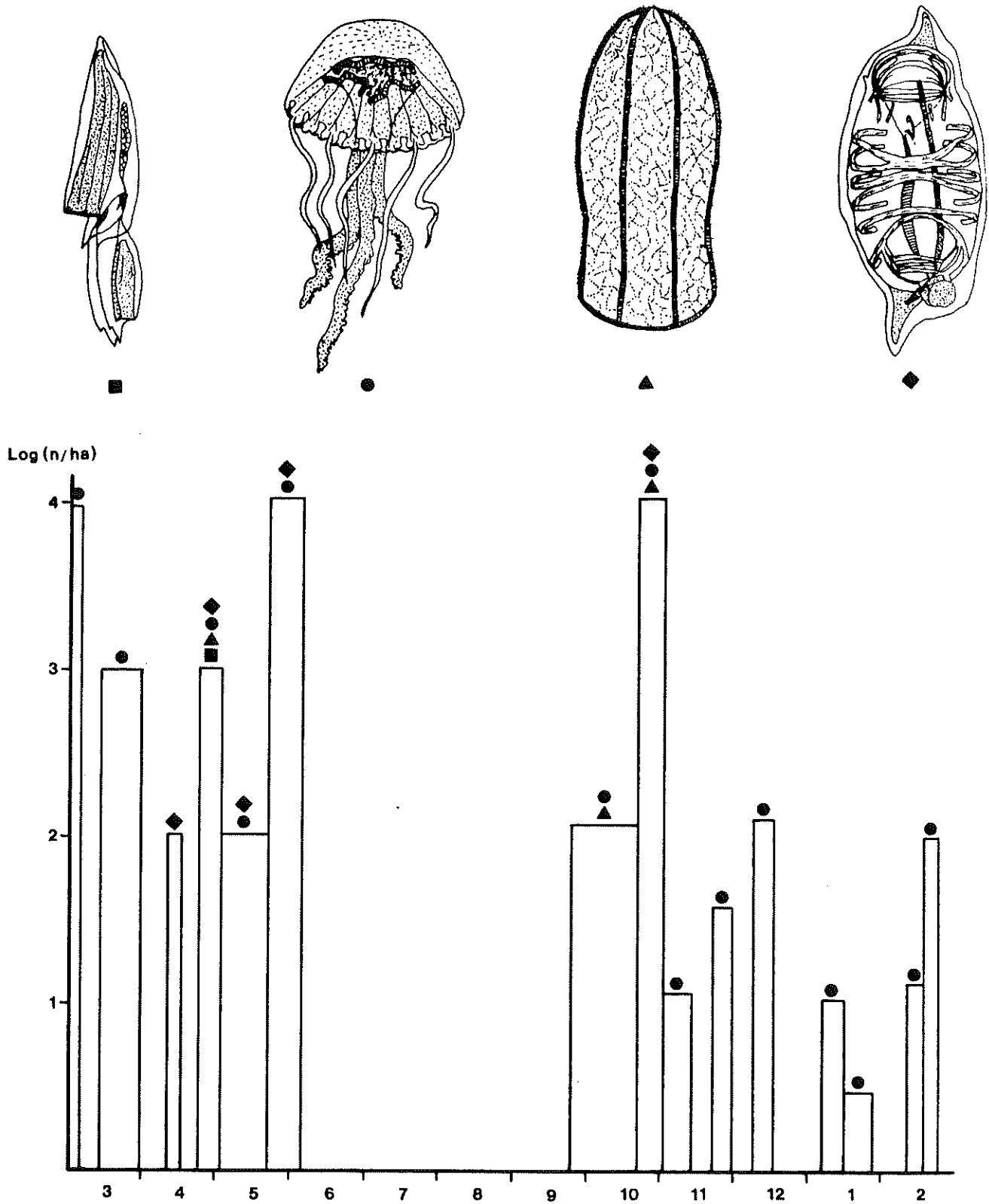


Fig.46 : Dates d'apparition et ampleur des différentes poussées de macrozooplancton gélatineux dans les eaux de surface du golfe de Calvi.

L'origine de ces populations est de toute évidence extérieure aux eaux calvaises. Les *Pelagia* ont en effet une durée de vie très courte dans le golfe et sont rapidement retrouvées sur le fond. On peut donc conclure à un apport exogène plus ou moins régulier de populations océaniques. L'influence de ces Scyphoméduses sur le comportement de l'écosystème planctonique sera analysé au chapitre 6.

4.5.3. Cténophores

Comme les Scyphoméduses, les Cténophores font des apparitions explosives et de courte durée. Celles-ci sont localisées à la fin du printemps et de l'été (fig.46). Les espèces les mieux représentées sont *Cestus veneris*, *Eucharis multicornis*, *Beroe ovata* et *B. forskåli*. Ces Cténophores forment probablement, durant ces périodes, le groupe numériquement le plus important ; une estimation réaliste est cependant difficile à faire vu le piètre état morphologique de ces organismes fragilissimes.

4.5.4. Thaliacés

De tous les organismes macrozooplanctoniques gélatineux, les Thaliacés sont les seuls herbivores. L'importance écologique de ce groupe apparaît de plus en plus grande à la lumière des recherches qui lui sont consacrées (GODEAUX, 1977 ; HARBISON & GILMER, 1976).

A Calvi, ces Tuniciers sont principalement observés à la fin de la période printanière (fig.47) et leurs apparitions sont également du type explosif. Deux espèces sont dominantes, *Thalia democratica* et *Salpa fusiformis*. Deux autres espèces, mal échantillonnées dans les filets mais aisément observées en plongée, sont également fréquentes : *Salpa maxima* et *Ihlea punctata* ; ces deux grandes formes ont une distribution temporelle plus étendue allant d'avril à octobre.

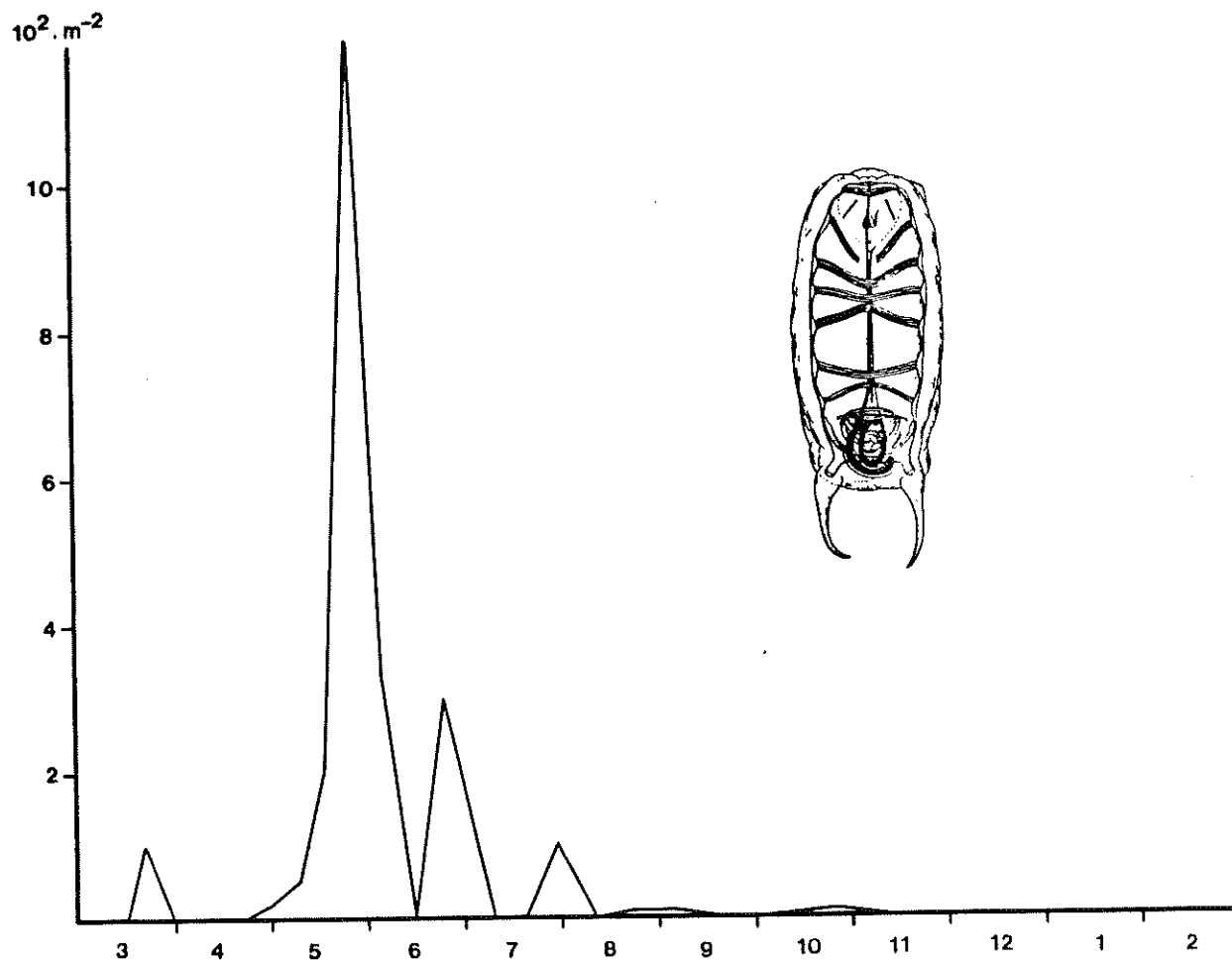


Fig.47 : Evolution annuelle du nombre de Thaliacés présents dans les échantillons au filet.

Les Doliolides sont extrêmement rares. *Pyrosoma atlanticum* n'a jamais été rencontré dans les couches de surface, sauf sous forme de colonies tétrazoïdes.

4.6. Le zooplancton de l'herbier de posidonies

En raison de la surface importante occupée par l'herbier de posidonies dans le golfe de Calvi (fig.3), il était intéressant de vérifier si, au point de vue qualitatif, une communauté planctonique spécifique y était inféodée et dans quelle mesure, au niveau quantitatif, elle pouvait jouer un rôle dans la dynamique de l'écosystème.

Les prélèvements réalisés au moyen du filet de fond fixe ont permis de constater que la majeure partie (70-80%) des organismes planctoniques vivant parmi les frondes de *Posidonia oceanica* étaient identiques à ceux présents dans la colonne d'eau. Le restant est constitué d'espèces absentes ou peu fréquentes dans les échantillons réalisés au filet triple. Par exemple, le Chaetognathe benthique *Spadella cephaloptera*, le Copépode *Parapontella brevicornis* et l'Anthoméduse rampante *Cladonema radiatum* ont été fréquemment récoltés ; diverses espèces "bentho-nectoniques" (Copépodes cyclopoïdes, Cumacés, Amphipodes gammariens, Mysidacés) ont également été observées. Ces dernières se retrouvent régulièrement dans les pêches superficielles nocturnes.

Les prélèvements réalisés en plongée au moyen d'un filet fauchoir ont révélé que les concentrations en organismes par unité de volume n'étaient guère plus élevées au niveau de l'herbier que dans la colonne d'eau. De plus, il est probable que les espèces qui sont inféodées aux posidonies ne participent guère à la dynamique du plancton de pleine eau, sauf certaines qui se dispersent de nuit dans la colonne d'eau.

4.7. Synthèse et comparaison avec les secteurs géographiques voisins

Si l'on considère l'évolution temporelle de l'ensemble de la communauté planctonique, l'histoire annuelle de celle-ci peut se schématiser comme suit :

- A la fin de l'hiver (début du mois de mars), alors que la température est toujours à son minimum ($\sim 13^{\circ}\text{C}$), la quantité de radiation lumineuse globale s'accroît sensiblement ; les concentrations en nutriments, phosphates et nitrates, augmentent rapidement et deviennent trois à quatre fois plus importantes qu'au début de l'hiver. La réponse du phytoplancton est immédiate : on observe, en l'espace de dix jours, un pic de Diatomées (*Chaetoceros spp.*) et, dans une moindre mesure, de Dinoflagellés. Certains herbivores emboîtent le pas et leur population se développe activement ; ce sont principalement les espèces du microzooplancton (Radiolaires et Tintinnides) et les Copépodes des genres *Calanus* et *Clausocalanus*. C'est également à cette saison que les femelles de *Meganetyphanes norvegica* remontent pondre dans les eaux superficielles. Les petits consommateurs secondaires à croissance rapide (Copépode *Oithona*) suivent de peu les herbivores.

- Au mois d'avril, avec l'épuisement des ressources minérales, une régression marquée des populations phytoplanctoniques s'observe rapidement suivie d'une chute du microzooplancton. Les Copépodes poursuivent leur développement ; à côté de *Clausocalanus* qui reste prédominant, apparaissent *Centropages* et *Acartia*. Diverses formes méroplanctoniques surgissent, principalement des larves de Mollusques et de Crustacés décapodes. L'échelon secondaire n'est toujours représenté que par les *Oithona* dont la population se développe.

- La seconde moitié du printemps voit démarrer une seconde poussée du phytoplancton, d'importance nettement moindre. Cette poussée est le fait des Dinoflagellés et se passe à une profondeur moyenne plus grande que celle de mars. Les populations de Copépodes (après un maximum en mai pour *Centropages* et *Acartia*) commencent à décroître. Le méroplancton par contre reste à des niveaux proportionnellement élevés. D'autres herbivores surgissent (Appendiculaires) et c'est en cette période que les explosions démographiques de Thaliacés sont observées. Les carnivores sont toujours représentés par *Oithona* (qui forme alors la fraction la plus importante du nombre total des organismes zooplanctoniques), mais d'autres espèces apparaissent, notamment les Siphonophores et les Cladocères.
- Pendant l'été, le peuplement de Dinoflagellés reste relativement important et est accompagné d'une recrudescence des Tintinnidés. Les herbivores se diversifient ; différentes espèces de Copépodes (*Oncaeidæ* et *Corycaeidæ*) supplantent les trois espèces printanières ; les Appendiculaires et les différents groupes de formes méroplanctoniques atteignent leur maximum. Les prédateurs sont sensiblement les mêmes qu'à la fin du printemps.
- Cette situation reste pratiquement identique jusqu'au début de l'automne (octobre). Par la suite, le phytoplancton s'appauvrit fortement, imité par tous les groupes d'herbivores. Le méroplancton disparaît presque totalement, de même que les populations de Cladocères et celles d'*Oithona*. Les seules apparitions automnales sont celles des Ptéropodes et du Copépode *Temora*.
- Pendant l'hiver, tous les groupes sont à leur minimum. Seuls *Clausocalanus* et *Oithona* recommencent à se développer. Février voit le début de la nouvelle poussée phytoplanctonique et l'ensemble du cycle redémarre.

L'évolution annuelle de la communauté décrite plus haut correspond très bien à celle observée lors des années 1978 et 1979 ; pareillement, l'analyse des différents prélèvements réalisés à diverses occasions depuis 1975 montre un parallélisme satisfaisant entre les différentes années. Seul un léger décalage dans le temps (trois semaines au maximum) est parfois constaté d'une année à l'autre, de même qu'une variation dans les proportions relatives de certains groupes, notamment de carnivores.

D'une manière générale, la communauté planctonique de Calvi présente un caractère océanique certain qui se traduit par divers aspects. Le nombre d'espèces de Copépodes est faible ; les espèces les mieux représentées au centre du bassin méditerranéen (*Clausocalanus* spp., *Centropages typicus*, *Oithona nana*) forment en moyenne 80% du zooplancton total ; les espèces à caractère néritique plus ou moins marqué (*Temora stylifera*, *Acartia clausi*) sont peu abondantes. Le méroplancton est numériquement pauvre et ne comprend qu'un nombre réduit de formes. Certaines espèces typiquement néritiques comme le Chaetognathe *Sagitta setosa* ou le Cladocère *Penilia avirostris* sont totalement absentes. Cet aspect particulier du golfe de Calvi paraît lié au manque d'influences terrigènes, à l'étroitesse du plateau continental dans ce secteur et à l'ampleur de l'ouverture du golfe vers le large.

Dans une étude réalisée au moyen d'un filet de fond à la flexure du plateau continental, au large de Calvi, FALCONETTI *et al* (1979) ont observé un peuplement complexe formé d'organismes ayant des origines multiples, méroplanctoniques, néritiques et océaniques, ces derniers restant les plus nombreux. Ils ont également relevé la présence de huit espèces de Copépodes considérés comme atlantiques.

Le peuplement observé à Calvi semble être caractéristique de l'ensemble de la mer Ligure (FURNESTIN, 1968, 1979).

Les mêmes espèces, de Copépodes notamment, prédominent dans tout le bassin compris entre le golfe de Gènes et la Corse. Un cycle similaire au nôtre, bien que moins détaillé à propos des non-Copépodes, a été décrit par NASSOGNE (1972), à La Spezia. Dans la même région, l'évolution des populations phytoplanctoniques est également semblable à celle observée sur les côtes de la Corse (voir les divers travaux de RAMPI, *in* TREGOUBOFF & ROSE, 1957). A Villefranche-sur-Mer, l'évolution annuelle de quasiment tous les groupes planctoniques a également été étudiée par différents spécialistes (DALLOT, FENAUX, NIVAL, RASSOULZADEGAN, RAVERA, ROSE, SEGUIN, TREGOUBOFF, ...). Il en ressort que ce peuplement n'est pas foncièrement différent de celui de Calvi ; la communauté méroplanktonique y est toutefois plus abondante et les espèces à caractère néritique mieux représentées.

Dans les autres secteurs de la Méditerranée occidentale, des peuplements différents sont observés, chacun plus ou moins caractéristique des conditions hydrologiques locales. Une excellente revue de cette question pourra être trouvée dans l'article du Prof. M.L. FURNESTIN (1979) et de nombreux travaux consacrés à la répartition géographique du plancton méditerranéen ont été publiés dans les différents rapports de la C.I.E.S.M.

4.8. Modèle qualitatif de la structure du réseau trophique

En conclusion de l'étude menée en 1978-1979, un modèle qualitatif du réseau trophique avait été proposé (DAUBY, 1982). Dans ce modèle, la communauté est divisée en deux compartiments en fonction de l'origine des organismes (fig.48).

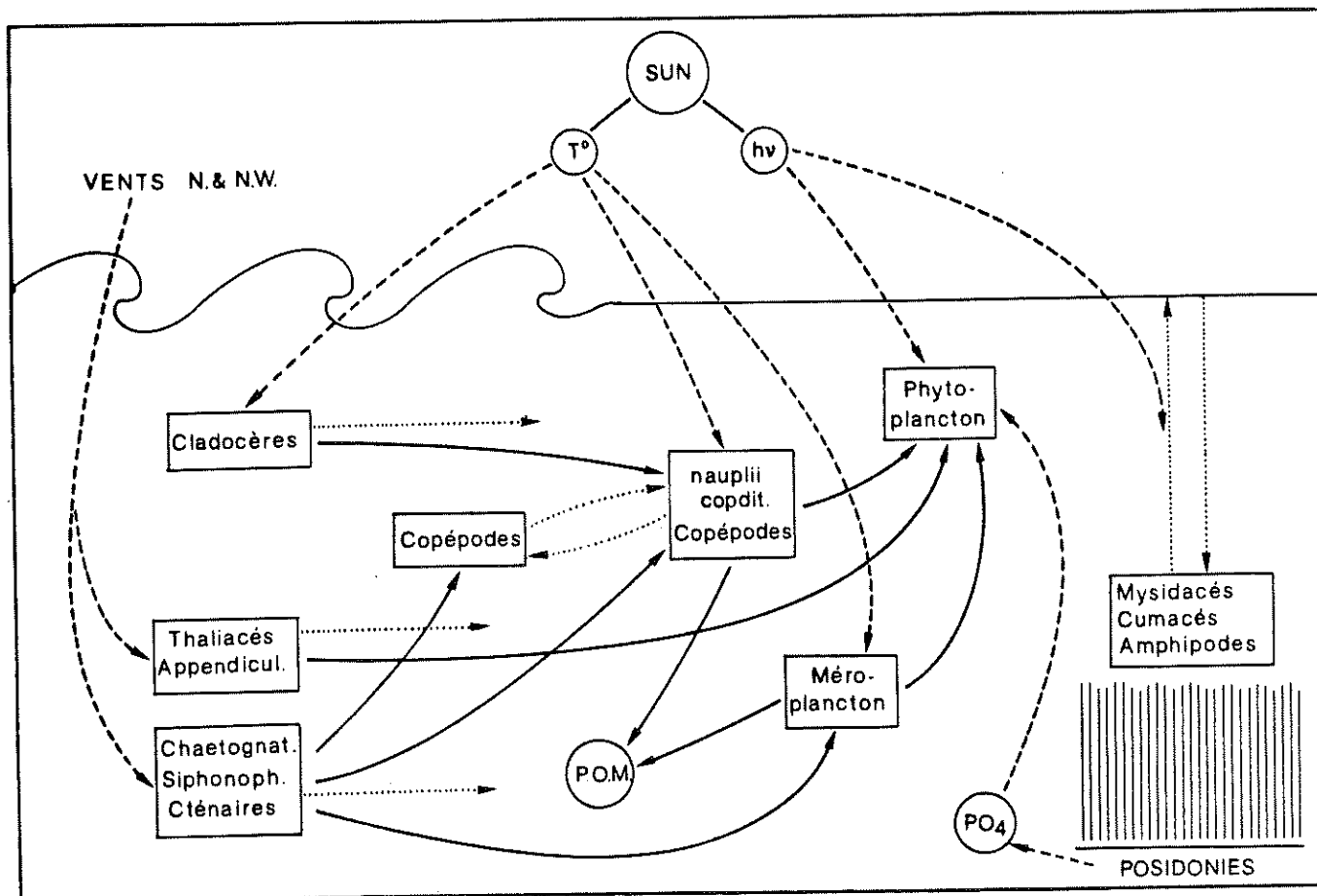


Fig.48 : Schéma de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi. Flèches en traits pleins : relations de prédation ; flèches en traits discontinus : influences des facteurs abiotiques ; flèches en traits pointillés : déplacements des organismes.

- Le premier, qualifié d'"indigène" (partie droite de la figure), comprend l'ensemble des organismes qui passent l'entièreté de leur cycle biologique au sein des eaux calvaises. Ce compartiment peut se subdiviser en deux entités :

. la première, holoplanctonique, est exclusivement représentée par les Copépodes ; cette entité est tributaire du phytoplancton, lui-même dépendant de la lumière et des sels nutritifs ;

- . la seconde, représentée par le méroplancton, est plus diversifiée mais numériquement peu importante. A croissance plus lente et à régime à la fois herbivore et carnivore, elle atteint son maximum durant la période estivale.
- Le deuxième compartiment, à tendance plutôt "exogène" (partie gauche de la figure 48), n'apparaît dans le golfe qu'à certaines conditions (température, vents). Ce compartiment peut également être scindé en deux parties :
 - . la première regroupe les organismes dont les apparitions dans le golfe de Calvi sont sporadiques et fortement tributaires des vents du secteur nord. Ce sont principalement les formes du macrozooplancton gélatineux et les Appendiculaires ;
 - . la deuxième comprend les planctontes dont l'apparition est plutôt tributaire de la température, les Cladocères.

Ce modèle présente toutefois certaines lacunes et doit être reconsidéré à la lumière des observations du cycle de 1983-1984.

- La dualité d'origine des communautés reste constatée. Dans le compartiment indigène viennent s'insérer les peuplements d'organismes du microzooplancton, ainsi que les Appendiculaires ; ces derniers sont en effet présents toute l'année et font, comme il a été montré, partie du peuplement de base du golfe de Calvi. Ces deux groupes d'organismes sont tributaires du phytoplancton.
- Au compartiment exogène, il faut ajouter deux groupes de planctontes bathypélagiques, les Euphausiacés et les Ptéropodes, qui remontent pour pondre dans les eaux de surface. Les premiers, herbivores, apparaissent pendant

la poussée phytoplanctonique ; les seconds, carnivores, surgissent à la fin de l'automne.

- Les Scyphoméduses, dont la fréquence d'apparition et l'importance numérique relative ont été grandes, doivent également prendre place dans le système, dans le compartiment extérieur.
- L'entité "Copépodes" doit être scindée en deux parties en fonction du régime alimentaire des espèces. Ainsi, on peut regrouper les genres *Clausocalanus*, *Centropages*, *Acartia*, *Calanus* et quelques autres de moindre importance en un ensemble omnivore à tendance herbivore ; les *Oithona*, par contre, doivent être isolés au vu de leur tendance carnivore.

Le schéma des différentes relations trophiques au sein de l'écosystème planctonique devient, en fonction de ces remarques, un rien plus complexe. Un modèle des principales relations existant entre les divers constituants du plancton du golfe de Calvi sera trouvé à la figure 49 ; ce modèle est à la fois la conclusion de chapitre et la base des discussions du chapitre 8.

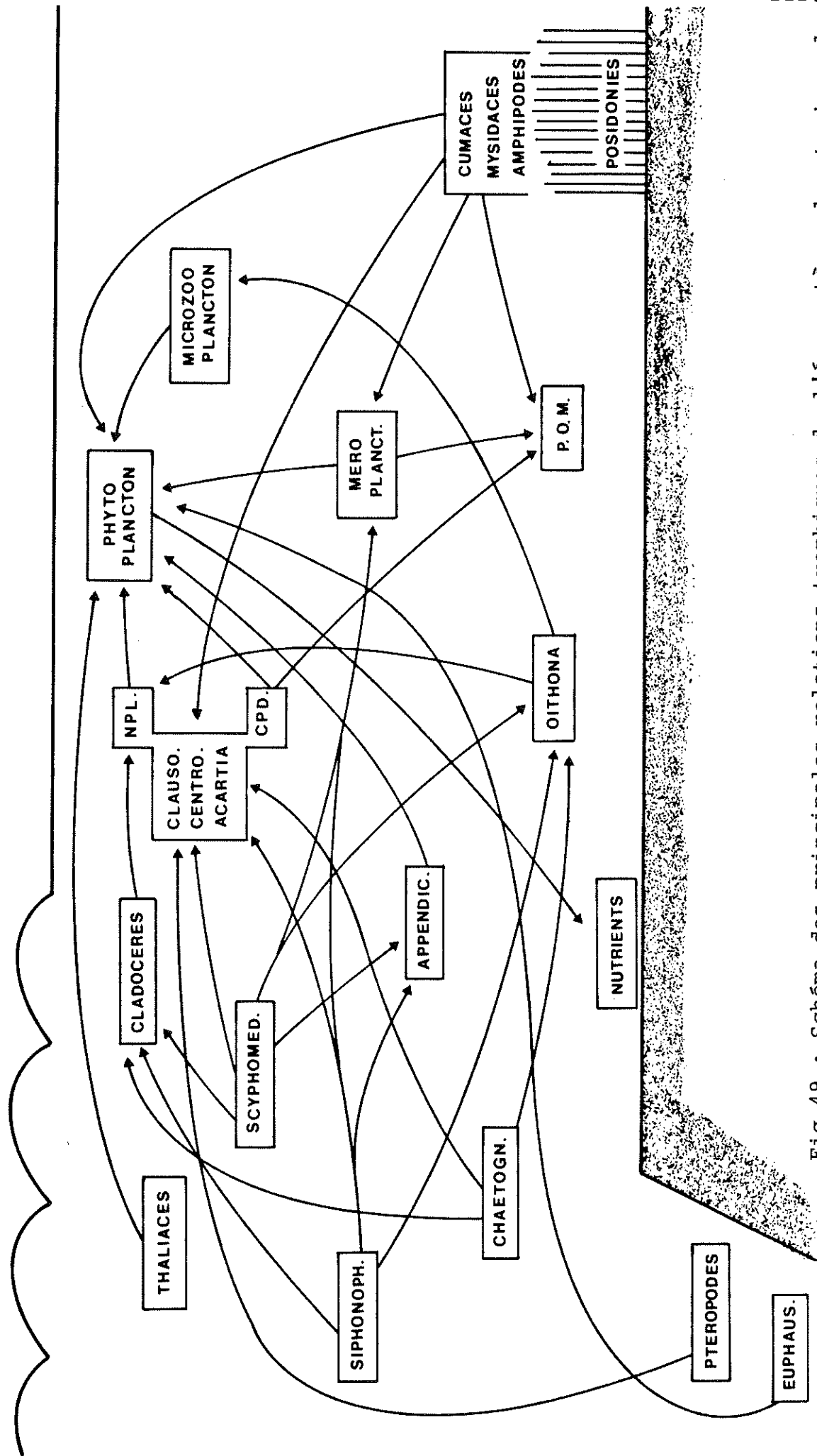


Fig.49 : Schéma des principales relations trophiques de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi.

5. METHODES DE CALCUL OU D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION DES DIFFERENTES COMPOSANTES DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE DU GOLFE

5.1. Le calcul de la production primaire

Différentes méthodes ont été proposées pour la mesure de la production phytoplanctonique. On peut classer ces divers procédés en trois groupes (BOUGIS, 1974) :

- incubation d'échantillons d'eau de mer, avec leur peuplement phytoplanctonique naturel, dans des récipients transparents (méthodes de l'oxygène, du carbone 14, du Coulter Counter) ;
- mesure, sur de grandes échelles de temps et dans des masses d'eau de grande dimension, des variations de concentrations des composés chimiques impliqués dans la photosynthèse (méthodes des phosphates, du gaz carbonique) ;
- calcul sur base des relations liant la photosynthèse à l'énergie lumineuse (méthode de la chlorophylle, modèles mathématiques).

Deux méthodes ont été employées dans les eaux calvaises, une du premier groupe et une du troisième groupe.

5.1.1. Méthode au carbone 14

Mise au point par STEEMANN-NIELSEN (1952), cette méthode est basée sur l'assimilation de $^{14}\text{CO}_2$ lors des processus photosynthétiques, en supposant, bien sûr, que le phytoplancton incorpore indifféremment ^{12}C et ^{14}C .

Cette technique a été utilisée à quelques reprises

pendant l'année en cause lors des études pluridisciplinaires menées par les laboratoires de Biologie Marine et d'Océanologie de l'Université de Liège, sur la dynamique des fronts océaniques. Les expérimentations ont été menées par Martine MORTIER-LICOT qui nous a communiqué aimablement ses résultats.

Après mesure de la décroissance de l'intensité lumineuse en fonction de la profondeur (avec le même quantamètre que celui décrit à la section 2.3.1.), des échantillons d'eau sont prélevés, au moyen de bouteilles Nansen, aux profondeurs correspondant à 100, 80, 60, 30 et 10% de l'énergie lumineuse traversant la surface. Les échantillons d'eau sont alors répartis dans trois bouteilles (type BOD, 270 ml) et additionnés d'un volume déterminé de bicarbonate radioactif ; deux des bouteilles sont transparentes et la troisième noircie de façon à pouvoir estimer le relargage de ^{14}C lors de la respiration ou son incorporation éventuelle par des processus autres que la photosynthèse. Les groupes de 3 bouteilles sont ensuite immergés, pour une période de quatre heures, aux profondeurs d'origine des différents prélèvements d'eau. Les expérimentations sont toujours effectuées aux alentours du midi solaire. Au terme des quatre heures, les bouteilles sont remontées, et leur contenu filtré avant stockage. Le dosage du ^{14}C incorporé par les cellules du phytoplancton est réalisé au scintillateur.

5.1.2. Méthode de la chlorophylle

La méthode au carbone 14 demeure, grâce aux nombreux travaux qui lui ont été consacrés, une des plus performantes et des plus sûres (environ 5% d'erreur dans les meilleures conditions) ; cependant, elle nécessite de longues (et coûteuses) manipulations qui la rendent difficilement applicable lors de campagnes océanographiques d'amplitude relativement grande.

Une autre technique, ne nécessitant pas d'incubation, a été utilisée. Il a été observé qu'il existait, pour un éclairement à saturation, un rapport entre les quantités de chlorophylle a (mg) et les productions photosynthétiques (mg C/h) qui y sont liées ; ce rapport production/chlorophylle, également appelé quotient d'assimilation (Q_{\max}), varie de 1 à 10 (STRICKLAND, 1960) ; une valeur comprise entre 3 et 4 peut être prise en première approximation (BOUGIS, 1974)*. On a donc :

$$P = Q_{\max} \text{ Chl a} \quad (5.1.)$$

Pour des valeurs d'éclairement E inférieures à l'éclairement à saturation E_s , la formule devient :

$$P = \frac{E}{E_s} Q_{\max} \text{ Chl a} \quad (5.2.)$$

ce qui permet de calculer la production à chacun des niveaux en fonction de l'heure de la journée.

Se fondant sur des mesures de photosynthèse relative (P/P_{\max}) réalisées à différents niveaux d'éclairement et pendant divers cycles journaliers à Newport (Rhode Island, U.S.A., même latitude que Calvi), RYTHER & YENTSCH (1957) ont calculé la photosynthèse relative, Z_d pour des journées entières et pour les niveaux d'éclaircements successifs (fig.50). Ainsi, pour un niveau (profondeur) défini d, la production photosynthétique journalière devient :

$$P_d = Z_d Q_{\max} \text{ Chl a} \quad (5.3.)$$

En intégrant les différentes courbes de la figure 50, et en supposant le phytoplancton réparti de façon uniforme

* 3.7 grammes de carbone sont assimilés, en moyenne, par gramme de chlorophylle pendant une heure, à saturation lumineuse.

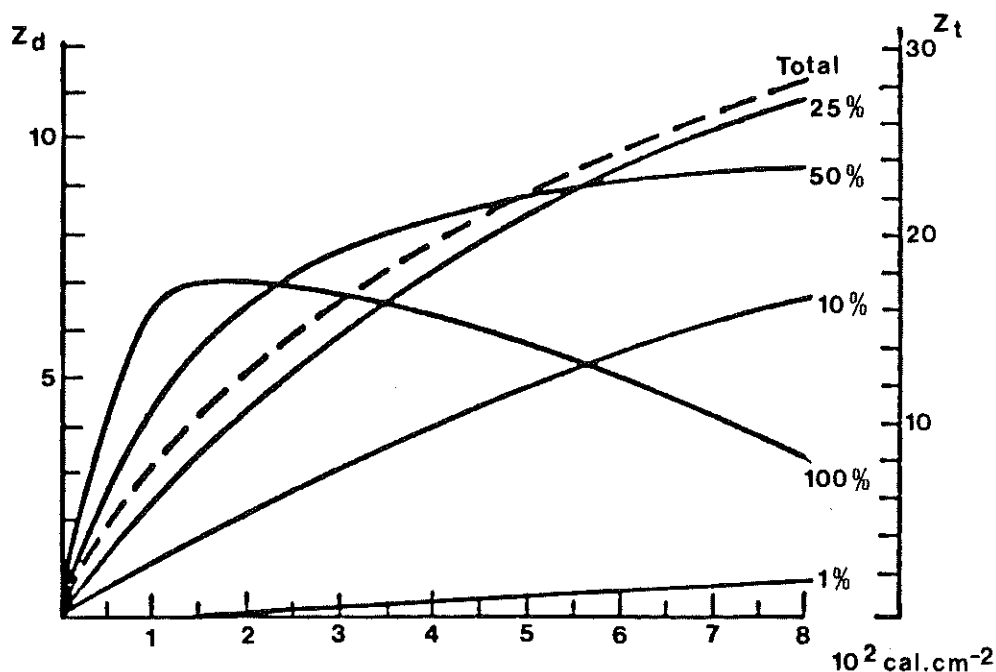


Fig.50 : Relation entre l'éclairement total journalier (300-5000 nm) reçu en surface (100%) et, d'une part (courbes continues), la photosynthèse relative journalière (Z_d) aux différents niveaux d'éclairement, et, d'autre part (courbe en tirets), la photosynthèse relative journalière totale (Z_t) pour l'ensemble des niveaux. D'après RYTHER & YENTSCH (1957).

dans toute la zone euphotique, on obtient la courbe de photosynthèse relative totale, pour l'ensemble des niveaux d'éclairement, Z_t . La production de l'ensemble de la couche euphotique est alors :

$$P_t = \frac{Z_t \quad Q_{\max} \quad \text{Chl a}}{K} \quad (5.4.)$$

où P_t est la production totale ($\text{mg C/m}^2 \cdot \text{jour}$), Chl a la teneur moyenne en chlorophylle a (mg/m^3), et K le coefficient d'extinction de l'eau de mer.

A partir des mesures d'éclairement journalier

réalisées durant l'année (chapitre 2, fig.6), il est possible de calculer Z_t . Cependant, l'unité de mesure employée en abscisse de la figure 50 concerne l'ensemble des radiations solaires (300 à 5000 nm) exprimées en cal/cm^2 - ou en langley (ly) - ; nos mesures par contre ne reprennent que les radiations comprises entre 400 et 700 nm et sont exprimées en quanta/m^2 . D'après STRICKLAND (1958) :

$$1 \text{ cal/cm}^2 = 1 \text{ ly} = \lambda \cdot 2.11 \cdot 10^{16} \text{ quanta/cm}^2$$

où λ représente la longueur d'onde moyenne (en nm) mesurée par le photo- ou le quantamètre. Les valeurs (en cal/cm^2) obtenues d'après cette équation sont sous-estimées du fait de l'étroitesse de la fourche de longueurs d'onde mesurées par rapport à l'ensemble des longueurs d'onde arrivant à la surface de la mer. Une correction approximative (multiplication par 2.4) doit être faite. Nous avons toutefois préféré établir une relation mathématique entre les mesures en cal/cm^2 (ou ly) du cycle annuel de BAY (1978), réalisé au moyen d'un pyranomètre EPPLEY (300-5000 nm), et les mesures en quanta/cm^2 de notre cycle. En supposant une similitude d'éclairement d'une année à l'autre, on obtient :

$$y = e^{(1.41 x + 3.74)}$$

où y est exprimé en cal/cm^2 ou en ly,
 x est exprimé en $10^{25} \text{ quanta/cm}^2$.

Cette relation (fig.51) présente un coefficient de corrélation hautement significatif.

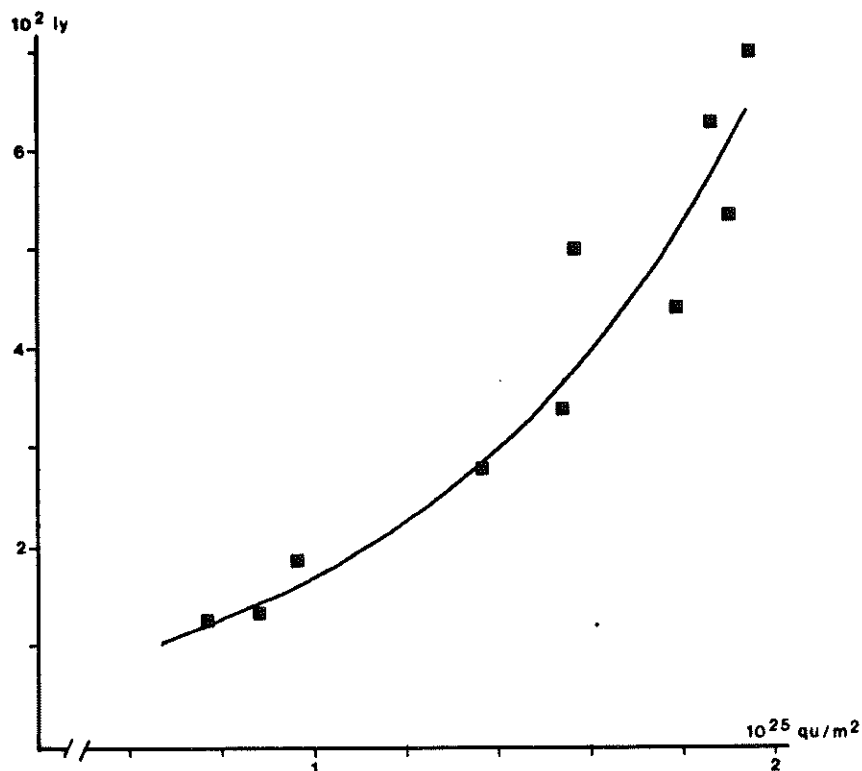


Fig.51 : Relation entre mesures d'éclairement réalisées au pyranomètre EPPLEY (ordonnée) et au quantamètre LI-COR (abscisse).

Quant au coefficient d'extinction de l'eau de mer, K , il est défini par la relation :

$$K = \frac{d \ln E}{dz} \quad (5.5)$$

où z est la profondeur en mètres comptée positivement depuis la surface. Ce coefficient peut aisément être déterminé d'après les mesures d'extinction réalisées au quantamètre submersible. Il varie annuellement à Calvi d'une façon sinusoïdale ; il est minimal en septembre (0.045) et maximal en février (0.120) (voir aussi chapitre 2, fig.12).

5.2. Calcul de la production des populations ne présentant pas de reproduction continue

Chez un certain nombre d'organismes marins, la reproduction se passe à un moment déterminé de l'année, durant une période relativement brève. Après cette reproduction, survient une période de croissance sans qu'aucune nouvelle recrue n'apparaisse et durant laquelle le nombre des individus diminue par mortalité naturelle ou prédation. Le terme de cohorte est généralement employé pour désigner l'ensemble des individus de ce type de population à compter du moment où ils sont pondus jusqu'à la reproduction suivante.

De nombreux auteurs ont proposé des méthodes, fort similaires l'une à l'autre, de calcul de la production des cohortes (cfr chapitre 1). Nous utiliserons celle décrite par WINBERG (1971) et WINBERG *et al.*(1971).

Dans le cas, idéal, où il n'y a pas de mortalité et donc où le nombre d'individus initiaux d'une cohorte (N_0) est le même que le nombre d'individus à la fin (N_t), la production de la cohorte est

$$P = B_t - B_0 = N_t \bar{w}_t - N_0 \bar{w}_0 \quad (5.6)$$

où B_t et B_0 sont les biomasses finale et initiale, \bar{w}_t et \bar{w}_0 les poids moyens des individus à la fin et au début de la période.

Si une partie de la biomasse est perdue par élimination (B_e) durant l'intervalle de temps considéré, on a

$$P = B_e + (B_t - B_o), \quad (5.7)$$

et, en nombre d'individus, une perte

$$N_e = N_o - N_t \quad (5.8)$$

La biomasse perdue peut s'exprimer par

$$B_e = \bar{w} (N_o - N_t) \quad (5.9)$$

où, si l'intervalle de temps est relativement petit,

$$\bar{w} = \frac{1}{2} (\bar{w}_o + \bar{w}_t). \quad (5.10)$$

Des formules 5.6, 5.7, 5.9 et 5.10, on tire

$$P = \frac{1}{2} (\bar{w}_o + \bar{w}_t) (N_o - N_t) + \bar{w}_t N_t - \bar{w}_o N_o \quad (5.11)$$

$$= \frac{N_t + N_o}{2} (\bar{w}_t - \bar{w}_o), \quad (5.12)$$

ce qui signifie que la production d'une cohorte est égale au nombre moyen des individus sur l'intervalle de temps t multiplié par l'incrément pondéral d'un individu sur la même période.

Cette relation peut également s'exprimer comme la somme de l'incrément de poids total des survivants et de l'incrément de poids total des organismes éliminés :

$$P = N_t \Delta \bar{w}_t + N_e \Delta \bar{w}_e \quad (5.13)$$

Du fait des moyennes utilisées pour les poids et des variations temporelles dans la perte des individus (mor-

talité plus élevée chez les jeunes par exemple), il est préférable de scinder la période d'existence d'une cohorte en plusieurs intervalles et de calculer la production (P_i) sur chaque intervalle suivant les formules 5.12 ou 5.13. La production totale de la cohorte pour toute la durée de son développement sera évidemment égale à la somme des P_i .

Parallèlement, si l'on connaît, à partir des observations réalisées à différents moments $t_0, t_1, t_2 \dots t_i$, les nombres d'individus $N_0, N_1, N_2 \dots N_i$ et les poids moyens de ces individus $w_0, w_1, w_2 \dots w_i$, il est possible d'estimer les taux instantanés de mortalité (\bar{m}) et de croissance (\bar{g})* pour les intervalles désirés :

$$\bar{m} = \frac{1}{t_i - t_{i-1}} \ln \frac{N_{i-1}}{N_i} \quad (5.14)$$

$$\text{et } \bar{g} = \frac{1}{t_i - t_{i-1}} \ln \frac{\bar{w}_i}{\bar{w}_{i-1}} \quad (5.15)$$

Ces valeurs autorisent le calcul des taux de mortalité (\bar{M} **) et de croissance (\bar{G}) par unité de temps, c'est-à-dire respectivement la fraction du nombre d'individus qui disparaît ou de la biomasse qui est produite par unité de temps :

$$\bar{M} = 1 - e^{-\bar{m}} \quad (5.16)$$

$$\bar{G} = e^{\bar{g}} - 1 \quad (5.17)$$

La production peut être déduite de ces taux :

$$P = \bar{N}\bar{w}\bar{G} = \bar{B}\bar{g} \quad (5.18)$$

* instantaneous death and growth rates

** finite death and growth rates

Ces différentes équations seront utilisées par la suite pour le calcul de la production des organismes dont la croissance est relativement lente et qui présentent un nombre réduit (1 ou 2) de générations annuelles (Euphausiacés, Mysidacés).

5.3. Calcul de la production des populations à reproduction continue

Les équations décrites à la section précédente sont malheureusement inapplicables à un grand nombre de groupes zooplanctoniques du fait de la présence simultanée, chez ces organismes, de plusieurs cohortes. Ces dernières se chevauchant, il est quasi impossible, au moyen des techniques d'échantillonnage et d'analyse étudiées, de suivre les changements de leur abondance dans le temps. Ce type de population impose donc des méthodes de calcul ne nécessitant pas la reconnaissance des cohortes.

Différentes techniques ont été proposées, surtout par les auteurs soviétiques. Presque toutes sont basées sur la notion de croissance pondérale journalière des individus. Pour une période de temps suffisamment courte (quelques jours), on peut écrire

$$P = \frac{N \Delta \bar{w}}{t} \quad (5.19)$$

où P est la croissance journalière, $\Delta \bar{w}$ l'accroissement moyen de biomasse individuelle durant l'ensemble du développement, et t la durée moyenne du développement.

Pour les organismes présentant i stades de développement successifs (Crustacés p.ex.), stades de durées

respectives différentes, la formule devient

$$P = \frac{N_1 \Delta w_1}{t_1} + \frac{N_2 \Delta w_2}{t_2} + \dots + \frac{N_i \Delta w_i}{t_i}$$

$$= \sum_{n=1}^i \frac{N_n \Delta w_n}{t_n} \quad (5.20)$$

Cette équation peut être utilisée en remplaçant les stades de développement par des classes de taille, pour autant que la durée nécessaire au passage d'une classe à la suivante soit connue. Dans ce cas, les adultes, dont la croissance pondérale potentielle est nulle, doivent être ignorés dans le calcul ; par contre, la production d'oeufs doit être ajoutée :

$$P = \sum_{n=1}^i \frac{N_n \Delta w_n}{t_n} + \frac{N_a N_e \bar{w}_e}{2} \quad (5.21)$$

où i est le nombre de classes de taille jusqu'au stade adulte, N_a le nombre d'adultes, N_e le nombre moyen d'oeufs par femelle et par jour, et \bar{w}_e le poids moyen d'un oeuf ; le second terme du membre de droite est divisé par 2 pour tenir compte du sex-ratio (supposé égal à 1/1).

Les productions ainsi calculées représentent les accroissements journaliers potentiels de la biomasse d'une population au moment de l'échantillonnage. Entre deux échantillonnages successifs, et pour autant que le nombre de jours d'entre les deux ne soit pas trop important, la production totale peut s'écrire

$$P_d = \frac{P_1 + P_2}{2} d \quad (5.22)$$

Cette manière de "moyenner" permet de faire intervenir la mortalité entre deux prélèvements, alors que la production journalière calculée sur base d'un seul prélèvement apparaît généralement surestimée.

Cette technique de calcul sera employée pour les organismes à croissance rapide et à développement soit discret (Copépodes), soit continu (Appendiculaires ...).

5.4. Estimation de la production par la mesure de la respiration

Cette méthode, fréquemment nommée méthode physiologique, est basée sur la balance des divers flux énergétiques au sein des organismes. La production (croissance et fabrication de jeunes) est en effet la résultante des entrées (ingestion) et des sorties (excrétion, respiration) de matière (voir également chapitre 1).

L'équation de base de ce mécanisme est

$$I = A + E \quad (5.23)$$

c'est-à-dire que la nourriture ingérée, I , est en partie assimilée (A) et d'autre part déféquée (E). Le taux (ou l'efficacité) d'assimilation (A/I) varie d'une espèce à l'autre, mais aussi en fonction de l'âge, de la température et de la quantité de nourriture disponible. Ainsi, certains auteurs (BEKLEMISHEV, 1962) ont tenté de montrer que, en présence de concentrations élevées en nourriture, le zooplancton était capable d'ingérer des quantités superflues avec un taux d'assi-

milation très faible. Il semblerait pourtant qu'*in situ*, il n'en soit rien et que le zooplancton se nourrisse suivant une loi d'IVLEV, ne dépassant pas un certain seuil même en milieu très riche. De ce fait, l'assimilation a une valeur relativement constante, entre 70 et 80% de l'ingestion.

La nourriture assimilée est utilisée soit pour la production de tissus nouveaux (P), soit sous forme énergétique par les processus respiratoires (R) :

$$A = P + R \quad (5.24)$$

La production de tissus englobe à la fois la croissance (G) et la fabrication de recrues (Y), mais également les mues (M). Au niveau populationnel, la production comprend également la fraction perdue par mortalité naturelle (D_n) ou par prédation (D_p) :

$$P = G + Y + M + D_n + D_p \quad (5.25)$$

L'ensemble de ces processus est schématisé figure 52.

Sur base de ces considérations, IVLEV (1945, 1961) a défini une série de coefficients dont deux particulièrement intéressants :

- K_1 , coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance ;
- K_2 , coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance.

Pour ces deux coefficients, la notion de croissance est à prendre au sens large et correspond plutôt à la production. Les équations s'établissent donc :

$$K_1 = \frac{P}{I} \quad \text{et} \quad K_2 = \frac{P}{A} \quad (5.26)$$

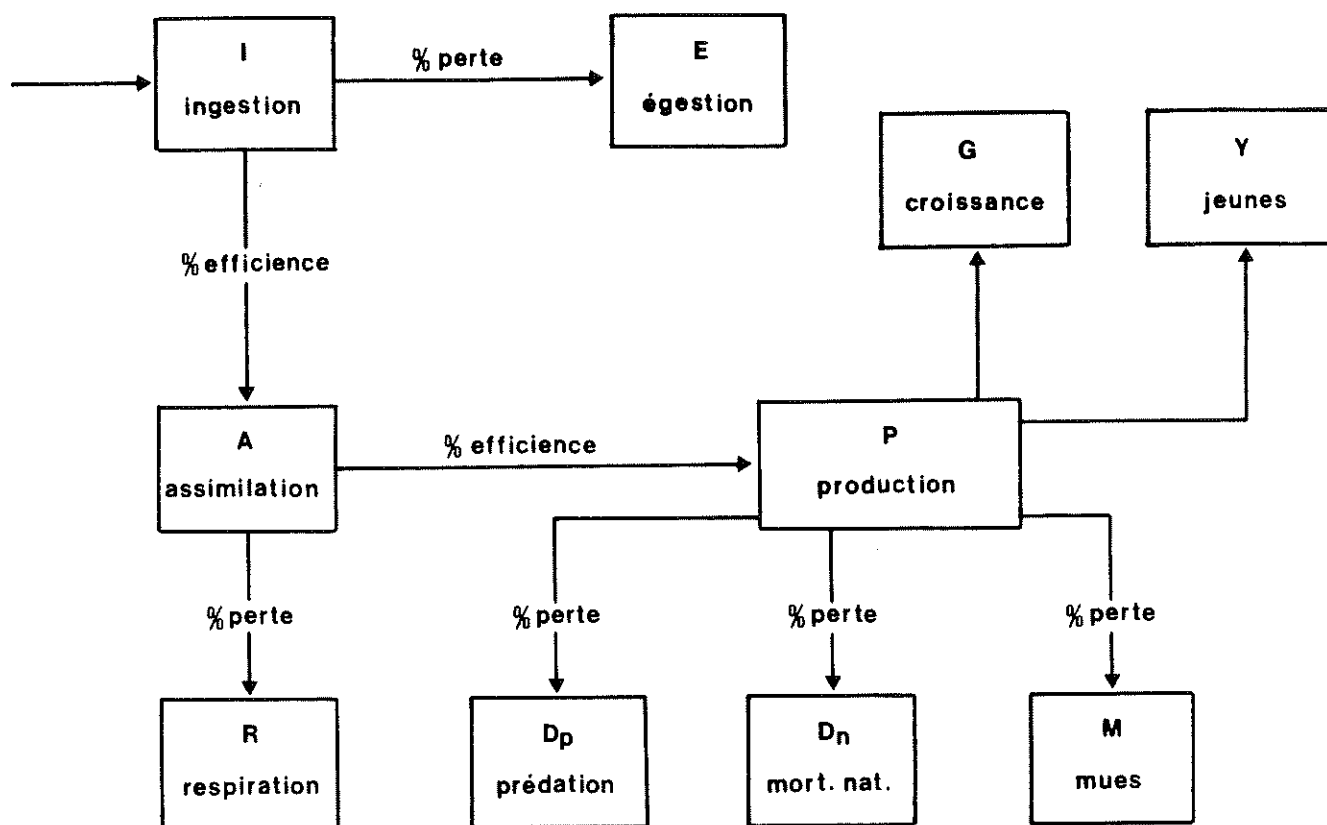


Fig.52 : Diagramme des différents compartiments du budget énergétique d'un organisme zooplanctonique (modifié de EMONDSON & WINBERG, 1971).

WINBERG (1956) a eu l'idée de combiner ces coefficients d'IVLEV aux équations 5.23 et 5.24, ce qui donne, en admettant une efficacité d'assimilation de 80%

$$0.8 \cdot I = P + R$$

$$I = \frac{R}{0.8 - K_1} = \frac{R}{0.8 (1 - K_2)} \quad (5.27)$$

La production peut donc s'exprimer directement à partir de la respiration par les relations

$$P = R \frac{K_1}{0.8 - K_1} = R \frac{K_2}{1 - K_2} \quad (5.28)$$

Cette technique est évidemment attrayante puisqu'elle ne nécessite aucun comptage, aucune identification, aucune mensuration, et qu'elle permet d'obtenir quasi immédiatement une estimation de la production d'un peuplement plurispécifique. Le seul problème réside dans le choix de la valeur de K_1 ou K_2 . Un nombre important de travaux ont été consacrés au calcul de ces coefficients (voir par exemple les tableaux présentés par SUSCHENYA, 1970 et WINBERG, 1971) ; il en ressort que K_1 varie de 0.05 à 0.4 et K_2 de 0.2 à 0.6. Seul le second coefficient sera utilisé dans ce travail (pour éviter l'approximation sur l'efficacité d'assimilation), avec une valeur d'essai de 0.3. La validité de ce choix sera discutée au chapitre 6.

6. ESTIMATION DE LA PRODUCTION DES PRINCIPAUX COMPOSANTS DU RESEAU TROPHIQUE

A partir de l'analyse qualitative et quantitative de la communauté planctonique du chapitre 4, il nous est possible de sélectionner les composantes principales de cette communauté, celles pour lesquelles une estimation de la production s'avère nécessaire à la compréhension de la "trophodynamique" de l'écosystème. Seront donc pris en considération les organismes (ou groupes d'organismes) dont l'importance numérique n'est pas négligeable (Copépodes, Appendiculaires), ceux mal représentés numériquement mais dont la biomasse est significative (larves de Crustacés, macrozooplancton), et ceux dont ni le nombre ni la biomasse ne sont importants, mais dont le "turnover" est très rapide - la biomasse instantanée n'étant pas nécessairement représentative de la production - (microzooplancton par exemple).

6.1. Variations annuelles de la production primaire

Les calculs de production primaire réalisés à partir des mesures faites par la méthode au carbone radioactif n'ayant pu être complètement achevés (pour des raisons indépendantes de notre volonté), seul le modèle de RYTHER & YENTSCH (1957) sera utilisé pour l'estimation de cette production. Les différents paramètres de l'équation 5.4 ont été déterminés comme suit :

- la photosynthèse relative journalière totale, Z_t , a été calculée d'après la courbe de la figure 50 et l'équation de transformation des quanta en calories ;
- le quotient d'assimilation, Q_{max} , a été pris égal à 3.7 ;

- le coefficient d'extinction de l'eau de mer, K , a été estimé par une fonction sinusoïdale de période annuelle et d'amplitude égale à la différence entre les valeurs maximale et minimale observées ;
- la concentration moyenne en chlorophylle a été posée égale à la moitié de la concentration à -20m pour la période printanière (afin de tenir compte de la décroissance avec la profondeur), au double de la concentration à -20m pour l'été (à cause du maximum profond de chlorophylle), et à cette concentration à -20m pour le reste de l'année.

La production calculée sur ces bases est maximale au mois de mars (fig.53), avec des valeurs proches de $500 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{jour}$; elle se maintient entre 50 et $100 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{jour}$ durant toute la période chaude, puis descend à environ $20 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{jour}$ en automne et au début de l'hiver.

Comparées aux données de la littérature (méthode au ^{14}C) pour d'autres secteurs de la Méditerranée occidentale (divers auteurs *in* BOUGIS, 1974 ; NIVAL *et al.*, 1975), ces valeurs apparaissent toutefois faibles, en moyenne 50% plus basses ; une discordance du même ordre entre mesures au ^{14}C et estimations par le modèle a également été remarquée par JACQUES (1970) pour la région de Banyuls. Cette apparente sous-estimation de la production primaire par le modèle est confirmée par le fait qu'elle est inférieure aux besoins des herbivores (cfr chapitre 8). Il serait nécessaire de reconsidérer la valeur attribuée au quotient d'assimilation via une étude de cette production primaire par une autre méthode.

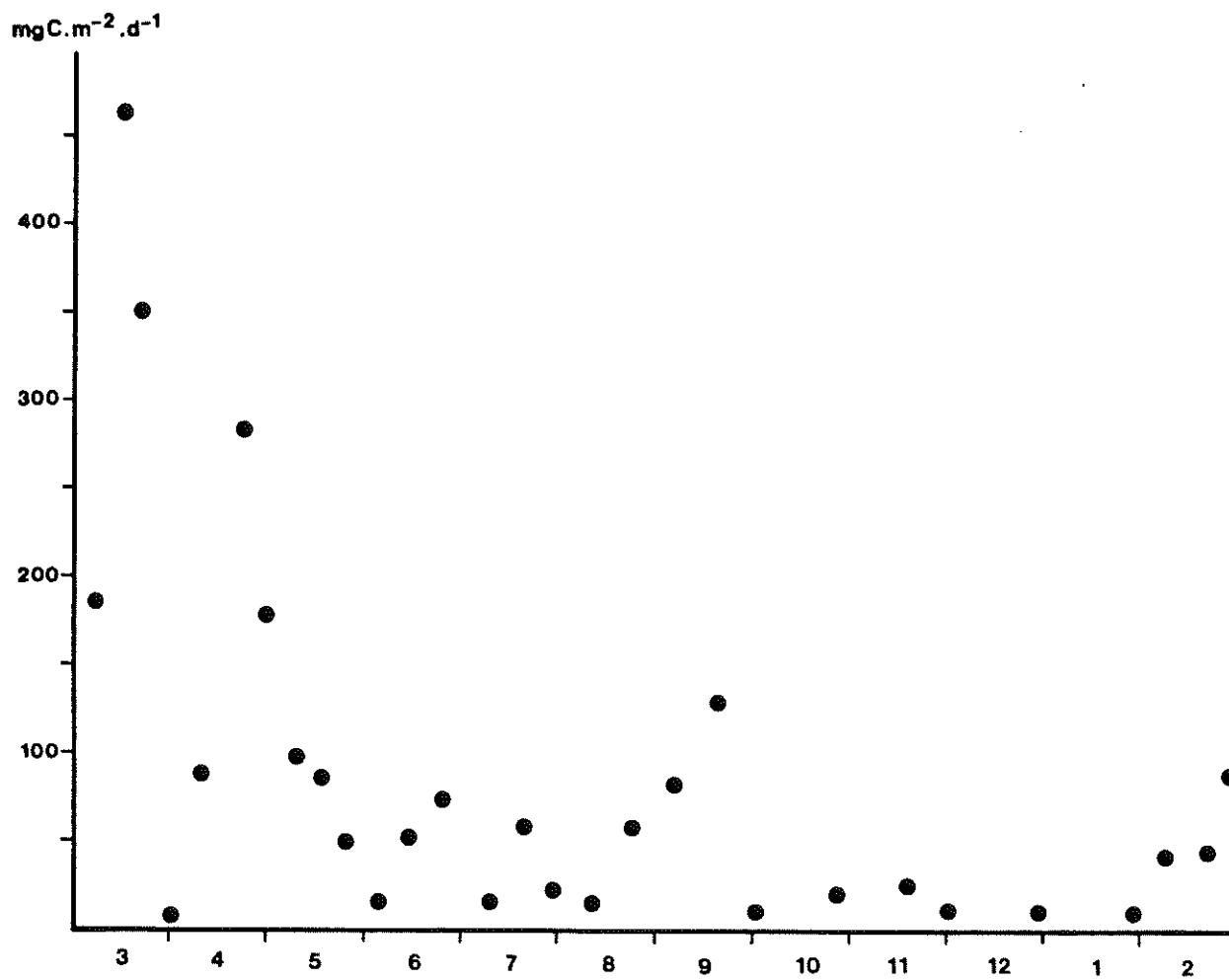


Fig.53 : Variations annuelles de la production primaire calculée d'après le modèle de RYTHER & YENTSCH (1957).

6.2. Le microzooplancton : production des Tintinnides

Les travaux consacrés à la durée de vie, au taux de reproduction et à la biomasse des Tintinnides ne sont pas légion. Les estimations du poids individuel vont de 0.001 $\mu\text{g C}$ (Mc LAREN, 1969) à 0.5 $\mu\text{g C}$ (RASSOULZADEGAN, communication personnelle). Nous prendrons comme référence un Cilié de 20 μm de diamètre et de 200 μm de longueur, qui pèse donc, en tablant sur un poids sec de 20%, 0.01 $\mu\text{g P.S.}$ Si l'on considère que ces organismes se reproduisent par fission au rythme de une fois par jour, la production, calculée par la formule 5.19, devient égale à 6 $\text{mg P.S./m}^2\text{.jour}$ pendant la période de "bloom" de fin mars, et avoisine 0.7 $\text{mg P.S./m}^2\text{.jour}$ pendant le reste de l'année.

L'influence de ces organismes, malgré leur nombre, est donc relativement peu importante (voir plus loin, section 6.8). Leur rôle dans la chaîne trophique comme consommateurs primaires semble peu important. Par contre, leur rôle dans le transfert de la matière organique recyclée par les bactéries vers les niveaux supérieurs, bien que mal défini, pourrait être prépondérant (AZAM *et al*, 1983).

Rapportée à l'ensemble du microzooplancton (Tintinnides + Radiolaires + Foraminifères), la production devient égale à 15 $\text{mg P.S./m}^2\text{.jour}$ à la mi-mars, pendant la poussée de phytoplancton, et à environ 1.5 $\text{mg P.S./m}^2\text{.jour}$ pendant le reste de l'année (voir fig.27, 28 et 29).

6.3. Dynamique des populations et production des Copépodes

Comme il a été montré au chapitre 4, ces organismes représentent en moyenne 80 à 90% du nombre des zooplanctontes.

Cinq genres se partagent la quasi entièreté de la biomasse de ce groupe (sauf pendant la saison chaude) : *Clausocalanus*, *Centropages*, *Acartia*, *Oithona* et *Calanus*.

6.3.1. Cycle biologique des espèces caractéristiques

L'établissement du cycle biologique et de la succession des générations se fait par l'analyse des variations quantitatives des différents stades de développement présents dans la population. On considère en général que les périodes d'abondance des premiers stades larvaires correspond à une période de ponte et donc au début d'une nouvelle génération. Pour éviter les erreurs éventuelles dues à l'hétérogénéité horizontale, il est préférable d'établir les pourcentages des différents stades larvaires par rapport au nombre total d'individus et de suivre l'évolution dans le temps de ces proportions relatives (voir fig.55 à 64). L'examen biométrique des adultes fournit également de précieux renseignements. La taille des organismes est en effet fortement influencée par la température, une augmentation de celle-ci induisant une accélération du métabolisme et donc une taille plus petite ; il est ainsi possible de séparer les adultes provenant de générations différentes. D'autres critères de distinction ont été proposés, par exemple l'allongement antennulaire comparé à la longueur du céphalo-thorax (GAUDY, 1974) ou la présence de spermatophores sur l'abdomen des femelles.

6.3.1.1. Détermination des stades larvaires

La description des 12 stades de développement des principales espèces de Copépodes du bassin méditerranéen a été réalisée par divers auteurs :

- pour *Clausocalanus arcuicornis* par BJORNBERG (1972) ;
- les stades de *C. furcatus* n'ont pas encore été décrits ;

- pour *Centropages typicus* par OGILVIE (1953, nauplii) et GRANDORI (1925, copépodites) ; LAWSON & GRICE (1970) ont redécrit l'ensemble du développement d'une manière détaillée ;
- pour *Acartia clausi* par OBERG (1906, nauplii), OGILVIE (1953, nauplii), GRANDORI (1912, copépodites) et CONOVER (1956) ;
- pour *Calanus helgolandicus* (et *C. finmarchicus*, espèce très voisine) par DAMAS (1905), OGILVIE (1953), SADZINA (1960) et MARSHALL & ORR (1972) ;
- pour *Oithona nana* et *O. helgolandica* par MURPHY (1923), LOVEGROVE (1956) et GIBBONS & OGILVIE (1933).

Une intéressante série de microphotographies représentant l'ensemble du développement de *Centropages hamatus* (espèce atlantique vicariante de *C. typicus*), *Acartia clausi*, *Temora longicornis* et *Pseudocalanus sp.* a été récemment publiée par KLEIN BRETELER (1982).

Malgré l'abondance des données morphologiques sur les différents stades de développement des espèces qui forment le principal de la biomasse des Copépodes de Calvi, la détermination de ces stades en comptage de routine reste laborieuse. En effet, les critères morphologiques employés exigent une observation précise de certaines parties des appendices (soies terminales, nombre d'articles des antennes ou des pléopodes).

Nous avons préféré procéder par mensuration des individus, technique nettement plus rapide et ainsi performante. L'ensemble des individus rencontrés dans le sous-échantillon sont mesurés au micromètre oculaire, avec une précision de $\pm 20 \mu\text{m}$; les comptages sont présentés sous forme d'un tableau à colonnes, chaque colonne regroupant les indi-

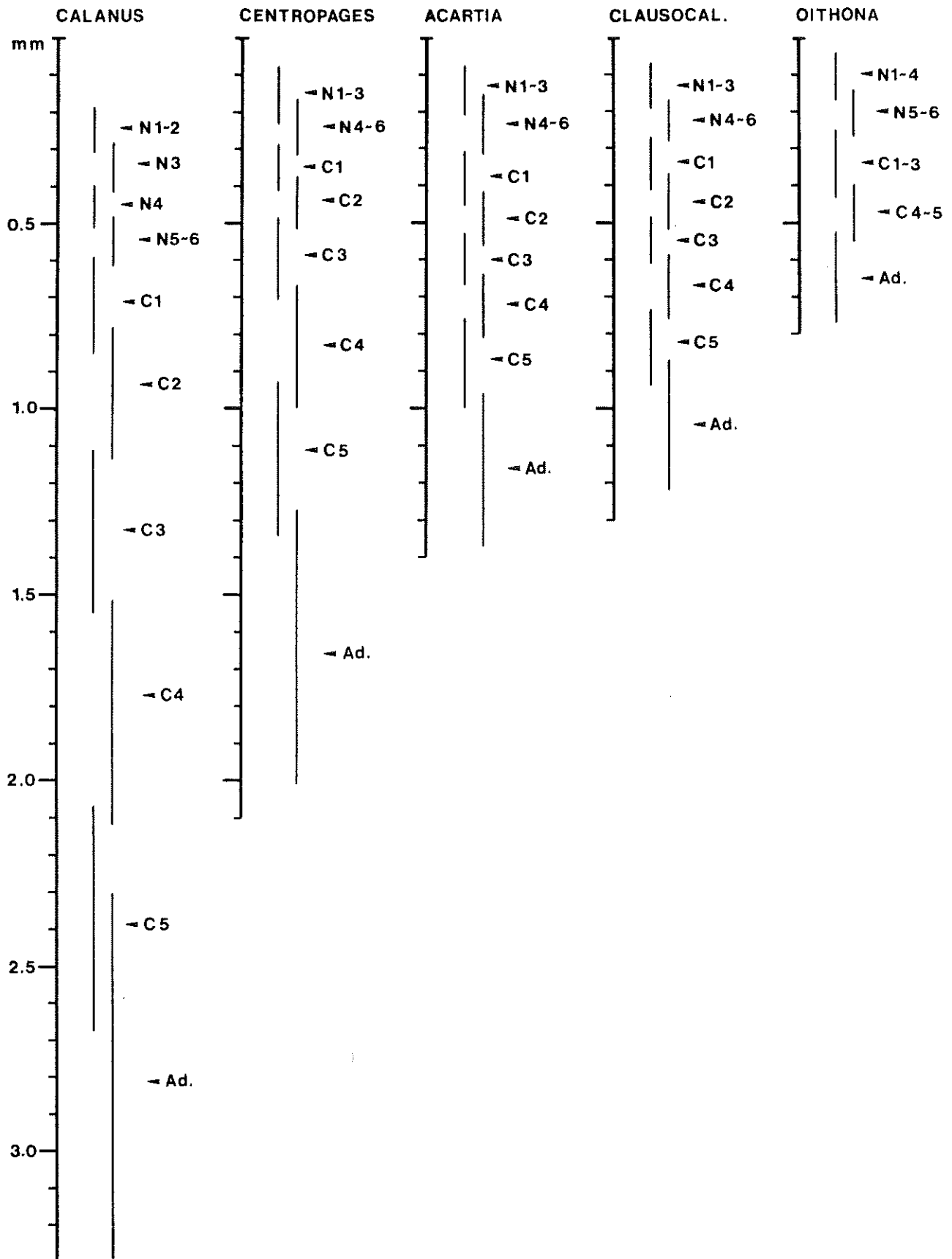


Fig.54 : Tailles des différents stades de développement des cinq espèces principales de Copépodes du golfe de Calvi (sources dans le texte).

vidus appartenant à une classe de taille de 100 μ m de largeur (voir chapitre 3, fig.19). Sur base des mensurations fournies dans la littérature, les transformations classes de taille - stades de développement sont ensuite effectuées (fig.54). Dans certains cas, plusieurs stades successifs sont regroupés, du fait de la faible différence de taille d'un à l'autre.

6.3.1.2. Cycle biologique des *Clausocalanus*

L'analyse des courbes de fréquences relatives des différents stades (fig.55) et du diagramme synthétique du cycle des *Clausocalanus* (fig.57) montre l'existence d'une succession de cinq générations annuelles dans les eaux calvaises.

La première génération se place de février à avril, avec un optimum au début du mois de mars ; son développement semble étroitement lié à la poussée phytoplanctonique. A la fin du mois d'avril, les nauplii sont largement minoritaires et 80% de la population sont constitués d'adultes et de copépodites IV et V.

La deuxième génération est à cheval entre les second et troisième trimestres : les nauplii apparaissent fin mai, avec un maximum vers le 10 juin, les adultes sont observés aux environs de la mi-juillet.

La génération 3 démarre fin juillet - début août et perdure jusqu'en septembre. C'est celle dont la croissance est la plus rapide.

La quatrième génération débute en septembre et s'étale jusqu'à la fin novembre, avec un maximum de stades âgés à la fin d'octobre.

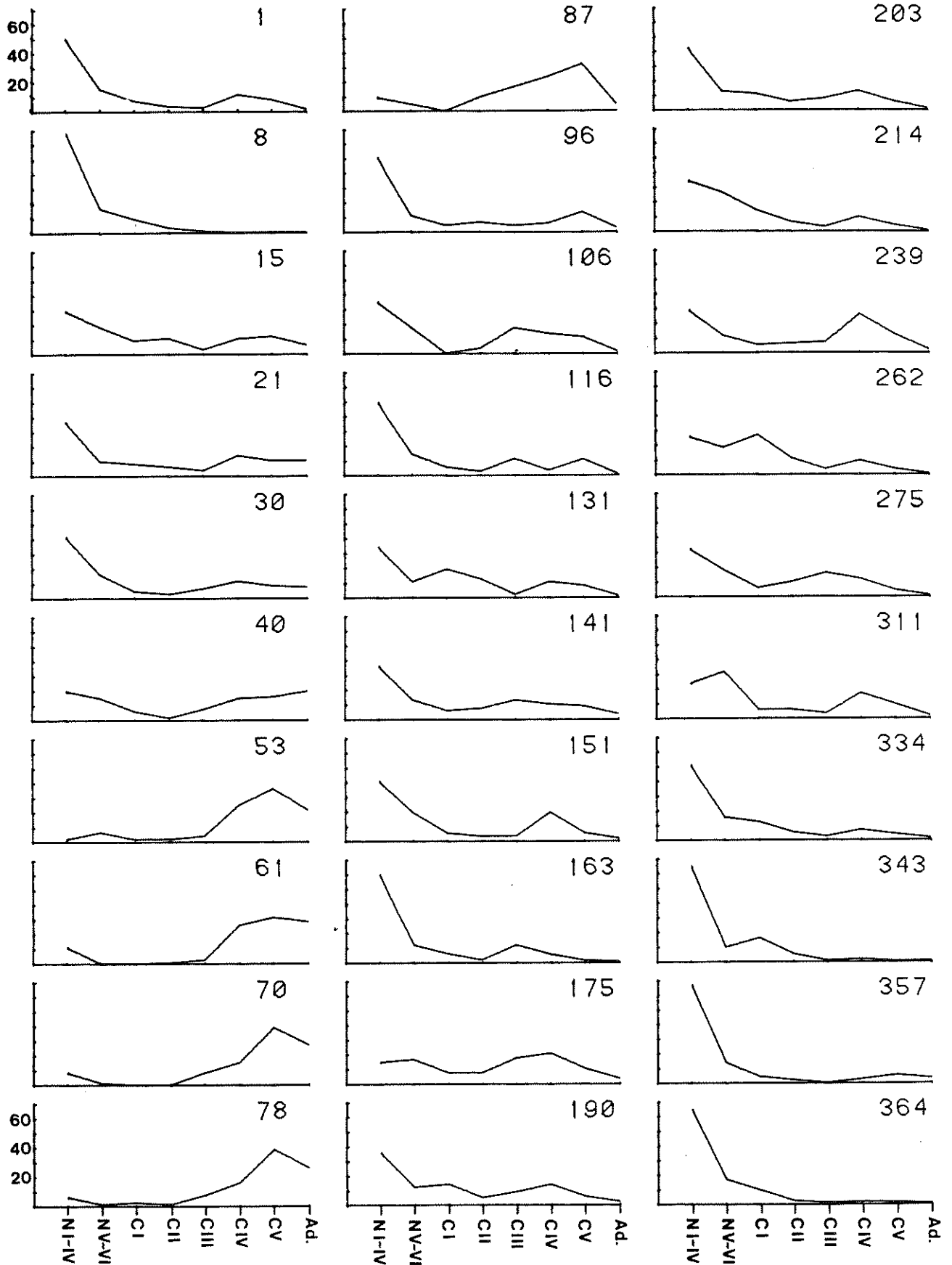


Fig.55 : Variations annuelles des proportions relatives des différents stades de développement chez *Clausocalanus*. Les dates sont sous forme numérique à compter du 01.03.83.

La dernière génération, moins bien définie, s'étend de décembre à février ; la proportion de stades naupliens reste élevée pendant tout l'hiver et seul un léger pic de stades âgés est observé à la mi-février.

La taille maximale des adultes ne varie pas fortement en cours d'année : 1.20 à 1.35 mm pour les générations hivernales, 0.90 à 1.25 mm durant la saison chaude.

Le seul cycle biologique complet du genre *Clausocalanus* trouvé dans la littérature est celui de GAUDY (1972) à Marseille. Cet auteur décrit également cinq générations annuelles, aussi bien pour *C. arcuicornis* que pour *C. furcatus* ; les cycles de ces deux espèces sont d'ailleurs tout à fait parallèles. Dans leur étude du genre voisin, *Pseudocalanus*, CORKETT & Mc LAREN (1978) signalent la présence de quatre à six générations annuelles suivant la latitude considérée.

6.3.1.3. Cycle biologique de *Centropages typicus*

Tout comme *Clausocalanus*, *Centropages typicus* semble présenter cinq (peut-être six ?) générations annuelles (fig. 56 et 58).

La première, relativement longue, s'étale du début janvier à fin mars, les organismes arrivant au stade adulte au moment de la poussée des Diatomées.

La deuxième génération, numériquement de loin la mieux représentée, semble apparaître en deux vagues successives distantes d'une quinzaine de jours : un premier pic de nauplii est observé à la mi-mars, un second au début d'avril. Elle dure jusqu'à la fin du mois de mai, période à laquelle la quasi-entièreté de la population est constituée de stades copépodites IV et V.

CENTROPAGES

146.-

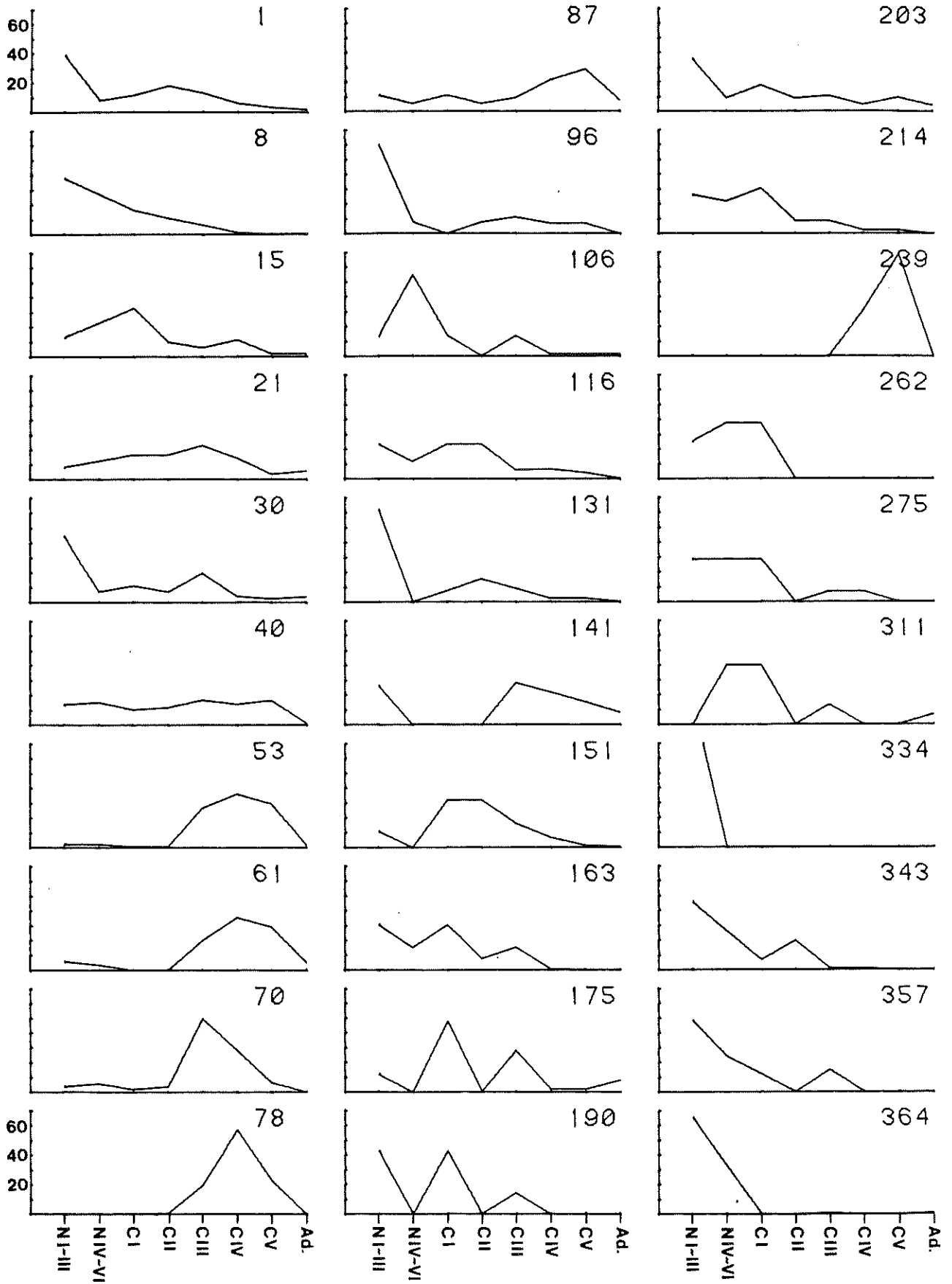


Fig.56 : Centropages : voir fig.55.

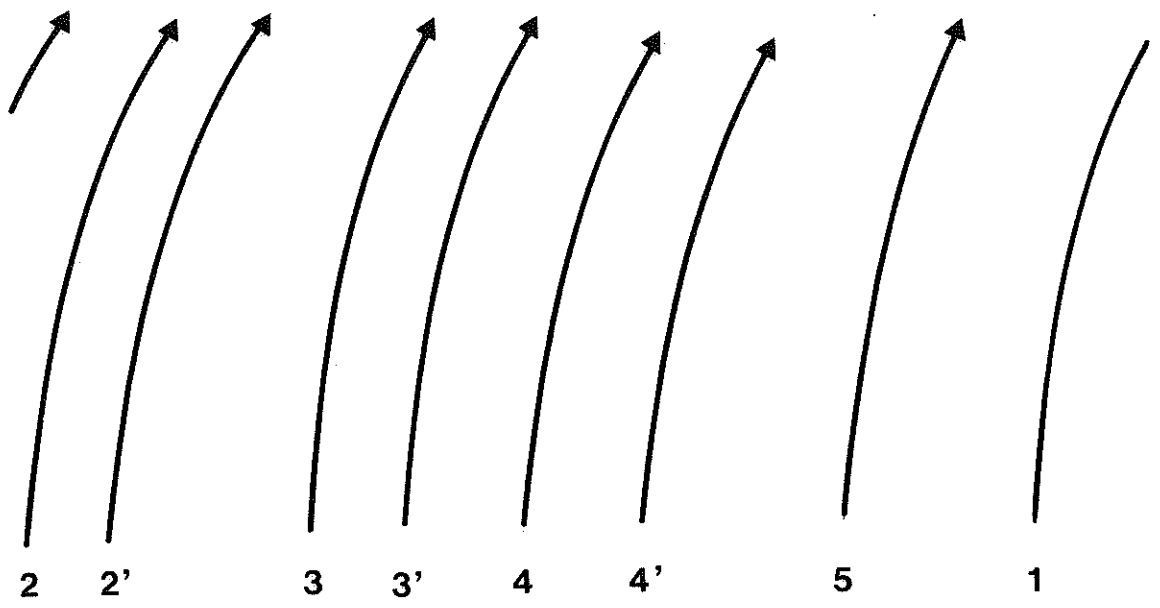
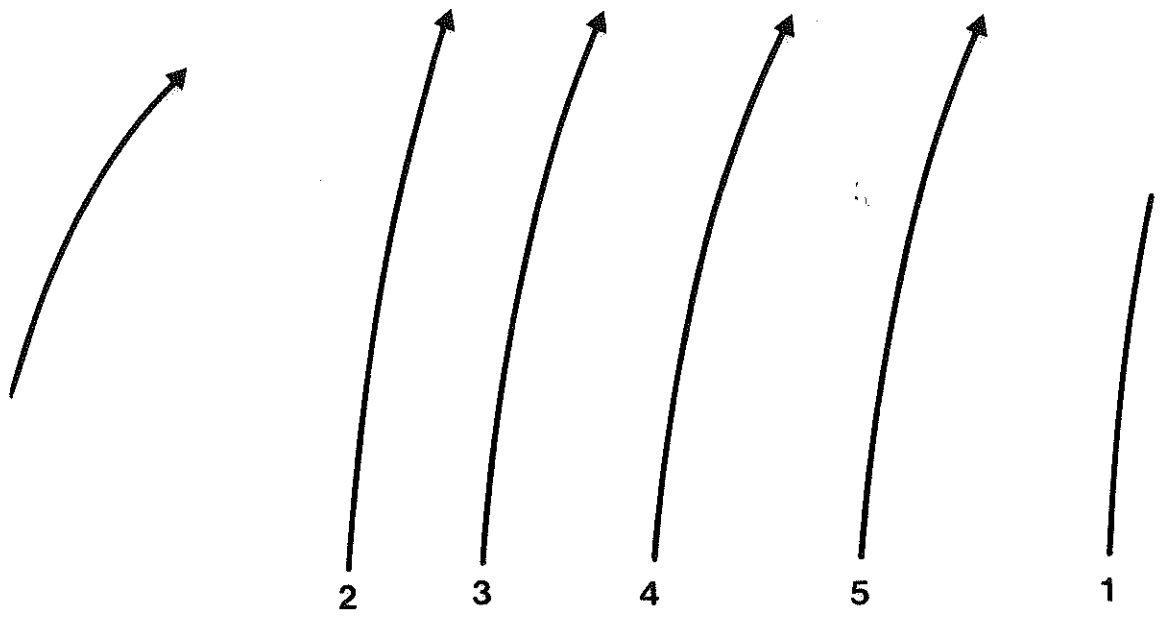
La génération 3, également bimodale, se passe de juin à août, avec un premier maximum aux alentours du 15 juin et un second vers le 5 juillet.

Les deux générations suivantes sont mal définies du fait de la pauvreté, de fin août à fin janvier, de la communauté de *Centropages*. La génération 4 s'étalerait d'août à octobre, avec de nouveau deux maxima de nauplii ; fin octobre, l'ensemble de la population est représenté par des copépodites âgés. La cinquième génération débiterait au début de novembre et se terminerait en janvier.

Du fait de l'aspect plurimodal des apparitions de nauplii à chaque génération et de la faible importance numérique de la population (sauf au printemps), l'existence d'une sixième génération n'est pas à exclure. Toutefois, son influence dans le calcul de la production de l'ensemble des Copépodes herbivores est insignifiante.

Les générations 1 et 2 fournissent des adultes de grande taille (femelles de 1.6 à 2.0 mm) ; durant la saison chaude, cette taille est sensiblement plus basse (1.35 à 1.7 mm). Aucun renseignement n'est disponible pour la période automnale du fait de la rareté des adultes.

Deux autres cycles biologiques complets de *Centropages typicus* ont été réalisés en Méditerranée occidentale : par GAUDY (1972) à Marseille, et par RAZOULS (1973, 1974) à Banyuls. Le premier auteur signale cinq générations, de répartition temporelle très comparable à celle observée à Calvi ; le second, se basant uniquement sur le comptage des stades copépodites, trouve sept générations annuelles et tente d'expliquer la différence par des considérations hydrologiques. Sur les côtes atlantiques européennes, *Centropages typicus* présenterait cinq générations (DIGBY, 1950, Plymouth ; RAZOULS, 1965, Roscoff).



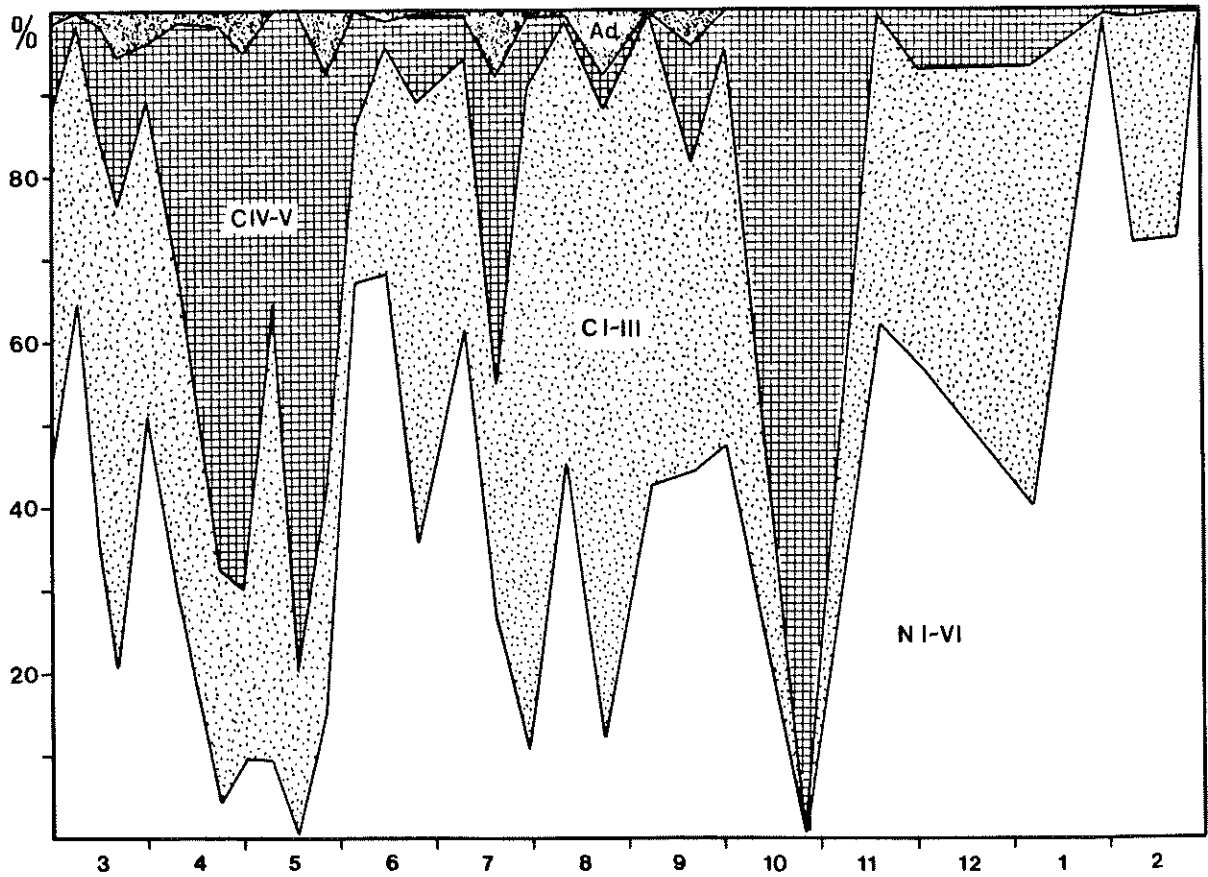
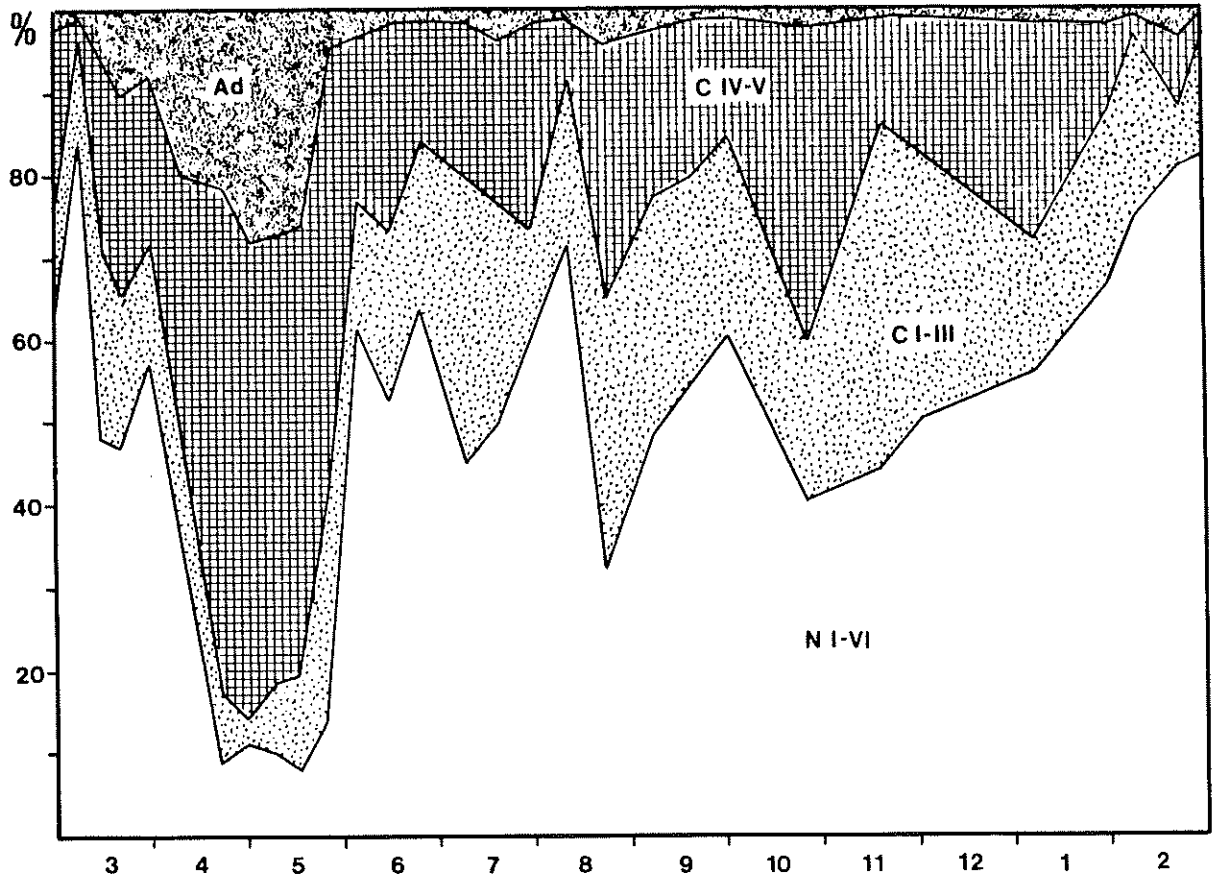


Fig.57 et 58 : Cycles biologiques de *Clausocalanus* spp. et de *Centropages typicus*.

6.3.1.4. Cycle biologique des Oithonidae

Ainsi que l'on peut le voir sur les figures 59 et 61, la proportion de nauplii dans la population d'*Oithona* spp. est constamment très élevée (plus de 50% en moyenne) et les pics de stades âgés peu marqués, ce qui rend l'individualisation des différentes générations problématique. Du fait de l'absence de variations significatives dans la taille des adultes, ce critère ne peut non plus être utilisé.

Toutefois, si l'on se réfère aux mesures de durées des générations fournies par NASSOGNE (1972) et GAUDY (1976) pour les deux espèces d'*Oithona* présentes à Calvi (entre 16 et 23 jours), il est vraisemblable que le nombre de générations annuelles est élevé (entre 12 et 15). Pour l'espèce voisine, *O. similis*, MARSHALL (1949) et Mc LAREN (1969) présentent des durées plus longues (\pm 40 jours), mais à des températures inférieures à 13°C. D'après l'équation reliant la température à la durée de développement (Mc LAREN, 1978), cette dernière varierait de 17 jours à 25°C à 34 jours à 13°C.

Sur base de ces données de la littérature, il est possible de supposer certaines générations sur la fig.61. Une détermination précise de leur nombre ne sera cependant pas tentée, ce paramètre n'étant pas nécessaire au calcul de la production par la méthode exposée à la section 5.3.

6.3.1.5. Cycle biologique d'*Acartia clausi*

En raison de l'absence d'*Acartia* dans les prélèvements de novembre à février, il n'est pas possible de décrire le cycle biologique complet à Calvi ni de déterminer précisément le nombre de générations annuelles. Il est cependant possible de déceler quatre générations pendant la période de

OITHONA

150.-

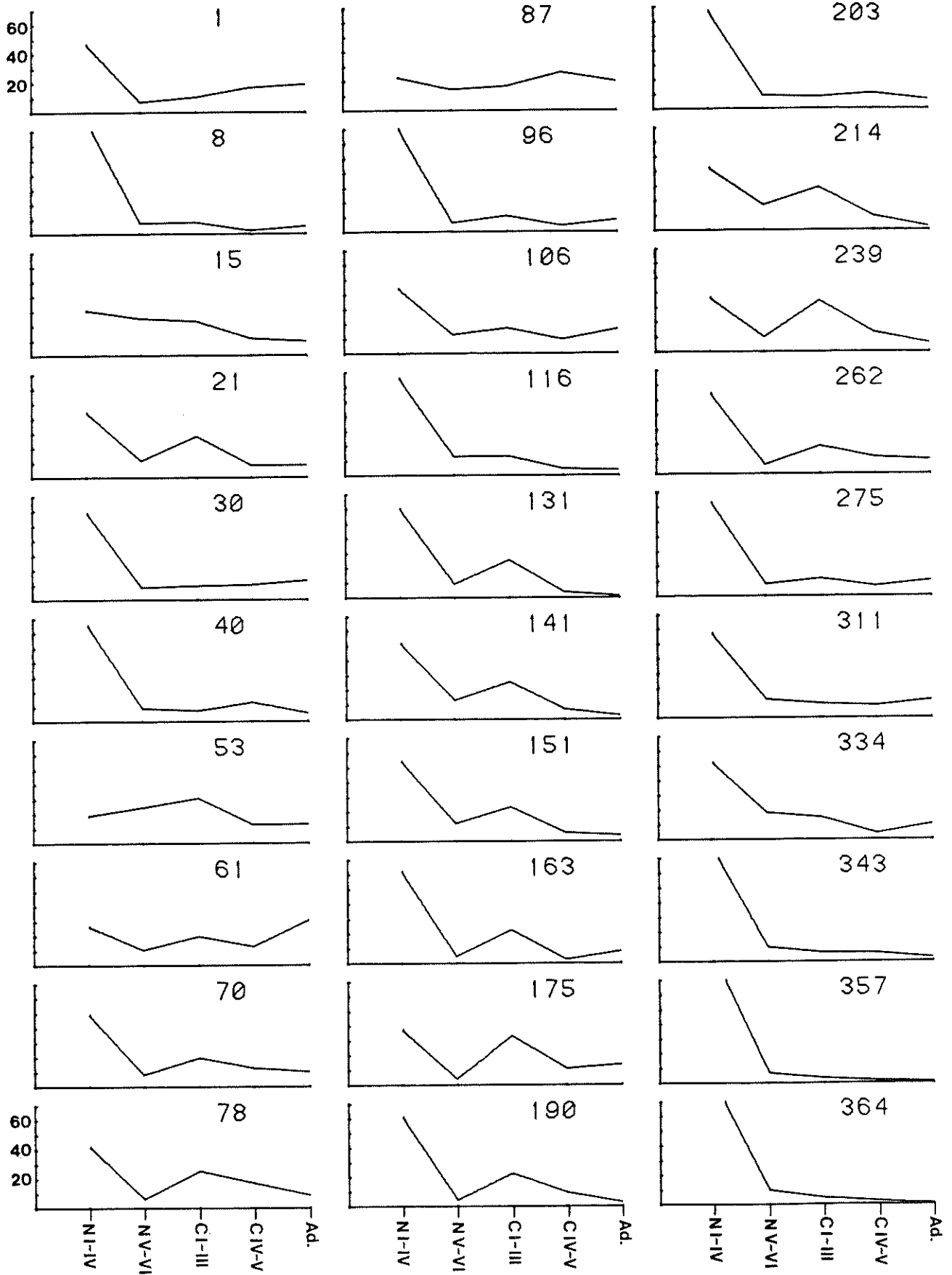


Fig.59 : *Oithona* : voir fig.55.

présence de cette espèce (fig.60 et 62).

La première génération débute probablement en janvier (un pic de nauplii est observé en février 1984) et devient mature en mars.

La seconde s'étalerait de mars à mai. Deux poussées distinctes de nauplii sont notées, mais leur importance relative semble anormale par rapport à la forte proportion d'adultes ; il y a donc en cette saison un défaut relatif en stades jeunes, défaut qui pourrait s'expliquer par une localisation plus profonde de ces stades (?) ou par un apport exogène important de formes adultes. Toutefois, sur base des nombreuses données de durée de développement trouvées dans la littérature, il est peu vraisemblable que cette masse d'adultes provienne d'une ponte ayant eu lieu trois à quatre mois plus tôt, et l'existence d'une génération doit être supposée.

La génération 3 présente une "allure" plus normale. Elle apparaît au début du mois de juin et fournit les adultes de juillet.

La génération 4 s'étend sur les deux mois de juillet et août, mais l'amplitude numérique de la population d'*Acartia* commence à décroître nettement.

A la mi-septembre, un dernier sursaut de cette population est observé avec le début de la cinquième génération dont les adultes surgissent en octobre. A la fin de ce mois, les individus disparaissent des prélèvements. Il est probable que cette disparition est due à la très faible concentration en *Acartia* dans les eaux du golfe pendant la première moitié de la saison froide et qu'une sixième génération se développe durant cette période.

ACARTIA

152.-

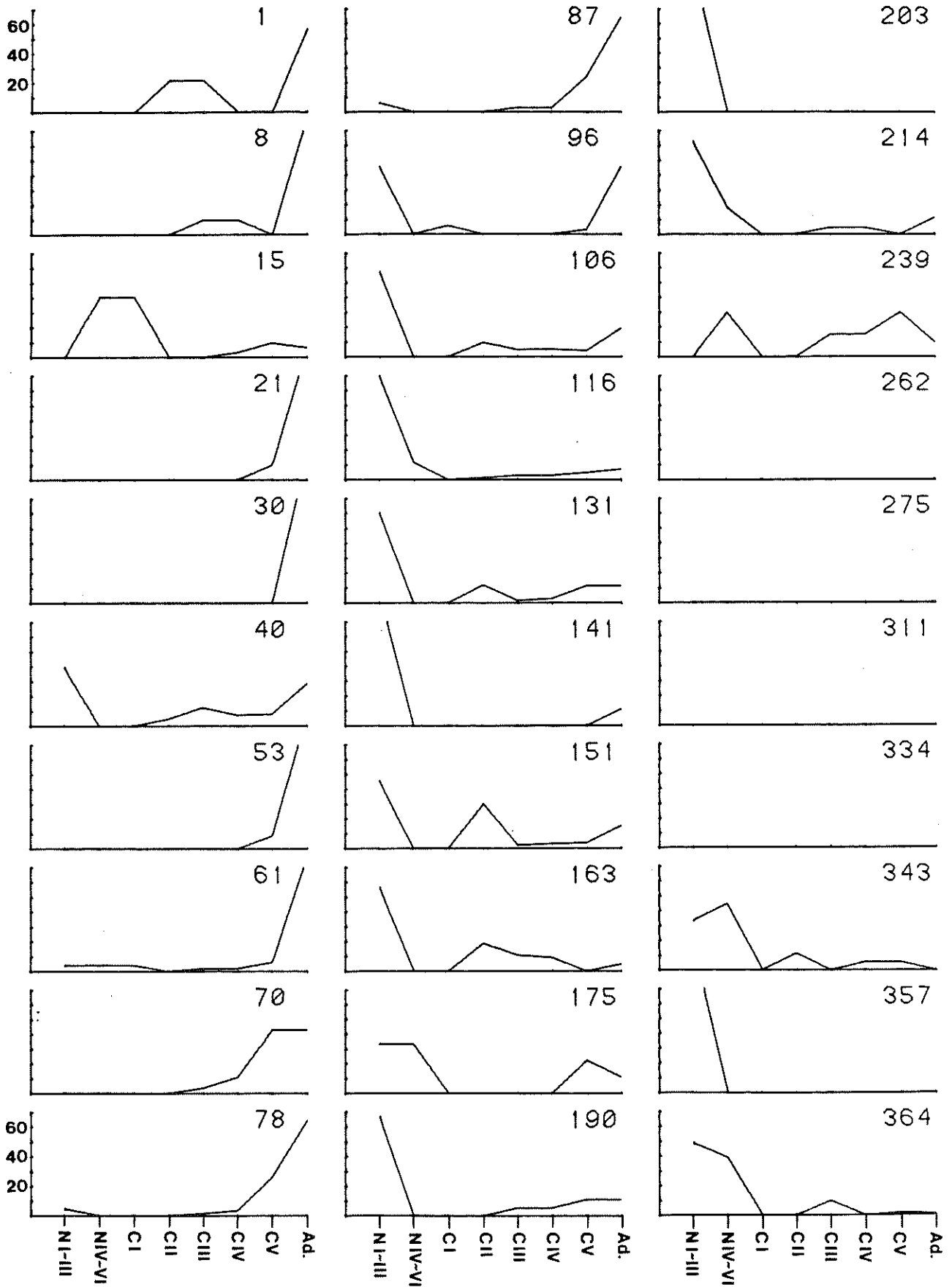
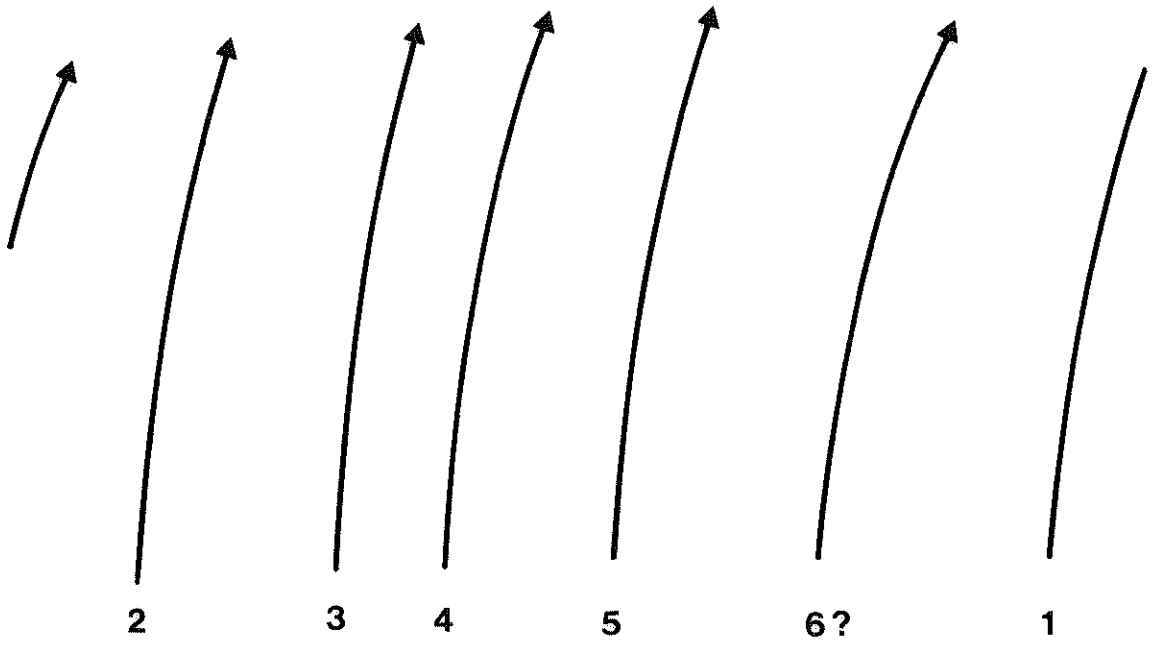
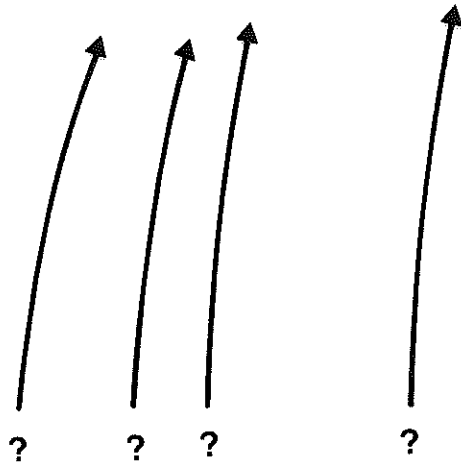


Fig.60 : *Acartia clausi* : voir fig.55.



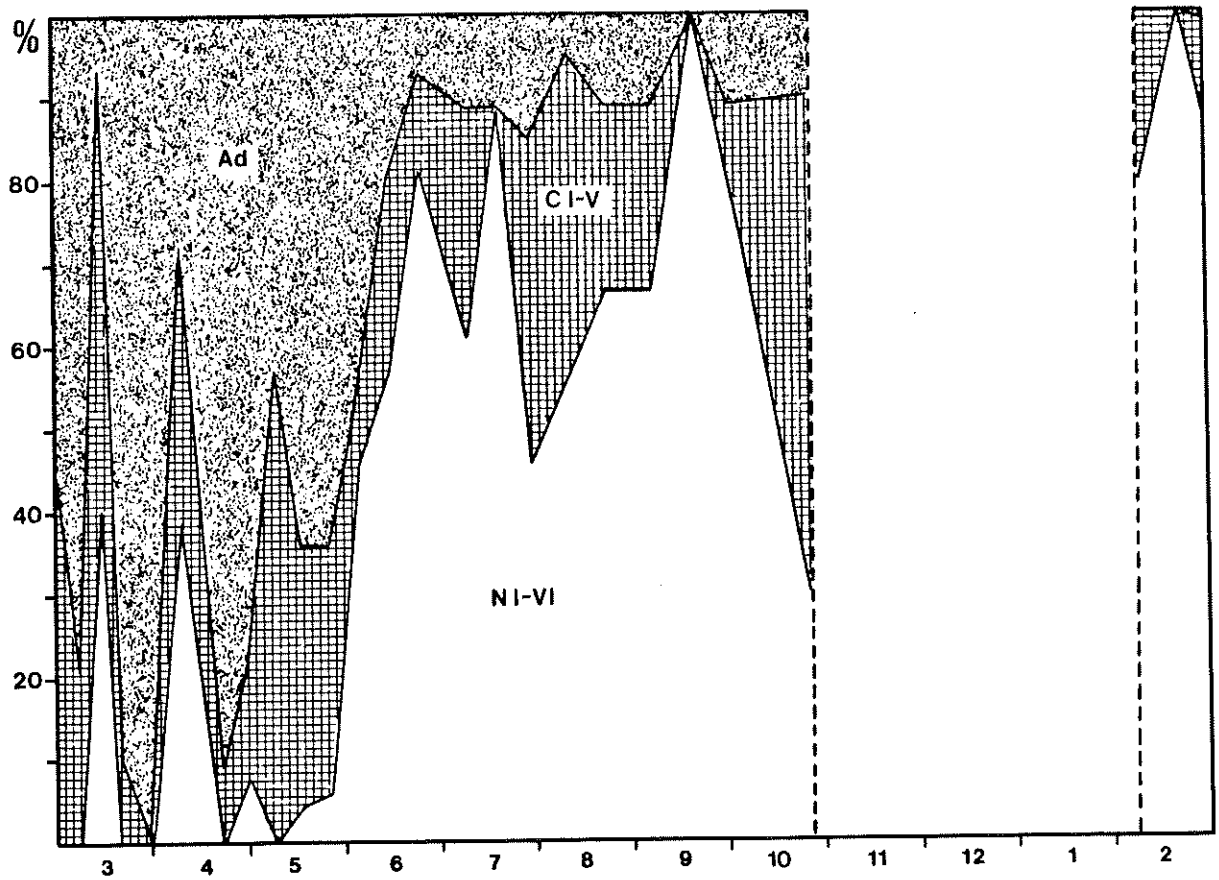
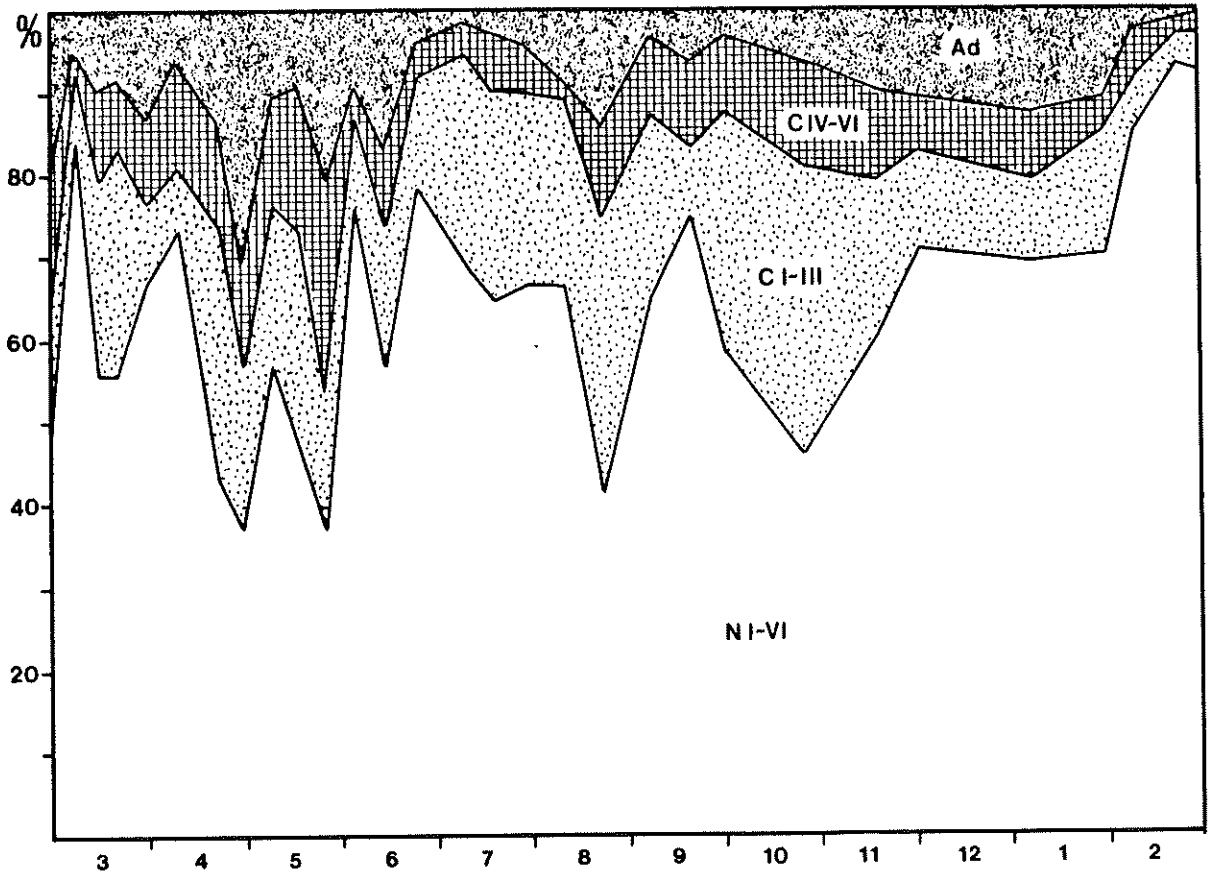


Fig. 61 et 62 : Cycles biologiques d'*Oithona* spp. et d'*Acartia clausi*.

Ce chiffre de 6 générations a par ailleurs été avancé par FOSSATI DUTRA PEREIRA (1970) pour les eaux de la rade de Villefranche et par GAUDY (1972) pour le golfe de Marseille. *Acartia clausi* est une espèce à vaste distribution géographique et le nombre de générations annuelles semble varier assez largement avec la latitude : 4 à Roscoff (RAZOULS, 1965), au Loch Striven (MARSHALL, 1949) et au Long Island Sound (CONOVER, 1956), 5 à Plymouth (DIGBY, 1950), 6 sur les côtes nord-orientales japonaises (UYE, 1982) et en Méditerranée occidentale, 7 à Sébastopol (GREZE & BALDINA, 1964). Le facteur température, jouant un rôle sur la vitesse de développement (voir plus loin) peut être responsable de ces variations.

6.3.1.6. Cycle biologique de *Calanus helgolandicus*

Les apparitions discontinues des populations de *Calanus helgolandicus* et le petit nombre d'individus présents dans les échantillons rendent difficile l'établissement du cycle biologique de cette espèce. Seule sa présence de janvier à mai dans les eaux de surface semble constante d'une année à l'autre.

D'après les études de VUCETIC (1966) et de GAUDY (1972), le nombre de générations de cette espèce serait de cinq en Méditerranée occidentale ; GAUDY, en fait, se basant sur des observations réalisées pendant sept années consécutives, ne parvient à déceler que trois générations de décembre à juin et suppose la présence de deux autres d'après les durées des précédentes. Ces trois générations peuvent également être repérées à Calvi (fig.63 et 64) et certains indices de deux autres peuvent être trouvés.

La première génération commencerait son développement en novembre-décembre et serait adulte au mois de janvier.

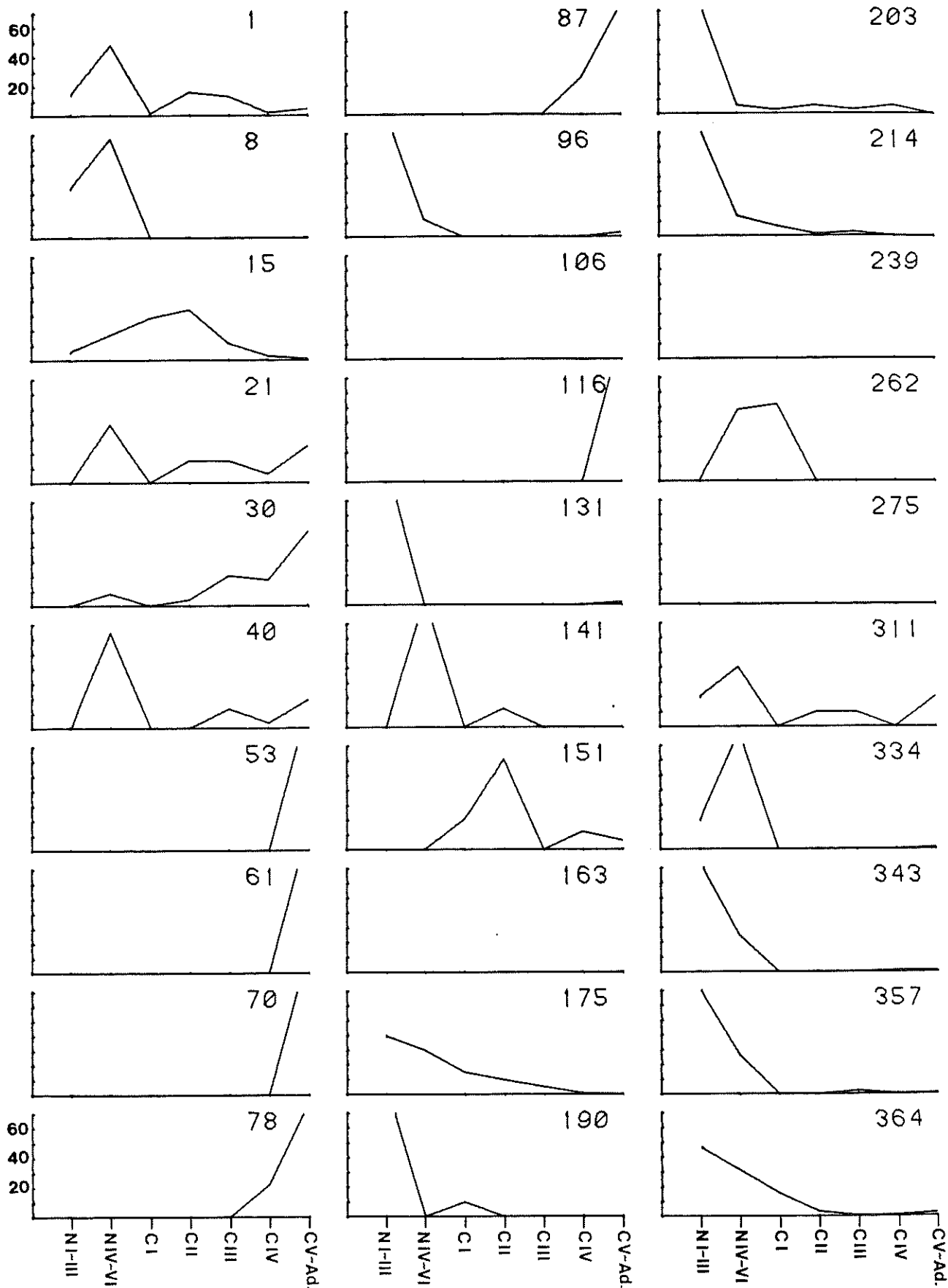


Fig.63 : *Calanus helgolandicus* : voir fig.55.

Seule la fin de cette génération est observable dans nos échantillons.

La deuxième génération débute en janvier-février (1984) ou en février-mars (1983) et l'état adulte est atteint au début du mois d'avril.

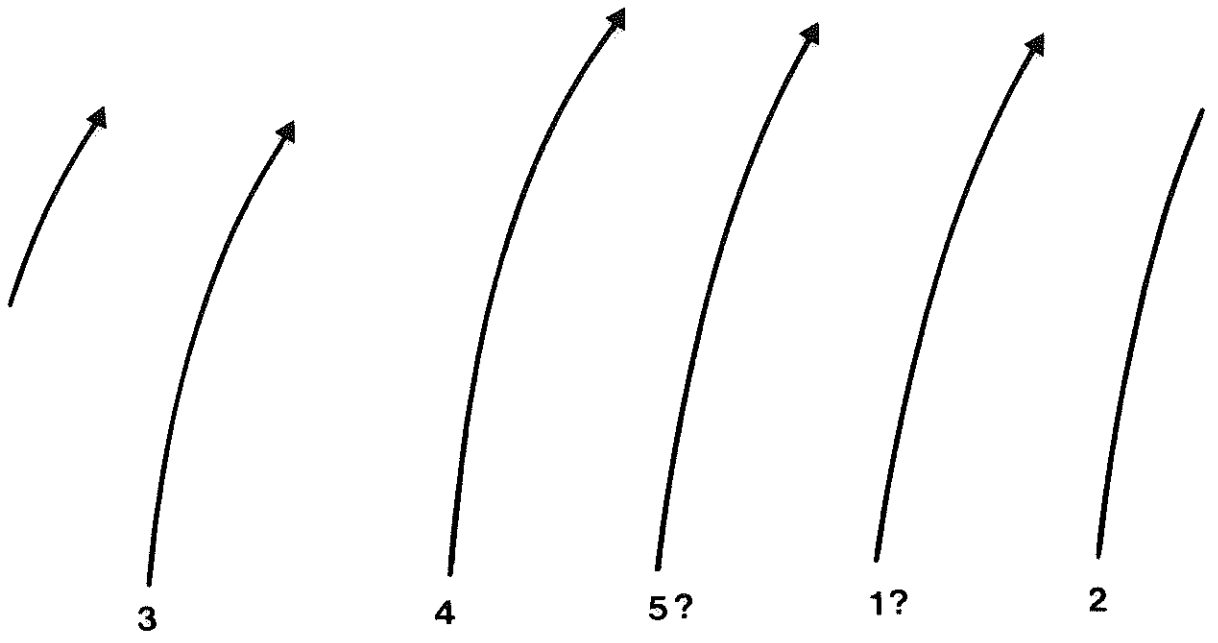
La génération 3 commence au mois d'avril et semble durer assez longtemps ; les adultes sont en effet trouvés durant tout le mois de mai et au prélèvement du 20 juin.

Au début de juillet, un nouveau pic de nauplii est observé, correspondant probablement au début de la quatrième génération. Après une période d'absence de l'espèce, on retrouve des stades âgés et des adultes au début du mois de septembre, adultes qui pourraient marquer la fin de cette génération.

En septembre également, nouvelle poussée de stades naupliens (début de la cinquième génération ?) suivie d'une période de trois mois d'absence de l'espèce. Le 17 novembre 1983, cependant, quelques individus sont présents dans l'échantillon ; ces individus (nauplii et copépodites I et II) pourraient correspondre au début de la première génération.

La difficulté majeure dans l'établissement du cycle de cette espèce est due à la localisation mésopélagique de ses populations. Celles-ci remontent à la fin de l'hiver lors de la poussée phytoplanctonique, et leurs apparitions en dehors de cette saison sont très variables suivant les années tant au niveau temporel que quantitatif ; elles pourraient être liées à des phénomènes d'upwelling passagers.

Chez *Calanus finmarchicus*, espèce voisine abondante dans les eaux froides, le cycle ne semble comporter que deux ou trois générations et se caractérise par des arrêts



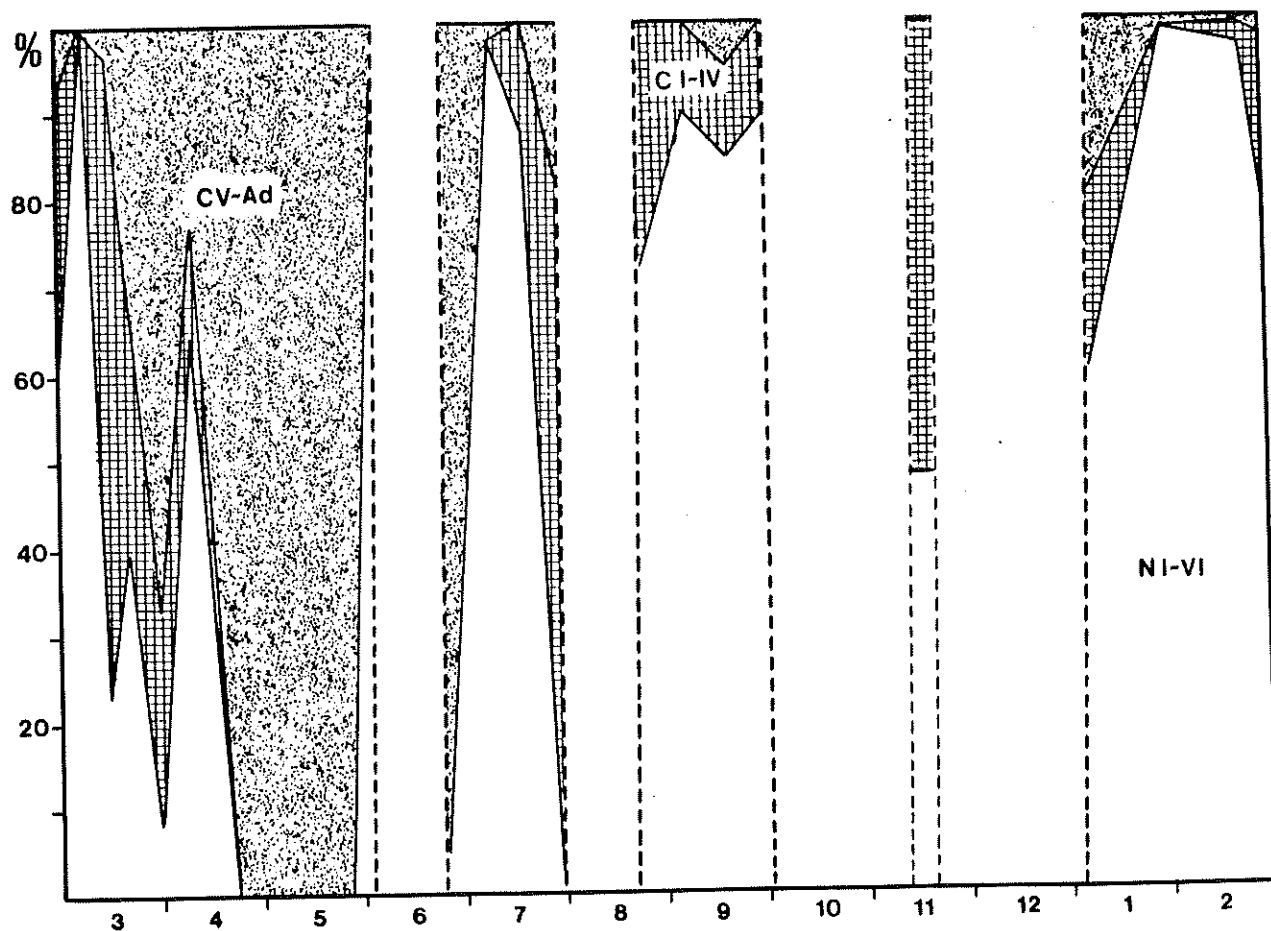


Fig.64 : Cycle biologique de *Calanus helgolandicus*.

hivernaux de croissance au stade copépodite V (différents auteurs, in MARSHALL & ORR, 1972).

6.3.2. Détermination des vitesses de croissance

La vitesse de croissance des individus est un paramètre dont la connaissance est indispensable au calcul de la production des populations à reproduction continue (voir formule 5.21). Cette vitesse dépend de plusieurs facteurs tels que le stade de développement, la quantité de nourriture disponible et la température.

Des différences relativement importantes peuvent apparaître dans les vitesses respectives de développement des divers stades successifs. Ainsi (LANDRY, 1983), on observe que la durée du premier ou des deux premiers stades naupliens est relativement courte ; ne se nourrissant pas, il y a avantage énergétique à une accélération de leur développement. Le stade suivant est par contre plus long, du fait de la nécessité de récupérer du poids, et probablement d'une efficacité de filtration moindre. Le stade copépodite V, devant l'adulte, est également de plus longue durée en raison des changements physiologiques précédant la maturité sexuelle.

Toutefois, chez certaines espèces telles certains *Acartia*, une égale durée des différents stades a été observée (règle d'"isochronalité", MILLER *et al*, 1977). Cette règle, si elle est loin d'être d'application chez toutes les espèces - surtout aux latitudes aux saisons marquées où l'on observe en général une durée exceptionnelle du stade précédant l'adulte pendant l'hiver - peut être retenue comme une approximation très raisonnable dans les calculs de dynamique et de production (LANDRY, 1983). Pour le golfe de Calvi, où les températures moyennes sont relativement élevées et les

durées totales de génération relativement courtes, nous adopterons l'isochronalité comme principe dans l'estimation des durées des stades de développement ou des classes de taille. Ce principe a d'ailleurs été intuitivement utilisé avant sa conception par plusieurs auteurs dans des études similaires (par exemple NASSOGNE, 1972). Le dénominateur du membre de droite des formules 5.20 et 5.21 peut donc s'écrire, sur base de ce principe :

$$t_n = \frac{\tau}{i} \quad (6.1)$$

où τ est la durée totale d'une génération et i le nombre de classes de taille. Il faut cependant remarquer que l'isochronalité appliquée aux classes de taille est différente de celle proposée par MILLER *et al* (1977) pour les stades de développement et induit une augmentation de la durée de ces stades avec la croissance.

Aucune corrélation ne peut être établie entre la taille des adultes et la vitesse de développement. Les durées des générations semblent assez voisines chez toutes les espèces, même de tailles fort différentes, écologiquement dominantes dans les eaux côtières. Pareillement, l'influence des concentrations en nourriture, si elle est sous-jacente dans certaines expériences de laboratoire, n'est guère bien définie et semble ne pas devoir être prise en considération pour les populations naturelles.

L'augmentation de la vitesse de croissance avec la température a par contre été bien établie (voir revue *in* Mc LAREN, 1978). Diverses équations ont été proposées pour établir la relation. La plus fréquemment employée est l'équation de BĚLEHRÁDEK (1957) :

$$D = a(T-\alpha)^b \quad (6.2)$$

où D représente la durée de développement (en jours), T la température, a, α et b des constantes. Cette équation a été largement étudiée par Mc LAREN (1963, 1965, 1966, 1974, 1978) et Mc LAREN & CORKETT (1981) ; ces auteurs ont montré que α était relié à la température moyenné de l'environnement, et que a variait significativement avec le diamètre des oeufs. Une autre relation a été établie par RAZOULS (1974) d'après ses observations sur *Centropages typicus* et *Temora stylifera* :

$$D = x y^T$$

$$\text{ou } \ln D = x + y'T \quad (6.3)$$

où x, y et y' sont des constantes.

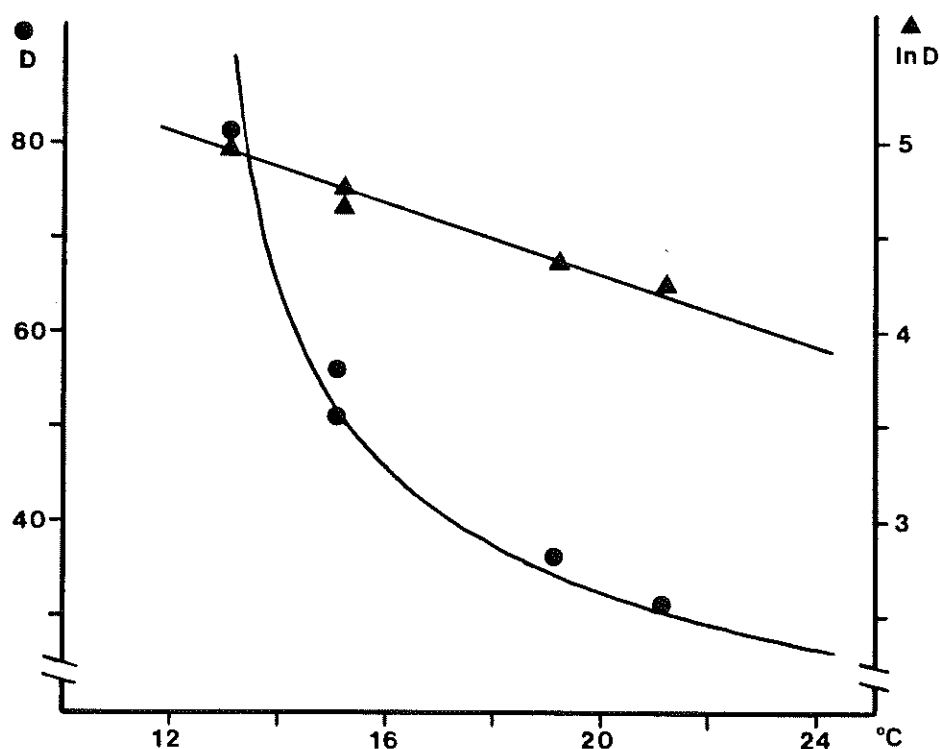


Fig.65 : Comparaison entre les relations température-durée des générations proposées par Mc LAREN (points, ordonnées de gauche) et RAZOULS (triangles, ordonnées de droite). Les valeurs proviennent du cycle biologique de *Centropages typicus* à Calvi (fig.58).

La supériorité d'une équation sur l'autre est loin d'être évidente. Toutes deux sont empiriques et fournissent des approximations de durées de développement hautement significatives (fig.65). Elles ont toutes deux été testées d'après les estimations de durées obtenues à partir des figures 56,57,60,61 et 63, et il ressort que, pour les eaux calvaises, l'équation 6.3 (RAZOULS) s'avère meilleure pour certaines espèces. Cette dernière a donc été adoptée dans les calculs de production :

- *Clausocalanus* : $\ln D = - 0.09 T + 5.48$

Cette équation s'accorde valablement avec les valeurs fournies pour *Pseudocalanus* par CORKETT & Mc LAREN (1978), THOMPSON (1982) et LANDRY (1983).

- *Centropages* : $\ln D = - 0.09 T + 5.61$

En accord avec les résultats de RAZOULS (1974).

- *Acartia* : $\ln D = - 0.10 T + 4.51$

Résultats comparables à ceux de LANDRY (1975) et de Mc LAREN (1978).

- *Oithona* : $\ln D = - 0.06 T + 5.05$

- *Calanus* : $\ln D = - 0.11 T + 4.83$

Pour cette dernière espèce, en raison des fréquentes interruptions dans le cycle à Calvi, l'équation a été calculée à partir des données sur *C. finmarchicus* fournies pour des températures similaires par MULLIN & BROOKS (1967) et par THOMPSON (1982).

6.3.3. Détermination des biomasses

L'estimation de la biomasse des peuplements est sans aucun doute le paramètre le plus important dans le calcul de la production. De très nombreux auteurs ont déterminé les poids (frais ou secs) des espèces les plus représentatives des divers écosystèmes planctoniques de toutes les mers du globe, et il serait vain de vouloir collationner leurs travaux ou d'en faire la synthèse. Citons toutefois pour la Méditerranée les listes établies par SCHMELEVA (1965), NASSOGNE (1972) ou NIVAL *et al* (1972).

La plupart des auteurs ont essayé d'établir des relations entre la taille des organismes et leur poids. Différentes équations ont été proposées : poids - cube de la longueur (KAMSHILOV, 1951), logarithme du poids-longueur, logarithme du poids-logarithme de la longueur. D'autres facteurs semblent également influencer le poids des organismes : ainsi, à longueur égale, les individus d'une même espèce peuvent avoir un poids différent en fonction, par exemple, de la présence ou non de réserves lipidiques, de la maturité sexuelle ; ces facteurs ont toutefois une influence faible par rapport à la taille.

Au vu des nombreuses données de la littérature, nous n'avons pas essayé de redéterminer, pour les Copépodes, des équations liant le poids à la taille des organismes. Les équations proposées par NASSOGNE (1972) ont été choisies en raison de la proximité géographique des deux aires étudiées (Calvi - La Spezia) ; elles ont toutefois été légèrement modifiées : transformations des log en ln et des longueurs céphalothoraciques en longueurs totales (fig.66), ce qui donne :

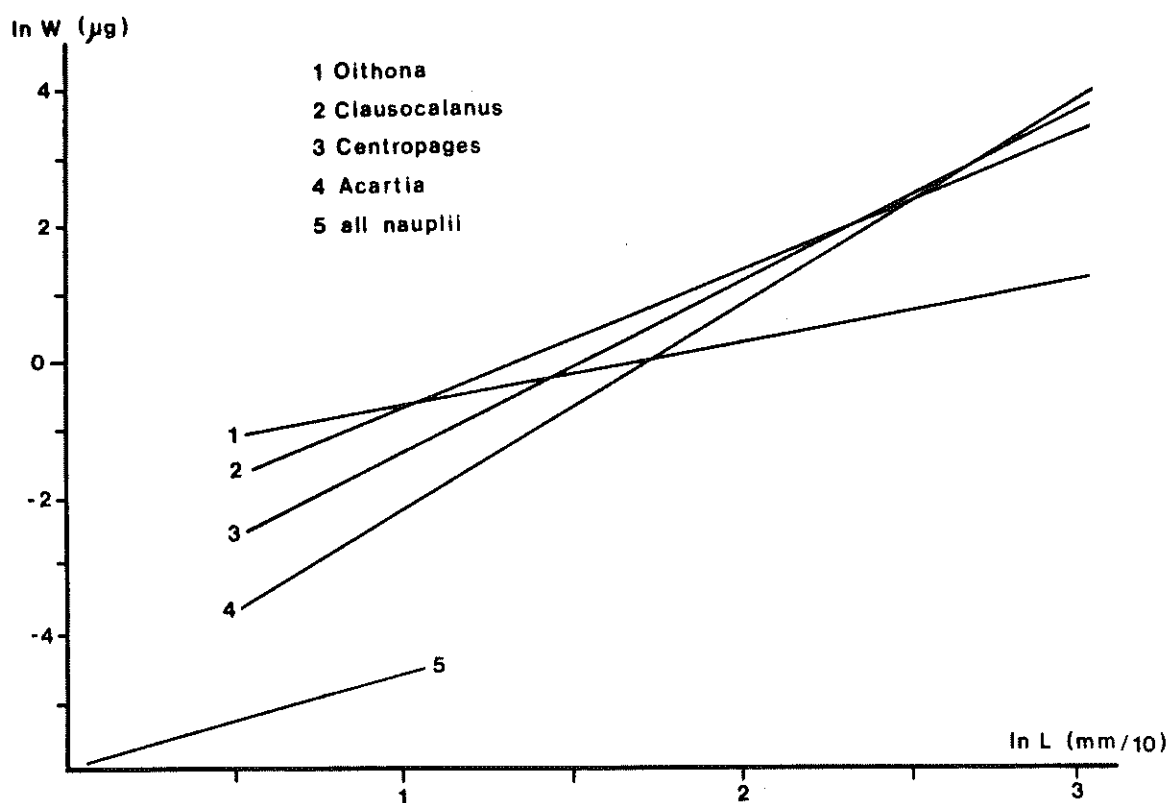


Fig.66 : Relations poids-longueur pour les principales espèces de Copépodes.

$$\text{Clausocalanus} : \ln \text{ P.S.} = 1.995 \ln L - 2.668$$

$$\text{Centropages} : \ln \text{ P.S.} = 2.495 \ln L - 3.842$$

$$\text{Acartia} : \ln \text{ P.S.} = 2.985 \ln L - 5.187$$

$$\text{Oithona} : \ln \text{ P.S.} = 0.895 \ln L - 1.550$$

$$\text{Nauplii (espèces confondues)} : \ln \text{ P.S.} = 1.425 \ln L - 6.024 \quad (6.4)$$

P.S. est le poids sec en μg et L la longueur totale des individus en mm/10. Pour les autres petites espèces d'herbivores (*Euterpina*, *Microsetella*, *Corycaeus*, *Oncaea*), un poids sec individuel de 1.5 μg a été choisi comme valeur moyenne d'après les données de la littérature.

Sur base de ces relations, l'évolution annuelle de la biomasse des principales espèces de Copépodes a été estimée (fig.67). Si l'on calcule alors l'évolution des proportions relatives (au niveau pondéral) des espèces, on observe (fig.68) que, par rapport à la figure 31 (proportions relatives exprimées d'après les nombres d'individus), l'importance de certaines espèces - *Acartia* et surtout *Centropages* - est accentuée, alors que pour les *Oithona*, elle se trouve considérablement amoindrie.

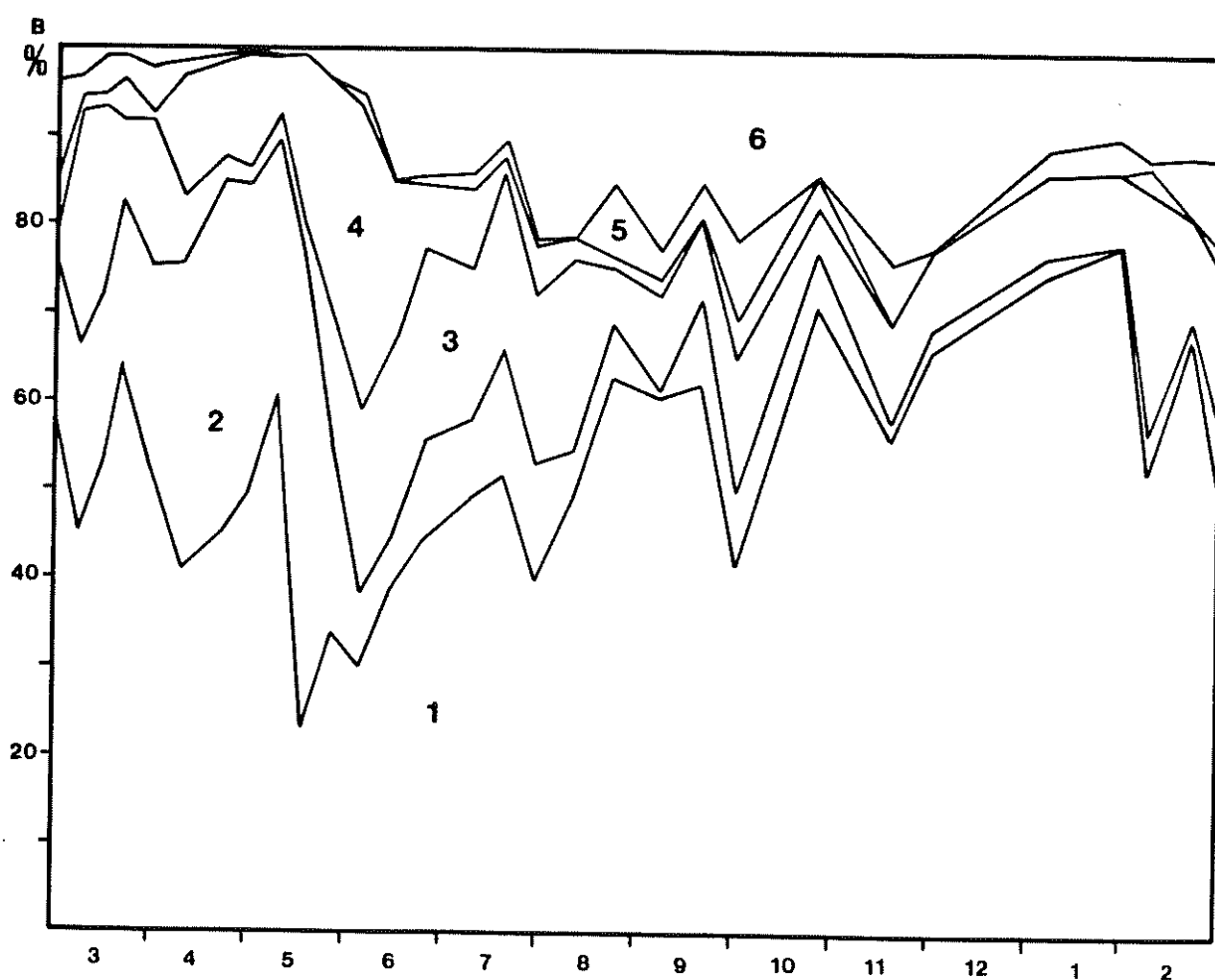
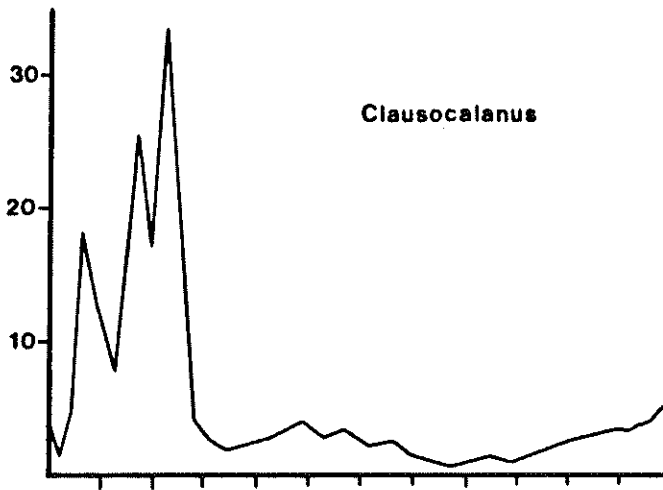
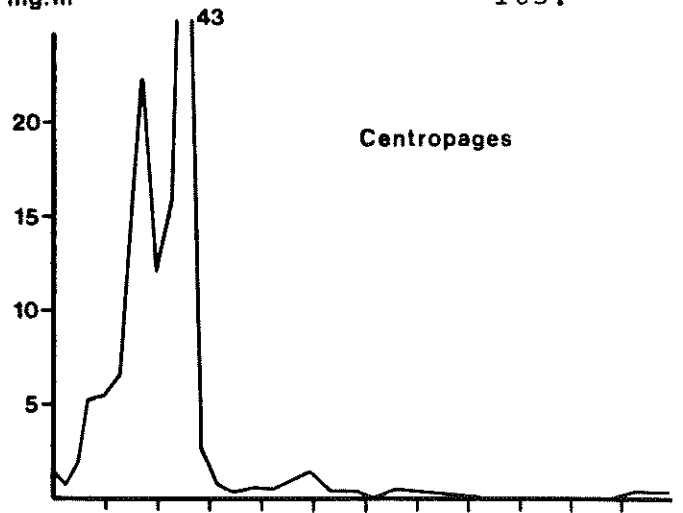


Fig.68 : Variations annuelles des proportions relatives (pourcentages cumulés) des biomasses des principales espèces de Copépodes. 1. *Clausocalanus* spp.; 2. *Centropages typicus*; 3. *Oithona* spp.; 4. *Acartia clausi*; 5. *Calanus helgolandicus*; 6. autres espèces. Comparer avec la figure 31.

10^2 mg.m^{-2}



10^2 mg.m^{-2}



165.-

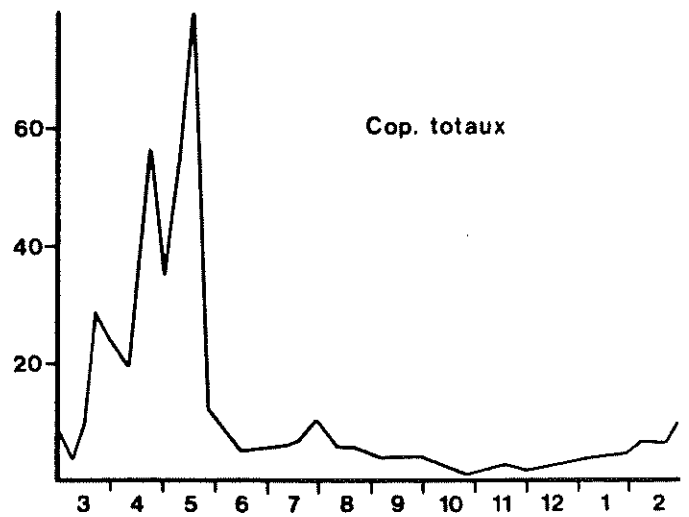
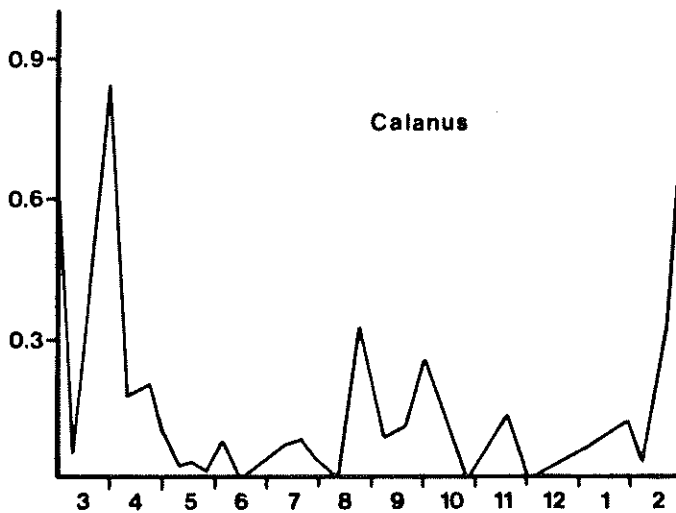
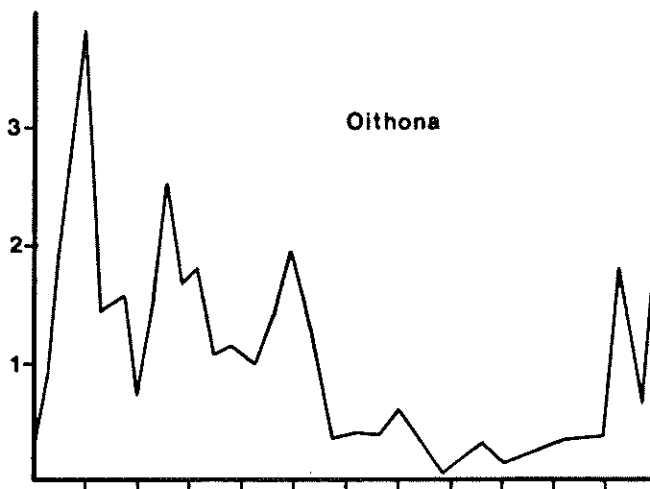


Fig.67 : Evolution annuelle de la biomasse des principales espèces de Copépodes.

6.3.4. Estimation de la fécondité des femelles

Du fait de leur taille et de leur plasticité, les oeufs de Copépodes sont rarement récoltés dans les filets, même à fin maillage.

Une estimation du nombre d'oeufs produits pourrait cependant être déduite à partir de la connaissance du nombre de nauplii, de la durée de développement de ces oeufs et de la mortalité qu'ils subissent. Si le premier paramètre est aisément observable, le deuxième susceptible d'être déterminé en laboratoire (= ~ 2 jours), le troisième pose de plus sérieux problèmes.

Différentes données existent toutefois sur la production d'oeufs journalière moyenne par les femelles de quelques espèces (tableau 6.1).

Tableau 6.1

Production journalière d'oeufs chez quelques espèces

Espèces	Nombre d'oeufs par jour	Remarques	Auteurs
<i>Pseudocalanus sp.</i>	3.4	16°C	CORKETT & Mc LAREN, 1978
<i>Acartia tonsa</i>	20 à 42	18°C	PARRISH & WILSON, 1978
<i>Paracalanus parvus</i>	10 à 55*	18°C en labo	CHECKLEY, 1980a
	2 à 50*	18°C <i>in situ</i>	CHECKLEY, 1980b
<i>Calanus hyperboreus</i>	jusqu'à 20		CONOVER, 1966
<i>Centropages typicus</i>	5 à 230	effet de T°	DAGG, 1978
<i>Acartia clausi</i>	2 à 20*		SEKIGUCHI <i>et al.</i> , 1980

* influence marquée de la quantité de nourriture

Il ressort de ces travaux que la production d'oeufs est largement tributaire de trois facteurs, la température, la concentration en nourriture et la taille des femelles. UYE (1981) a établi une relation sur les suppositions suivantes :

- avec une nourriture à satiété, le nombre d'oeufs produits dépend de la température,
- à température constante, il est tributaire de la nourriture disponible pour les femelles.

Cet auteur propose, pour *Acartia clausi*, une équation de type Michaelis-Menten :

$$F = \frac{0.34 (T-0.5)^{1.72} \text{ Chl } W_a}{0.912 + \text{Chl}} \quad (6.5)$$

où F est la fécondité (nombre d'oeufs par femelle et par jour), T la température, Chl la concentration en chlorophylle a et W_a le poids sec (μg) des femelles. Faute de relations pour les autres espèces, c'est cette équation qui sera utilisée dans le calcul de la production des Copépodes de Calvi. La production d'oeufs reste toutefois un facteur peu important par rapport à la croissance pondérale.

6.3.5. Calcul de la production

En prenant en considération les résultats des sections précédentes, il devient possible de compléter l'équation 5.21 de calcul de la production des Copépodes ; en y intégrant la vitesse de croissance (équ. 6.1), on obtient :

$$P = \sum_{n=1}^i \frac{i N_n \Delta w_n}{\tau} + \frac{N_a N_e \bar{w}_e}{2} \quad (6.6)$$

Le premier terme du membre de droite devient, en tenant compte

de la température (équ. 6.3) :

$$\sum_{n=1}^i \frac{i N_n \Delta w_n}{e^{(x+yT)}} \quad (6.7)$$

En exprimant le poids en fonction de la longueur des individus (équ. 6.4), on a :

$$\sum_{n=1}^i \frac{i N_n (e^{(k \ln L_{n+1} - j)} - e^{(k \ln L_n - j)})}{e^{(x+yT)}} \quad (6.8)$$

Le second terme du membre de droite devient, en tenant compte de la fécondité des femelles (équ. 6.5) :

$$\frac{0.17 \text{ Chl } N_a W_a \bar{w}_e (T-0.5)^{1.72}}{0.912 + \text{Chl}} \quad (6.9)$$

L'équation de production journalière potentielle est évidemment la somme des termes 6.8 et 6.9.

Appliquée aux résultats des comptages et mensurations des cinq espèces principales du golfe de Calvi, cette équation fournit les résultats exposés aux figures 69 et 70. La production sur l'intervalle entre deux échantillonnages a été calculée selon l'équation 5.22 (tableau 6.2).

Périodes	Espèces				
	<i>Clausocalanus</i>	<i>Centropages</i>	<i>Oithona</i>	<i>Acartia</i>	<i>Calanus</i>
01.03-08.03.83	91.6	39.1	13.1	2.5	16.9
08.03-15.03	87.1	47.1	26.5	4.2	8.8
15.03-21.03	195.6	77.8	34.5	7.3	13.3
21.03-30.03	385.3	159.2	79.7	6.0	20.9
30.03-09.04	253.8	222.8	75.8	44.5	16.1
09.04-22.04	484.0	756.0	51.3	94.2	8.5
22.04-30.04	333.9	151.2	24.1	39.9	1.3
30.04-09.05	262.5	643.7	30.9	133.5	0.6
09.05-17.05	450.0	1333.4	47.9	304.6	0.5
17.05-26.05	269.2	1124.6	54.4	282.6	0.5
26.05-04.06	140.8	77.2	55.0	75.0	8.8
04.06-14.06	143.4	43.0	57.3	58.7	9.5
14.06-24.06	328.5	45.7	44.8	64.1	7.4
24.06-09.07	164.2	91.9	68.8	107.4	20.9
09.07-19.07	293.6	68.6	53.5	47.4	27.9
19.07-29.07	436.5	67.6	85.8	65.0	19.2
29.07-10.08	569.7	192.4	103.0	104.5	5.4
10.08-22.08	439.6	51.9	47.4	44.5	67.7
22.08-06.09	411.4	22.0	25.6	25.4	114.2
06.09-19.09	316.2	23.6	24.3	9.4	50.8
19.09-30.09	212.4	36.7	20.8	9.2	56.5
30.09-25.10	200.6	48.2	26.6	25.2	80.1
25.10-17.11	153.5	11.7	13.6	4.9	23.7
17.11-30.11	109.6	7.0	10.2	-	13.3
30.11-05.01.84	320.5	10.7	28.3	-	9.1
05.01-28.01	301.7	3.3	23.4	-	20.8
28.01-06.02	153.2	10.6	27.0	13.1	7.9
06.02-20.02	243.4	22.6	49.3	21.4	28.8
20.02-27.02	155.2	10.2	27.0	10.7	35.4
TOTAL	8053	5900	1229	1605	688
P/B annuel (% de B ₀)	2544	5736	3692	5375	1283

Tableau 6.2 : Production des cinq espèces principales de Copépodes (mg P.S./m²) durant les différents intervalles séparant les prélèvements.

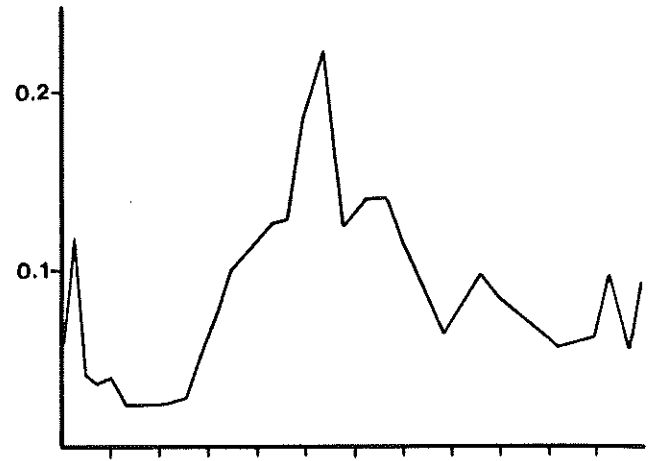
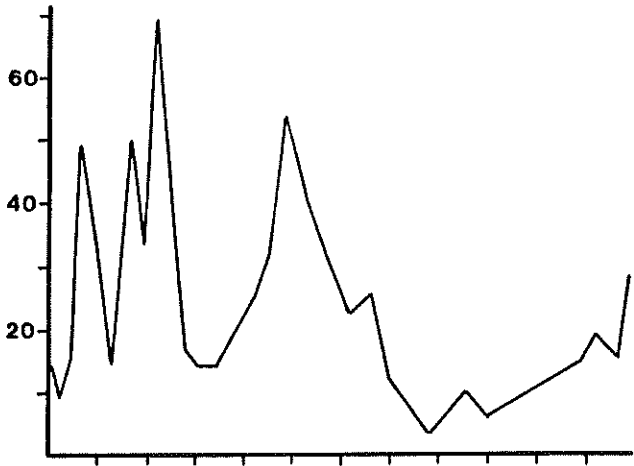
Clausocalanus présente deux pics de production importante, un printanier et un estival, avec des valeurs comprises entre 50 et 70 mg P.S./m².jour. En juin et durant l'automne, la production est plus faible, entre 10 et 20 mg P.S./m².jour. La productivité (rapport production/biomasse instantanées) est maximale pendant la saison chaude. La production totale annuelle est d'environ 8 g/m², soit 25.4 fois la biomasse initiale (1er mars 1983).

Centropages typicus ne montre qu'un pic marqué de production, à la fin du mois d'avril, avec une valeur élevée (238 mg P.S./m².jour). Pendant le reste de l'année, la production journalière oscille entre 1 et 10 mg P.S./m². La productivité présente une série de maxima (entre 30 et 40%) en été et au début de l'hiver. La production annuelle est de 5.9 g/m² soit environ 57 fois la biomasse en début de cycle.

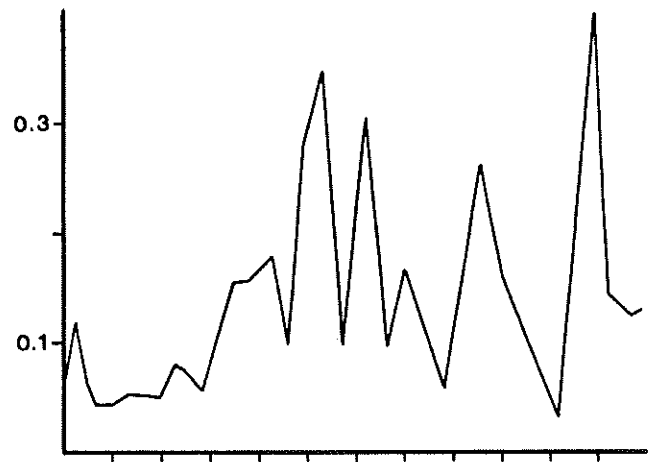
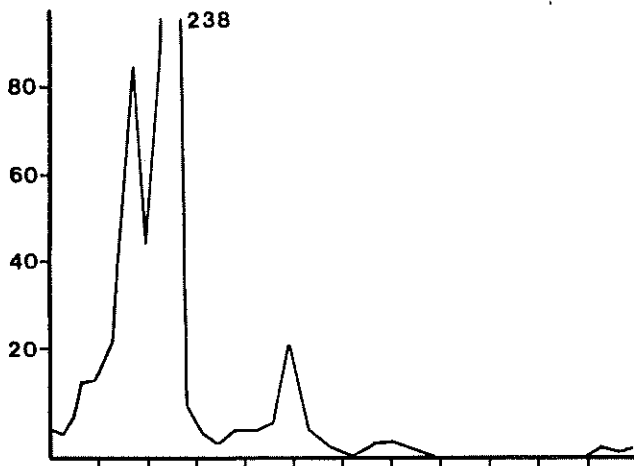
Acartia clausi ne produit journallement en moyenne que 5 mg P.S./m², sauf en avril où un pic de 50 mg P.S./m² est observé. Sa productivité est élevée en été, mais ces valeurs sont à considérer avec circonspection du fait des biomasses extrêmement faibles. La production annuelle d'*Acartia* est estimée à 1.6 g/m², soit une multiplication de la biomasse initiale par 54.

La production des *Oithona* est, malgré l'abondance des organismes, relativement basse ; ceci peut s'expliquer par le très faible accroissement de biomasse (< 2 µg) entre l'oeuf et l'adulte. Leur production ne dépasse les 10 mg P.S./m².jour qu'à la fin du mois de mars et au début d'août. Intégrée sur l'année, elle est égale à 1.2 g/m², soit 37 fois la biomasse initiale.

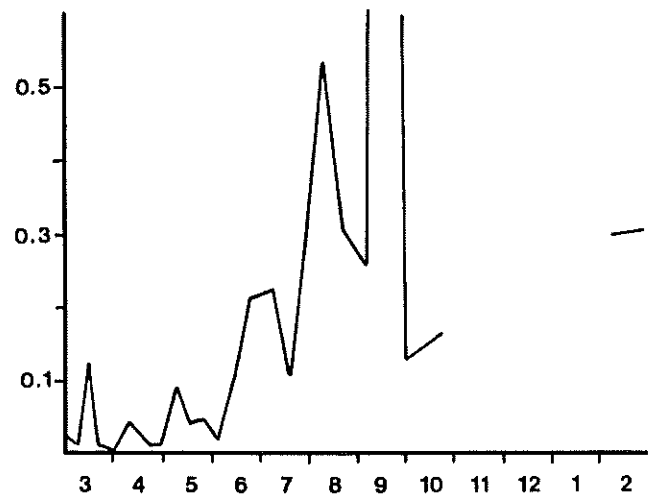
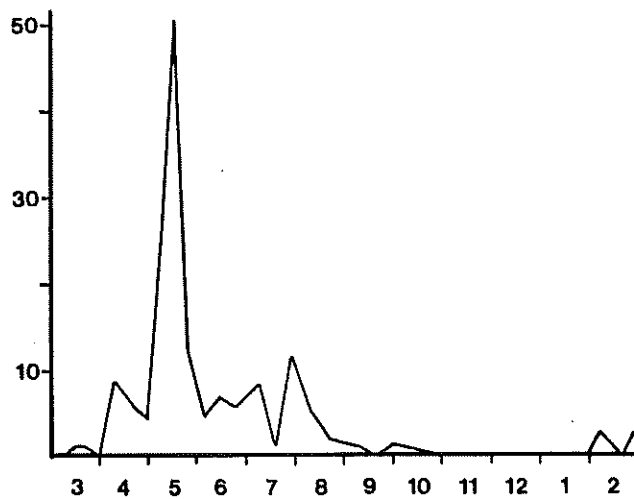
Chez *Calanus helgolandicus*, le maximum de production est observé en été, alors que le maximum de biomasse se passe



Centropages



Acartia



P (mg.m⁻².d⁻¹)

P/B (d⁻¹)

Fig.69 : Production et productivité journalières chez *Clausocalanus* spp., *Centropages typicus* et *Acartia clausi*.

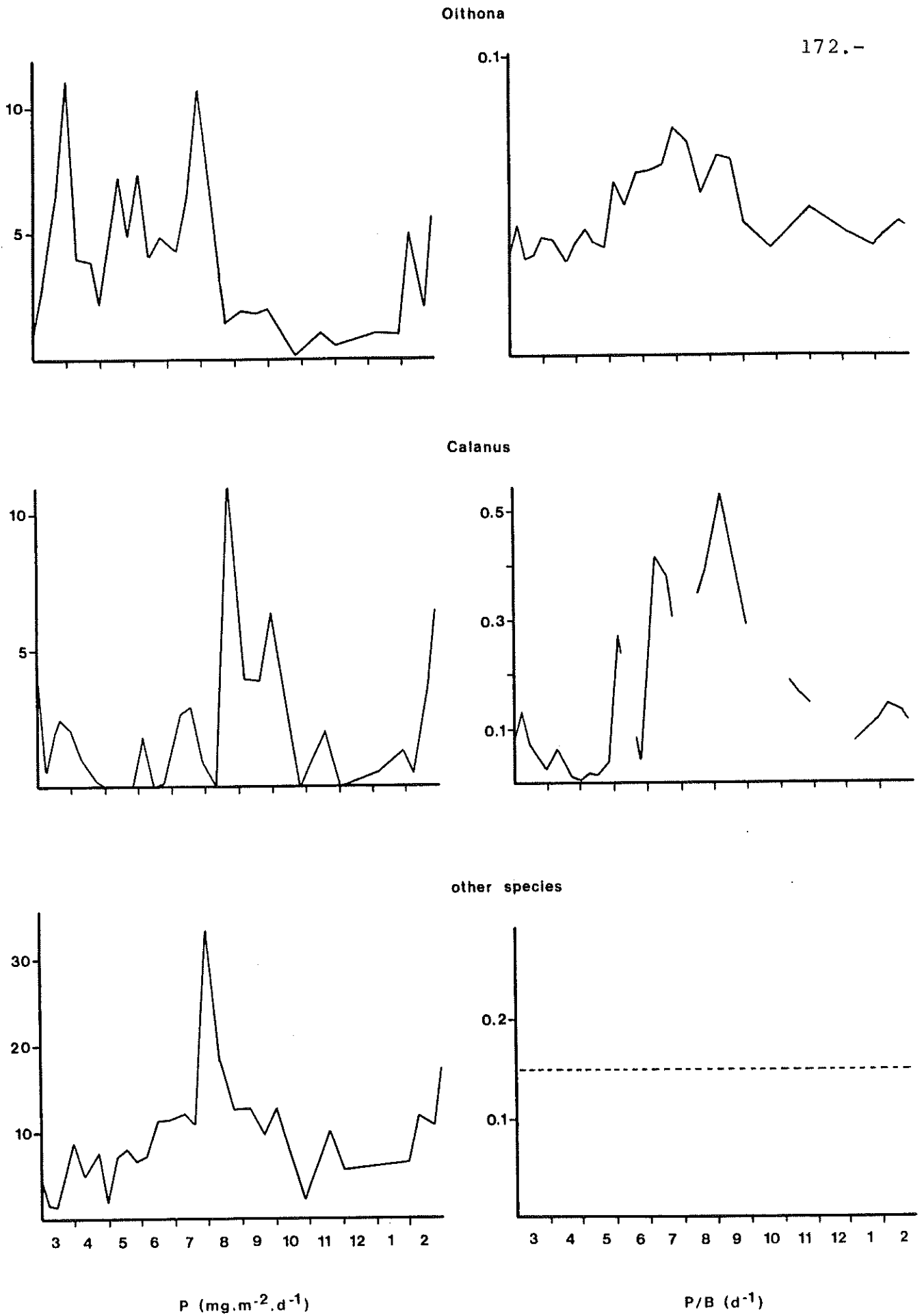


Fig.70 : Production et productivité journalières chez *Oithona* spp., *Calanus helgolandicus*, et chez les autres espèces de Copépodes.

pendant la poussée phytoplanctonique. Ce fait est à regarder avec réserves, du fait des remontées fréquentes de *Calanus* des eaux intermédiaires vers la surface. La production annuelle est faible : 0.7 g/m^2 , soit 12.8 fois la biomasse initiale.

Pour les autres Copépodes, la production a été calculée en considérant un rapport production/biomasse moyen de 15% (fig.70).

6.4. Estimation de la production du méroplancton

Bien que numériquement mal représenté dans les eaux calvaises, le méroplancton mérite l'attention du fait de la biomasse parfois élevée de certains de ses constituants (larves de Décapodes).

6.4.1. Les véligères

Les données concernant la production de ces larves sont rares dans la littérature ; seul GREZE (1970) donne une estimation du temps de turn-over moyen des larves planctoniques de Mollusques. A partir de ce renseignement, NASSOGNE (1972) estime à 15% la productivité journalière, valeur qui n'est pas éloignée de celle proposée par PETIPA *et al.* (1970) pour l'ensemble des herbivores (3-16%).

A partir des mesures de poids sec réalisées à diverses saisons, une valeur moyenne de $0.5 \text{ } \mu\text{g/individu}$ peut être considérée. En utilisant une productivité journalière de 15%, la production devient égale à environ 1.2 mg P.S./m^2 . jour pendant le pic de véligères de mai, 0.9 mg P.S./m^2 . jour pendant celui d'août, et oscille entre 0 et 0.4 mg P.S./m^2 . jour durant le reste de l'année.

6.4.2. Les larves de Crustacés

Du fait de la diversité des formes rencontrées dans les échantillons, il est difficile d'obtenir une mesure correcte de la biomasse représentée par les larves de Crustacés. Il a donc été nécessaire de choisir une valeur moyenne de poids individuel. Comme la majorité de ces larves appartient aux Natantia, leur poids a été estimé à partir de l'équation calculée pour les Mysidacés (voir chapitre 7, fig.92) ; sur base d'une longueur moyenne de 1.5 mm, le poids sec individuel est d'environ 120 μg . Cette valeur est proche de celles proposées par NIVAL *et al.* (1972, 104-138 μg) et IKEDA (1974, 25-479 μg) pour les larves de quelques espèces.

Mis à part les articles traitant du développement et de la morphologie de ces larves, aucune référence concernant la dynamique des populations ou la production des espèces méditerranéennes n'a été trouvée. Nous avons donc tablé sur une productivité journalière de 15%, voisine de celle trouvée chez les Copépodes ou les Mysidacés. La production journalière, calculée sur base de ces valeurs moyennes, oscille entre 5 et 23 mg P.S./m² entre avril et août ; en septembre, un pic de 45 mg P.S./m².jour est observé ; l'hiver et l'automne sont caractérisés par des productions basses, 1 à 2 mg P.S./m².jour.

On remarque donc que, malgré leur faible importance numérique au sein de la communauté, les larves de Décapodes ont une production comparable à celle d'un Copépode tel que *Centropages*.

6.5. Production des Appendiculaires

Depuis l'apparition des techniques d'élevage de ces Tuniciers (PAFFENHÖFER, 1973 ; FENAUX & GORSKY, 1979), une série de paramètres tels que poids individuels, durées de croissance ou fécondité ont pu être estimés. Des équations reliant le poids à la taille ont été proposées par NASSOGNE (1972), PAFFENHÖFER (1975) et FENAUX (1976) ; ce dernier établit les relations pour deux espèces de *Fritillaria* et deux d'*Oikopleura* dont *O. longicauda*, l'espèce la plus commune à Calvi :

$$\log \text{P.S. } (\mu\text{g}) = 2.439 \log L_T (\mu\text{m}) - 5.743$$

où L_T est la longueur du tronc des animaux.

Dans une étude récente, FENAUX & GORSKY (1983) analysent en détail la croissance de cette même espèce ; 185 heures séparent la naissance de la maturité sexuelle et de la ponte, soit un accroissement de 30 μg en environ 8 jours. Sauf au début du développement (segmentation de l'oeuf) où la croissance est plus lente et à la fin du développement où elle s'accélère, l'augmentation de poids est relativement constante et peut s'écrire :

$$\log \text{P.S.} = 1.69 \log t - 2.495$$

où t est l'âge de l'individu en heures. Le nombre d'oeufs émis par chaque femelle varie entre 5 et 139.

La longueur totale des individus trouvés dans les pêches est en moyenne de 1 mm, ce qui correspond à un âge de 1 jour et un poids de 0.8 μg . A cet âge, l'accroissement pondéral journalier est de 1.6 μg , ce qui signifie une productivité journalière de 195% ; en fait, cette productivité

journalière diminue à environ 50% vers le 3ème jour et à un peu moins de 30% en fin de croissance, valeur également proposée par GREZE (1970) pour l'ensemble des Appendiculaires.

Sur base de cet accroissement pondéral journalier, la production estimée des Appendiculaires oscille entre 18 et 64 mg P.S./m².jour pendant la saison chaude. En hiver et au début du printemps, elle est inférieure à 8 mg P.S./m².jour.

A cette production "somatique", il conviendrait d'ajouter celle des logettes que les animaux fabriquent et remplacent toutes les 3 heures en moyenne. Ces logettes, dont le poids est vraisemblablement infime, semblent cependant jouer un rôle important comme source de nourriture pour d'autres organismes (Copépodes) (ALLDREDGE, 1972).

6.6. Les apports du zooplancton profond

6.6.1. Production printanière de *Meganyctiphanes norvegica*

Si un certain nombre de travaux ont été consacrés à la croissance de *Meganyctiphanes norvegica* au cours de son cycle bisannuel (MAUCLINE, 1960 ; FOWLER *et al.*, 1971 ; MATTHEWS, 1973 ; BOYSEN & BUCHHOLZ, 1984), peu de renseignements sont disponibles sur sa croissance au cours des deux premiers mois de développement. Or, c'est justement à cette période que cet Euphausiacé apparaît dans les eaux de surface du golfe de Calvi.

Tableau 6.3

Evolution temporelle du pourcentage des différents stades larvaires chez *Meganyctiphanes norvegica* au printemps 1983.

Dates	Nombre/m ²	oeufs (nauplii)	métanauplii	calyptopis	furcilia
08.03	8.000	100	-	-	-
15.03	9.100	13	87	-	-
21.03	10.800	11	78	11	-
30.03	2.560	-	75	25	-
09.04	240	-	-	91	9
22.04	1.200	-	-	58	42
30.04	1.600	-	-	-	100

A partir des données du tableau 6.3, il est toutefois possible de déterminer approximativement la durée nécessaire au passage d'un stade de développement au suivant :

- . nauplius → métanauplius : 1 semaine
- . métanauplius → calyptopis II : 2 semaines
- . calyptopis II → furcilia : 2 semaines

Au-delà du stade furcilia, les captures deviennent occasionnelles (migration vers les couches profondes).

A partir des mensurations de ces différents stades fournies par MAUCLINE (1980) et des poids estimés par l'équation poids-longueur des Mysidacés, il devient possible de calculer l'accroissement pondéral journalier de chacun des stades et, par là, la production de l'ensemble de la population. Les valeurs estimées entre 8 et 12 mg P.S./m².jour pour la seconde moitié du mois de mars descendent à environ 3-4 mg P.S./m².jour en avril.

6.6.2. Production automnale de *Cavolinia inflexa*

Les seuls travaux traitant de la croissance des Ptéropodes sont dus à CONOVER & LALLI (1972, 1974) qui rapportent des taux journaliers de croissance initiale compris entre 25 et 30% chez *Clione limacina*.

Aucune donnée, par contre, n'a pu être trouvée sur *Cavolinia inflexa*, mis à part le poids sec des adultes (~ 2.5 mg : NIVAL *et al.*, 1972). Pour les larves et les jeunes individus, qui forment la quasi-totalité de la population en novembre et décembre, les poids ont été estimés d'après le calcul du volume des individus, en supposant une densité unitaire et un rapport poids frais/poids sec de 20% ; ce poids varie de 0.2 mg pour les larves venant d'éclore à 0.6 mg pour les individus rencontrés en janvier avant la descente de la population vers les eaux profondes. En supposant la croissance constante durant les trois mois de présence de l'espèce, l'accroissement pondéral individuel est de 6.7 µg/jour. La production calculée sur cette base est de 8 mg P.S./m². jour pour le pic de fin novembre puis descend à des valeurs inférieures à 1 mg P.S./m².jour au début de l'hiver.

6.7. Le problème du macrozooplancton gélatineux

Comme il a été remarqué au chapitre 4, divers organismes du macrozooplancton gélatineux font régulièrement des apparitions brèves mais importantes dans la baie. Vu la biomasse élevée de ces organismes, leur proportion dans la biomasse totale du zooplancton peut représenter temporairement plus de 95% ; ainsi, par exemple, le 25 février 1983, 200 tonnes (8 tonnes en poids sec) de *Pelagia noctiluca* sont présentes dans la seule baie de la Revellata ; de février à juin,

1500 tonnes ! (60 tonnes en poids sec) d'organismes gélatineux sont entrés dans la baie, en moyenne 200 mg P.S./m².jour (DAUBY, 1985).

Cependant, la quasi-totalité de cette formidable masse d'organismes vient s'échouer sur les rochers. Les individus dépérissent rapidement : perte du manubrium pour les méduses, dislocation des cloches chez les Siphonophores, déchirement de la tunique des Thaliacés. En fait, leur "durée de vie" dans le golfe est en moyenne de deux jours après lesquels ils sont retrouvés sous forme de débris parmi les posidonies. Par ailleurs, à leur entrée dans le golfe, les organismes apparaissent déjà sénescents : mobilité réduite, activité prédatrice quasi nulle, gonades déliquescents,...

Ces centaines de tonnes de matière organique aboutissent donc sur le fond où elles sont rapidement dégradées ; seule une infime partie est directement consommée par les poissons (Sparidae).

En raison du très bref temps de séjour du macrozooplancton dans le golfe et de l'état physiologique des organismes qui le composent, on peut considérer que leur production est nulle : aucune croissance, aucune émission de larves (une seule observation d'éphyrules de *Pelagia* sur l'année). Leur importance dans l'écosystème planctonique est uniquement prédatrice et, en fait, il serait préférable de les rattacher au compartiment benthique vu la quantité de matière qu'ils y apportent.

Seule exception à cette "non-productivité" : les Thaliacés *Salpa fusiformis* et *Thalia democratica*. Ces deux espèces restent présentes pendant une durée relativement brève (le mois de mai) mais leur répartition dans la colonne d'eau est beaucoup plus homogène et, surtout, leur état nettement meilleur (nage active, chaînes entières). Chez *Thalia*,

la durée de génération serait extrêmement courte, de l'ordre de 2 jours (HERON, 1972), avec un accroissement en longueur d'environ 10% par heure ! Ces mesures, réalisées en laboratoire dans des conditions idéales (concentrations en nourriture élevées), sont fortement critiquées par DEIBEL (1982) ; ce dernier observe une durée de croissance de l'ordre de la semaine et une productivité journalière moyenne de 19%, valeur plus réaliste qui sera adoptée dans notre calcul.

La taille moyenne des organismes capturés est de 5 mm, ce qui correspond, d'après DEIBEL, à un poids sec d'environ 50 µg. La production peut donc être estimée, pour le mois de mai, au moment du pic, à 10 mg P.S./m².jour.

6.8. Synthèse : production globale de l'écosystème planctonique

Si l'on réalise la somme des estimations de production pour les divers constituants de la communauté zooplanktonique, on note (fig.71) un net maximum de production journalière totale au début du mois de mai (~ 350 mg P.S./m²), un bon mois après le maximum de production primaire. Ce pic correspond au maximum de biomasse, mais non à celui de densité en organismes qui s'observe pendant le bloom de phytoplancton. La production journalière se maintient à des niveaux élevés durant toute la saison chaude : entre 100 et 200 mg P.S./m² ; en automne et en hiver, elle tombe en dessous du seuil des 100 mg P.S./m².

La productivité du zooplancton est relativement basse au début du printemps (5% par jour). De juillet à octobre, elle atteint son maximum (de 15 à 20% par jour); ces valeurs élevées sont vraisemblablement le fait de l'effet de la température sur les vitesses de croissance des organismes.

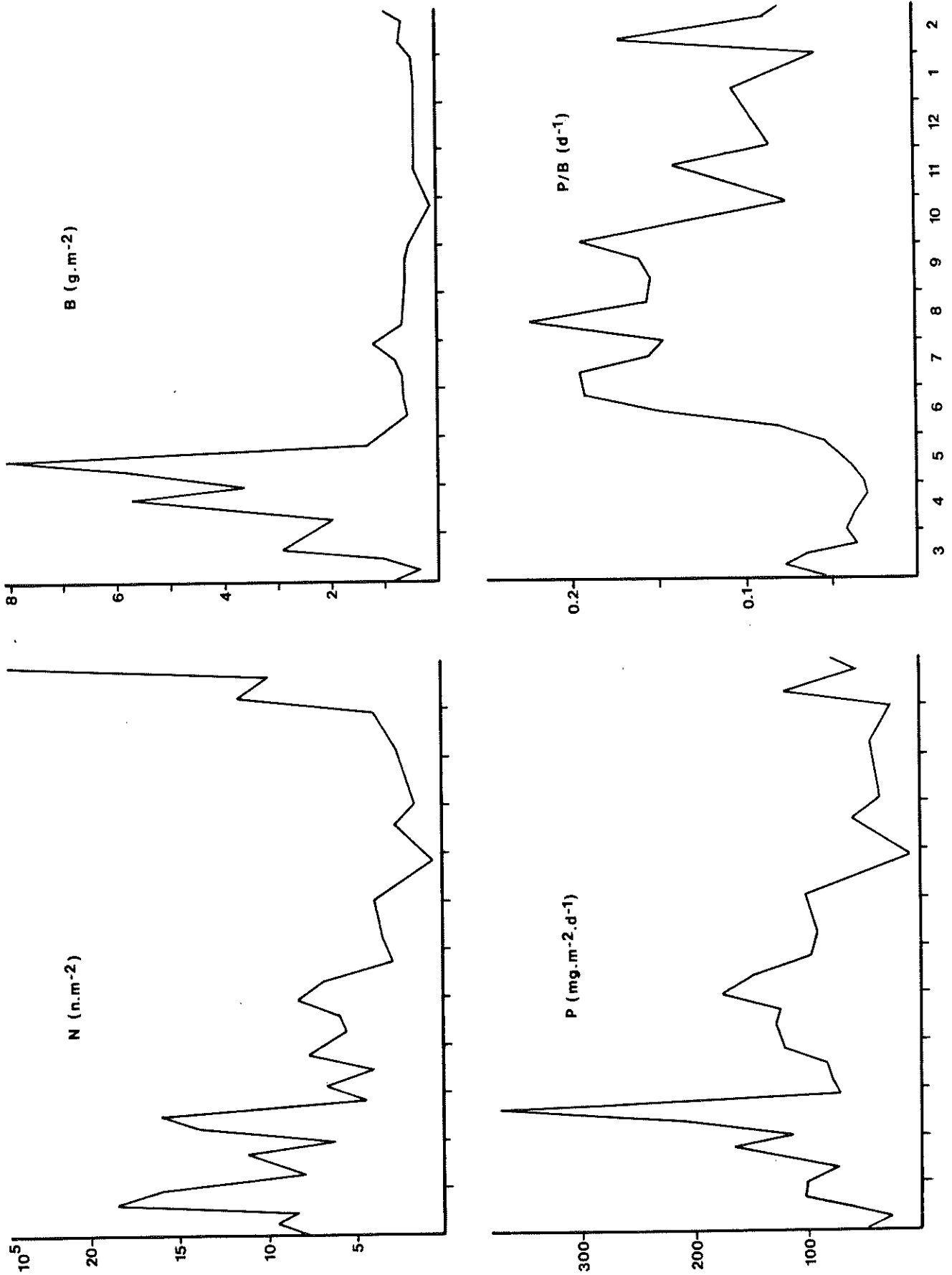


Fig.71 : Evolution annuelle du nombre d'individus, de la biomasse, de la production et de la productivité pour l'ensemble du zooplancton (à l'exception des *Pelagia*).

Relativement peu d'informations sont disponibles sur les secteurs géographiques voisins. Les seules études sur la production de l'ensemble de la communauté planctonique sont celles de NASSOGNE (1972) sur le versant italien de la Mer Ligure, et de NIVAL *et al.* (1975) sur la radiale Nice-Calvi et sur la zone située au sud de Marseille, au niveau du 42ème parallèle.

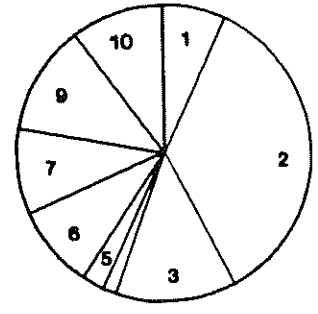
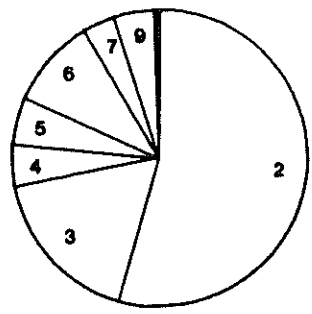
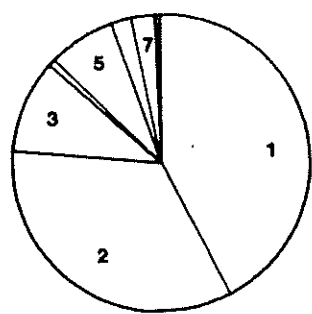
D'après NASSOGNE, la production du zooplancton total à la Spezia varierait entre 1.1 et 4.7 mg P.S./m³.jour entre mai et février et atteindrait 8.7 mg P.S./m³.jour pendant la période de poussée phytoplanctonique ; la contribution des carnivores serait relativement faible (3-4%) sauf en décembre (35%) en raison de l'accroissement de la biomasse en Chaetognathes et Annélides. La comparaison entre ces valeurs et les nôtres est malaisée du fait de la différence d'unités employées (m³-m²) ; *grosso modo*, un facteur de 50 est noté entre les deux séries de valeurs, ce qui correspond assez bien au rapport entre la biomasse contenue dans 1 m³ d'eau superficielle et la biomasse contenue dans une colonne de 100m de profondeur et de 1 m² de base.

Les estimations de NIVAL *et al.* pour le sud du bassin ligurien sont assez voisines des nôtres ; ces auteurs proposent des valeurs de production comprises entre 25 et 35 mg C/m².jour (62-88 mg P.S./m².jour) pour la période hivernale, et entre 125 et 172 mg C/m².jour (310-430 mg P.S./m².jour) pendant le bloom de phytoplancton. La contribution des différents groupes à la production totale n'est toutefois pas envisagée.

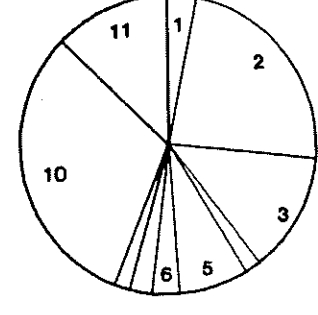
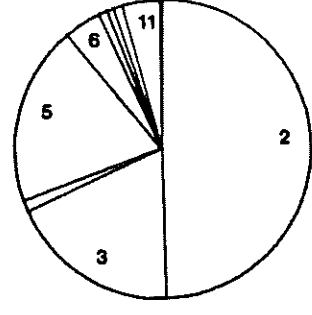
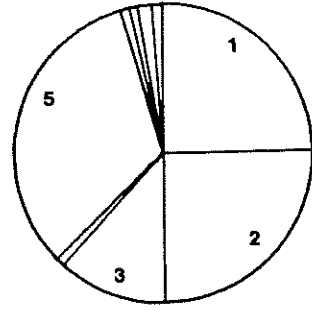
Pour le golfe de Calvi, il est possible de se faire une idée de ces contributions relatives sur base des estimations de production obtenues pour chacun des principaux groupes zoologiques du plancton (fig.72a,b,c).

- Pendant la période de poussée phytoplanctonique, en mars, l'essentiel du zooplancton est constitué par les Copépodes et les Tintinnides ; ces derniers participent cependant très peu à la biomasse totale et ne produisent que 5 à 10% de la matière organique. Les Appendiculaires et les larves d'Euphausiacés, bien que numériquement peu importants, contribuent respectivement pour 10 à 30% et 3 à 12% à la production totale.
- Au printemps, les Copépodes représentent la quasi-totalité du plancton et de la biomasse ; leur participation à la production totale est de plus de 75%. L'importance (20%) de la production des Thaliacés à la fin du mois de mai est à souligner.
- En été, l'importance numérique des Copépodes diminue. Les larves de Crustacés et les Appendiculaires deviennent significativement bien représentés et leur contribution à la production totale est importante, 50% en moyenne.
- Durant l'automne, la situation n'est guère différente, quoiqu'on observe une moindre importance du méroplancton et des Appendiculaires aussi bien dans la biomasse que dans la production. En novembre, les Ptéropodes, bien que relativement peu nombreux, constituent plus de la moitié de la biomasse et produisent près d'un quart de la matière organique.
- Au début de l'hiver, Copépodes et Appendiculaires se partagent la totalité de la biomasse et de la production. Les Tintinnides réapparaissent en grand nombre jusqu'à former 50% du total des organismes zooplanctoniques, mais leur production reste comparativement faible.

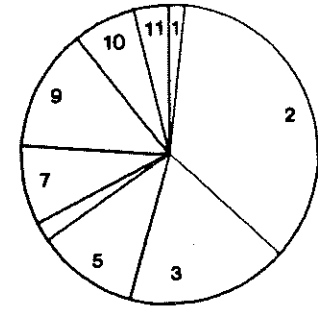
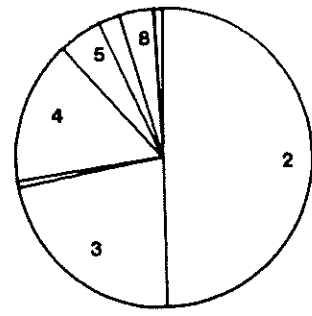
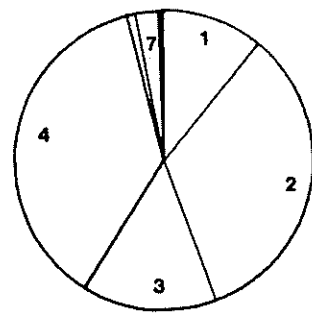
1-3-83



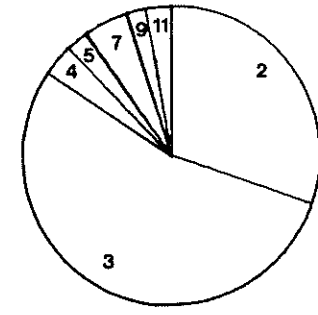
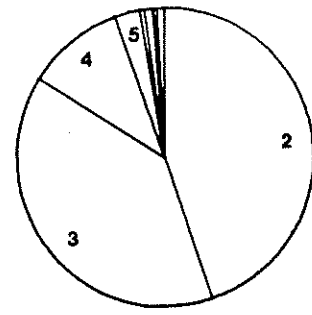
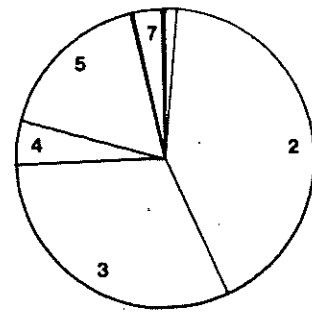
15-3



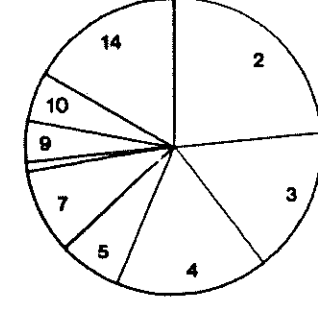
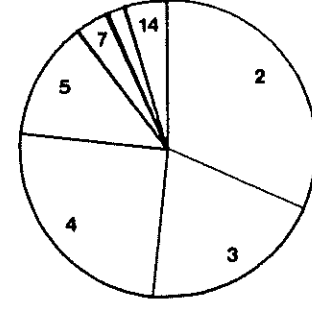
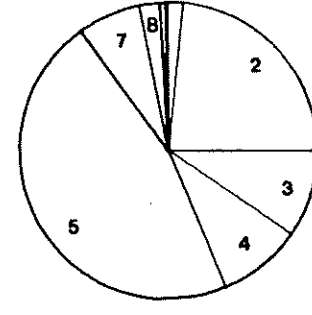
30-3



20-4



26-5



N

B

P

Fig.72a

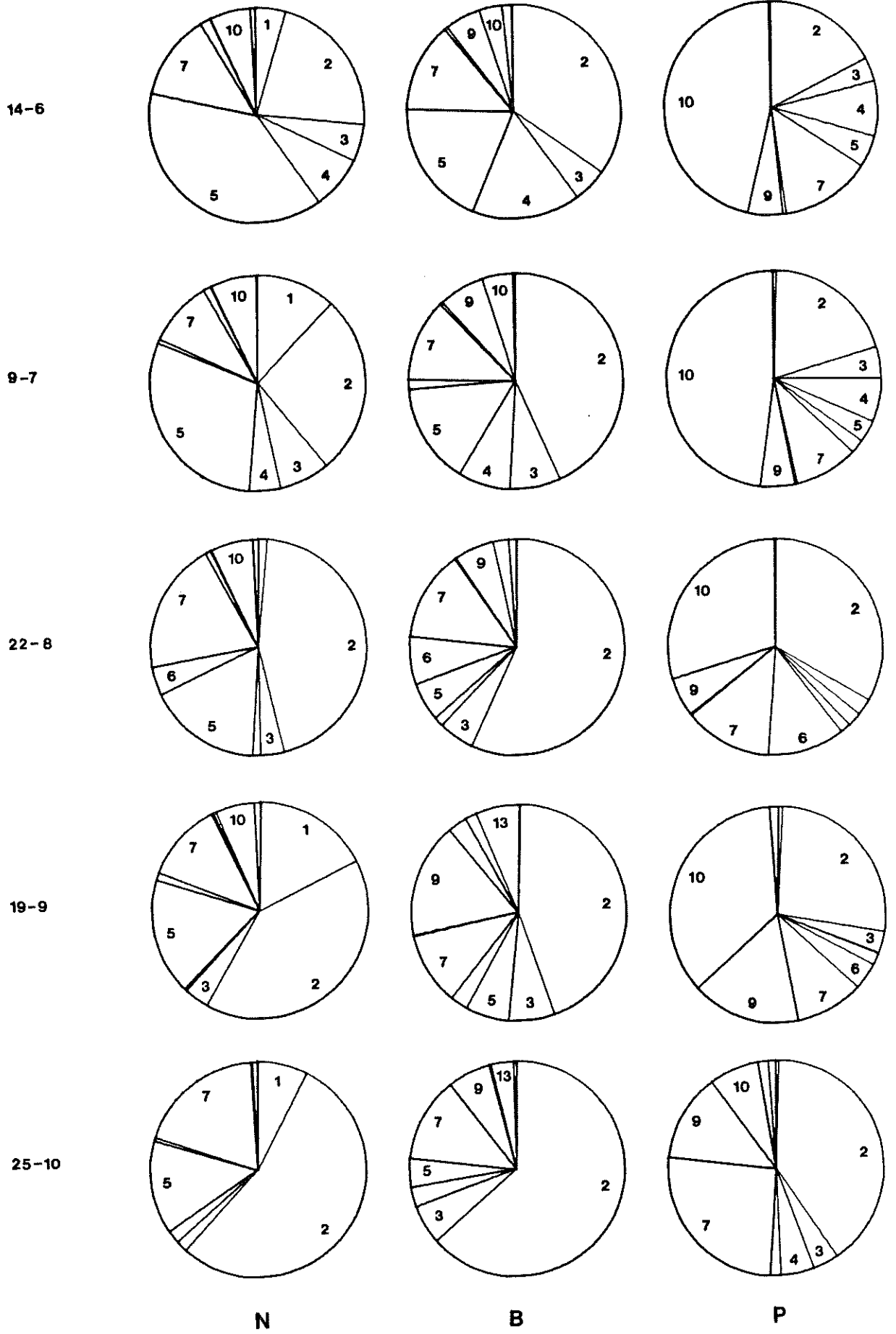


Fig.72b

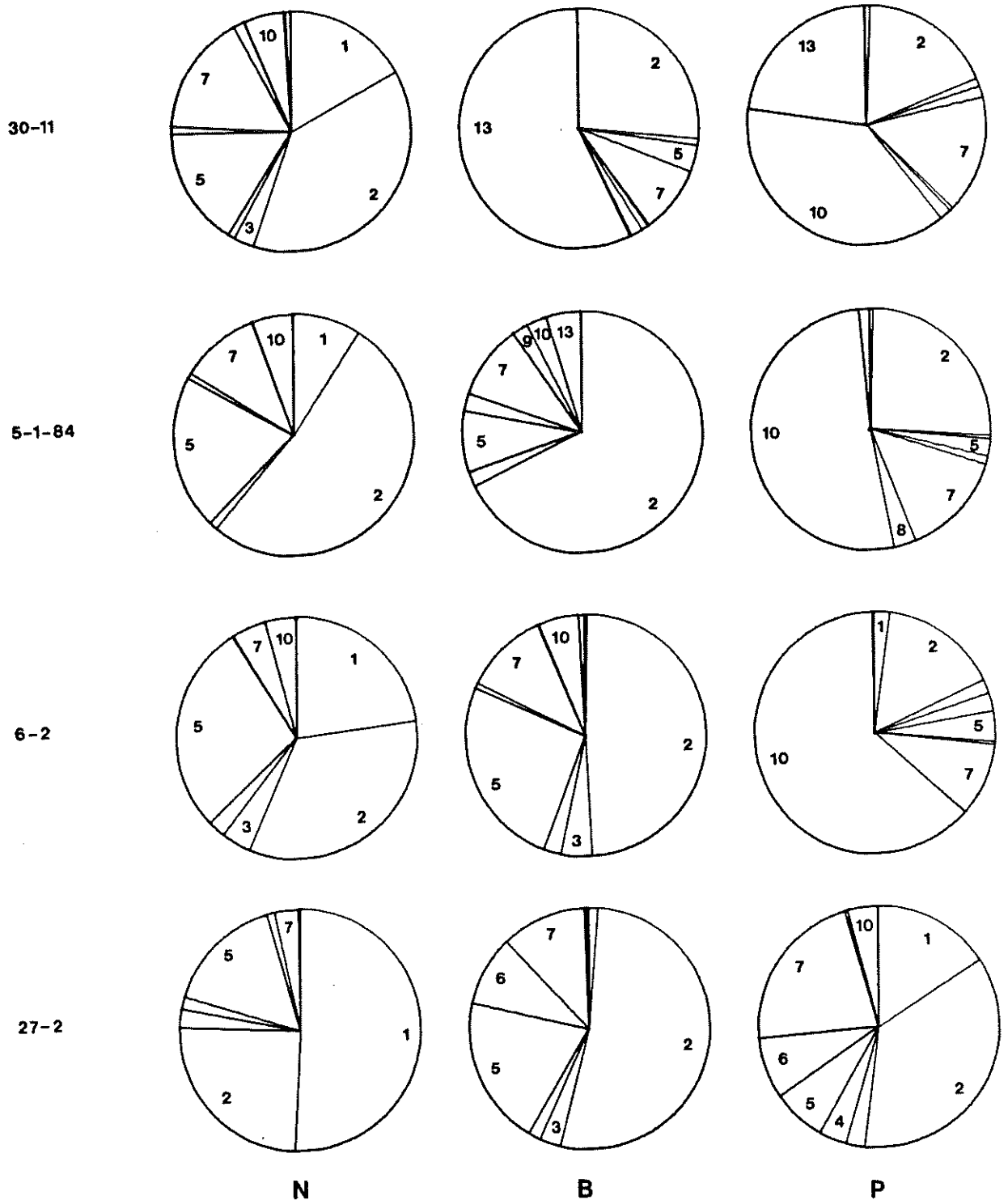


Fig.72c: Evolution des proportions relatives prises par les divers organismes ou groupes d'organismes dans le nombre, la biomasse et la production de l'ensemble des zooplanctontes.

1. Tintinnidés ; 2. *Clausocalanus* ; 3. *Centropages* ;
 4. *Acartia* ; 5. *Oithona* ; 6. *Calanus* ; 7. autres
 Copépodes ; 8. véligères ; 9. larves de Crustacés ;
 10. Appendiculaires ; 11. larves d'Euphausiacés ;
 12. Cladocères ; 13. Ptéropodes ; 14. Thaliacés.

Intégrée sur l'ensemble du cycle annuel, la quantité de matière produite par le phytoplancton est d'approximativement 40g C/m^2 , ce qui représente, pour le golfe de Calvi, environ 880 tonnes de carbone par an ; à titre comparatif, la production annuelle de l'herbier à posidonies a été estimée par BAY (1978) à 2.000 tonnes de carbone. La production annuelle du zooplancton herbivore est de 29g P.S./m^2 (11.6g C/m^2), soit, pour l'ensemble du golfe, environ 640 tonnes P.S. (250 tonnes de carbone) par an. La production des carnivores est de l'ordre de 3g P.S./m^2 (1.2g C/m^2), soit 26 tonnes de carbone pour le golfe. L'efficacité des herbivores (rapport de leur production à celle du phytoplancton) est donc, en moyenne, d'environ 28%, valeur relativement élevée qui pourrait témoigner d'une exploitation efficace des faibles quantités de nourriture disponibles. L'efficacité des carnivores (rapport de leur production à celle des herbivores) est d'environ 10%, valeur considérée comme classique dans les modèles de pyramide trophique.

6.9. Estimation de la production du zooplancton total par les mesures de respiration

Des mesures du taux respiratoire de l'ensemble des organismes capturés par chacun des trois filets ont été réalisées à chaque sortie en mer (voir chapitre 3) ; les résultats sont présentés à la figure 73. On remarque une nette augmentation de ce taux métabolique lors de la poussée phytoplanctonique, et ce pour les trois groupes de taille. Fin mai, le taux respiratoire devient très faible puis se stabilise entre 0.1 et $0.2\text{ mg O}_2/\text{mg P.S. . jour}$ pendant toute la saison chaude. Un second maximum est observé en septembre pour les organismes capturés par le filet de $180\text{ }\mu\text{m}$. L'automne et le début de l'hiver sont caractérisés par des taux relativement bas.

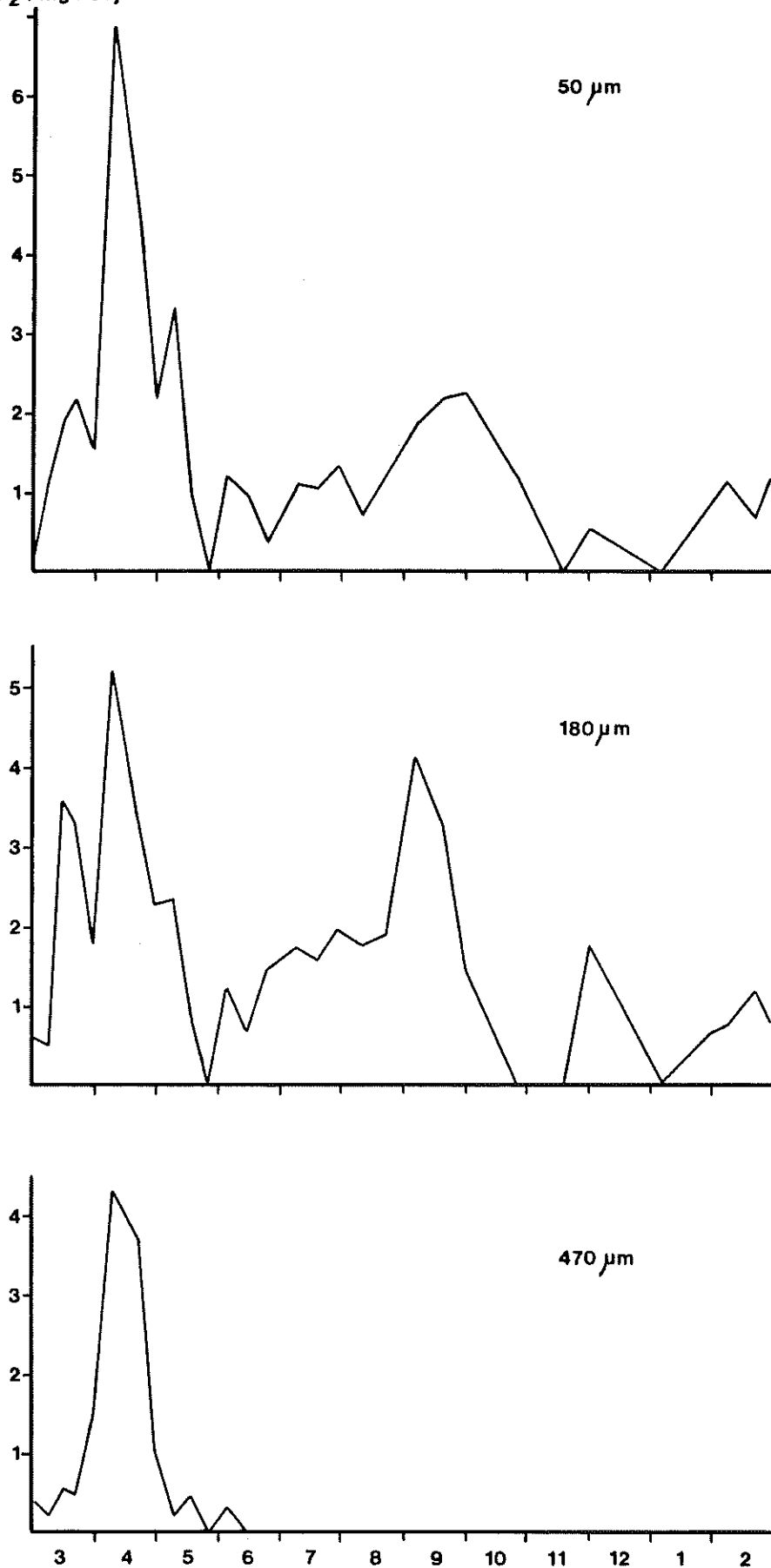


Fig.73 : Evolution du taux respiratoire des organismes capturés dans les trois types de filets. Au-delà de juin, aucune mesure n'a été réalisée sur les échantillons du filet de 470 μm à cause du nombre trop faible d'organismes.

Sur base des mesures de respiration, il est possible d'estimer la production au moyen de l'équation 5.23 :

$$P = R \frac{K_2}{1-K_2}$$

qui peut également s'écrire

$$P/B = R/B \frac{K_2}{1-K_2}$$

où P/B et R/B sont respectivement la productivité et le taux respiratoire.

D'après les moyennes établies de différents travaux (cfr chapitres 1 et 5), une valeur de 0.3 a été choisie pour K_2 , le coefficient d'efficacité d'utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance. Si l'on appelle P_R la productivité (ou la production) calculée par cette méthode physiologique, et P_D celle obtenue par la méthode dynamique, on observe que :

- P_R est sensiblement égale à P_D pendant la période de poussée phytoplanctonique,
- P_R est deux à trois fois supérieure à P_D juste après le bloom,
- P_R est deux à quatre fois inférieure à P_D durant la majeure partie de la période de pauvreté en phytoplancton.

Ces observations amènent à reconsidérer la valeur utilisée pour K_2 . Pour obtenir une bonne concordance entre P_R et P_D , il convient de supposer une efficacité d'utilisation de la nourriture assimilée moindre (20%) lorsque les concentrations en nourriture sont importantes ; par contre, cette efficacité doit être prise supérieure (entre 50 et 60%)

en milieu nutritionnel appauvri. Une semblable relation inverse entre la quantité de nourriture disponible et l'efficacité d'utilisation de cette nourriture avait déjà été notée par CONOVER (1968) et PAFFENHÖFER (1976). Une haute efficacité en milieu pauvre permet également d'expliquer la valeur relativement élevée du rapport production des herbivores/production primaire trouvé pour les eaux calvaises.

7. ETUDE COMPARATIVE DE LA BIOLOGIE ET DE LA PRODUCTIVITE D'UN CRUSTACE BENTHO-NECTONIQUE, LE MYSIDACE *Leptomysis* spp.

Comme il a été vu aux chapitres 4 et 6, les Copépodes représentent l'essentiel de la biomasse du zooplancton et contribuent pour une large part à la production de matière organique pélagique. Aussi nous a-t-il paru intéressant d'étudier comparativement la biologie d'un groupe de Crustacés benthiques dont l'abondance dans les eaux calvaises semblait élevée, les Mysidacés. Ces organismes ont la particularité de vivre en "essaims", ce qui rend plus aisées leur localisation en plongée et la collecte d'échantillons.

7.1. Choix des espèces

Une douzaine d'espèces de Mysidacés habitent les eaux du golfe. Certaines sont plutôt à tendance pélagique (*Eucopia hanseni*, *Euchaetomera tenuis*), restent en profondeur et ne sont rencontrées qu'occasionnellement en surface ; d'autres (*Siriella* spp., *Gastrosaccus* spp.) vivent à proximité des substrats benthiques pendant la journée et se dispersent dans la colonne d'eau durant la nuit ; d'autres enfin demeurent au voisinage du fond et ne sont qu'exceptionnellement capturées en pleine eau. Ce dernier groupe d'espèces, appelées benthonectoniques, est de loin le plus fréquent à Calvi et est principalement représenté par le genre *Leptomysis*.

Ce genre *Leptomysis* - et les genres (ou sous-genres) apparentés *Paraleptomysis* et *Pyroleptomysis* - est largement représenté dans les zones tempérées et compte une bonne vingtaine d'espèces dont douze sont présentes en Méditerranée ; ce nombre est toutefois à considérer avec circonspection car

la systématique du genre est en pleine révision et de nouveaux taxons ont été récemment décrits (BĂCESCU, 1966 ; WITTMANN, 1984b, 1985). Huit espèces sont présentes à Calvi : *Leptomysis gracilis* (SARS, 1864), *L. lingvura* (SARS, 1868), *L. mediterranea* (SARS, 1877), *L. bürgii* (BĂCESCU, 1966), *L. "posidoniae"* (WITTMANN, 1985), *L. "heterophila"* (WITTMANN, 1985), "*Pyroleptomysis*" *peresi* (BĂCESCU, 1966) et "*P. rubra*" (WITTMANN, 1984) ; pour les quatre dernières espèces, signalées par des guillemets, la parution de la (re)description correcte des holotypes est attendue.

Parmi ces huit espèces, quatre sont particulièrement abondantes à Calvi, chacune ayant son comportement et sa biologie propres : *L. lingvura*, *L. posidoniae*, *L. heterophila* et *L. gracilis*.

7.2. Eco-éthologie comparée des quatre espèces

7.2.1. Comportement social

Le comportement grégaire de nombreuses espèces de Mysidacés a été depuis longtemps admis à partir des échantillonnages (TATTERSALL & TATTERSALL, 1951 ; BĂCESCU, 1964) ou a été observé soit à partir d'engins amphibies (TREGOUBOFF, 1962), soit depuis la surface (STEVEN, 1961 ; CLUTTER, 1967), soit enfin en plongée libre (MACQUART-MOULIN, 1970) ; il a cependant fallu attendre la généralisation de la plongée autonome en recherche océanologique pour qu'apparaissent des travaux plus approfondis sur ce type de comportement (WITTMANN, 1977, 1978b ; DAUBY, 1980, 1981a, b).

Différents modes d'agrégations ont été observés et peuvent être classés, selon la terminologie de CLUTTER (1969) et de MAUCLINE (1971), en :

- groupes ("schools"), petits ensembles polarisés où les organismes sont orientés parallèlement ;
- essaims ("swarms"), rassemblements de taille moyenne sans orientation préférentielle de leurs constituants ;
- bancs ("shoals"), rassemblements de grande à très grande taille résultant en fait de la fusion de plusieurs essaims.

Cette classification est purement arbitraire et des situations intermédiaires peuvent être trouvées. Toutefois, il semble que chaque espèce adopte préférentiellement un type d'agrégation ; ainsi :

- *Leptomysis lingvura* ne se rencontre jamais que sous forme de groupes ou d'essaims sphériques ou ellipsoïdaux. La taille de ces rassemblements varie d'environ 10 cm à 1m au maximum de grand diamètre ;
- *L. posidoniae* vit également sous forme d'essaims ellipsoïdaux, mais de taille plus grande en moyenne (jusqu'à 2 ou 3m) ;
- *L. gracilis* et *L. heterophila* forment des bancs dont la surface peut atteindre plusieurs centaines de m² sur environ 1m de hauteur. Ces deux espèces sont fréquemment associées.

7.2.2. Localisation des rassemblements de *Leptomysis*

Jusqu'aux travaux récents de WITTMANN sur les populations de *Leptomysis* en Adriatique et en mer thyrrhénienne, les espèces *L. lingvura*, *L. posidoniae* et *L. heterophila* ont été confondues sous la même appellation de *L. lingvura*. Pourtant, si les caractères morphologiques qui séparent ces espèces peuvent paraître médiocres (spinulation du telson et

des uropodes, écailles du pédoncule oculaire), chacune d'entre elles habite un biotope relativement bien défini (tableau 7.1).

Leptomysis lingvura est exclusivement trouvée sur la frange rocheuse côtière qui s'étend de la surface jusqu'à l'herbier de posidonies (-8m). Les essaims sont généralement localisés à l'entrée de failles ou d'anfractuosités protégées de l'action directe des rayons lumineux ; certains essaims sont parfois associés à la grande anémone *Anemonia sulcata*. Nous avons observé une localisation similaire dans les eaux de la rade de Villefranche et dans les calanques de Cassis. MACQUART-MOULIN (1970,1973) et WITTMANN (1977,1978b) ont relevé des observations identiques pour les régions marseillaise et napolitaine.

L. posidoniae a été trouvée à toutes les profondeurs entre 3 et 40m, mais c'est au niveau de l'herbier que se situe son preferendum. Ses essaims sont localisés sur les taches de sable ou dans les chenaux intermattes (SGFC) au voisinage direct des frondes de posidonies. Ces observations concordent avec celles de WITTMANN qui a remarqué, en plus, la présence de petits juvéniles isolés au sein même de l'herbier.

L. heterophila a également été trouvée à tous les niveaux (2-40m) mais semble préférer les fonds du détritique côtier aux abords de grosses formations rocheuses. Cette espèce est rarement rencontrée seule (d'où son nom) et est généralement associée à *L. gracilis*.

L. gracilis a une localisation fort similaire à celle de l'espèce précédente. Elle se rencontre également à la limite inférieure de l'herbier et semble rester la seule présente sur les fonds plats du détritique profond. Elle a été observée jusqu'à plus de 60m, mais à cette profondeur,

Tableau 7.1

Pourcentages de chacune des 4 espèces principales de *Leptomyxis* trouvées dans les échantillons du printemps à l'automne 1983. HP : herbier de posidonies ; DC : détritique côtier ; AP : substrat rocheux à algues photophiles ; * : moins de 1%.

Date	Substrat	Profondeur	<i>L. linguura</i>	<i>L. posidoniae</i>	<i>L. heterophila</i>	<i>L. gracilis</i>
28.05.83	AP	5m	100	-	-	-
06.06.83	AP	5m	95	5	-	-
11.07.83	AP	5m	98	-	-	2
11.08.83	AP	5m	100	-	-	-
23.08.83	AP	5m	93	2	4	*
02.09.83	AP	5m	100	*	-	-
21.10.83	AP	5m	100	-	-	-
11.11.83	AP	5m	100	-	-	-
06.03.83	HP	15m	-	100	-	-
24.03.83	HP	15m	-	100	-	-
31.03.83	HP	15m	-	98	1	*
19.04.83	HP	15m	-	100	-	-
15.05.83	HP	15m	-	100	-	-
06.06.83	HP	15m	-	100	*	-
05.08.83	HP	20m	-	100	-	-
20.09.83	HP-DC	38m	-	100	-	-
26.10.83	HP-DC	38m	-	100	-	*
07.03.83	DC	36m	-	3	87	100
19.03.83	DC	36m	-	3	71	12
07.04.83	DC	36m	-	1	52	26
07.05.83	DC	36m	-	-	91	47
07.06.83	DC	36m	-	*	86	9
10.07.83	DC	38m	-	-	-	13
02.08.83	DC	53m	-	-	-	100
23.08.83	DC	36m	-	16	81	100
01.10.83	DC	36m	-	7	*	3
						92

elle ne constitue plus réellement d'essaims ni de bancs, les individus étant dispersés sur le substrat.

Diverses raisons ont été avancées pour expliquer cette zonation des peuplements de Mysidacés (CLUTTER, 1967). Outre l'influence évidente des facteurs physiques, température, éclaircissement, agitation de l'eau (voir plus loin), il est vraisemblable que l'isolement des populations dans des niches relativement restreintes favorise les rencontres et la copulation des organismes. L'hypothèse d'une exclusion compétitive semble devoir être exclue car aucune agressivité interspécifique n'est observée ; de plus, nos expériences de mise en présence d'essaims d'espèces différentes menées tant en aquarium qu'*in situ* ont montré que le mélange se réalisait de façon spontanée et quasi immédiate.

En fonction des biotopes préférentiels des quatre espèces de *Leptomysis*, une série de stations de prélèvements a été sélectionnée (fig.74).

- La zone rocheuse (A) comprise entre la Station STARESO (S) et le bout de la Revellata a été balisée sur 100m au moyen d'une corde tendue à environ 5m de profondeur ; ce système permet la prospection d'une surface d'environ 300 m² ainsi que le comptage et le positionnement précis des essaims de *L. lingvura* qui y sont rencontrés.
- Deux chenaux intermattes bien individualisés (B) ont été choisis en fonction de leur profondeur (15m) et de leur proximité de la Station ; leur superficie est d'environ 200 m² (MICHEL & VOSS, 1982), donc relativement aisée à prospecter au cours d'une plongée.
- Quelques taches de sable interrompant l'herbier ont aussi été explorées (B', B'') afin de tenter d'établir la densité des populations de *L. posidoniae*. Divers

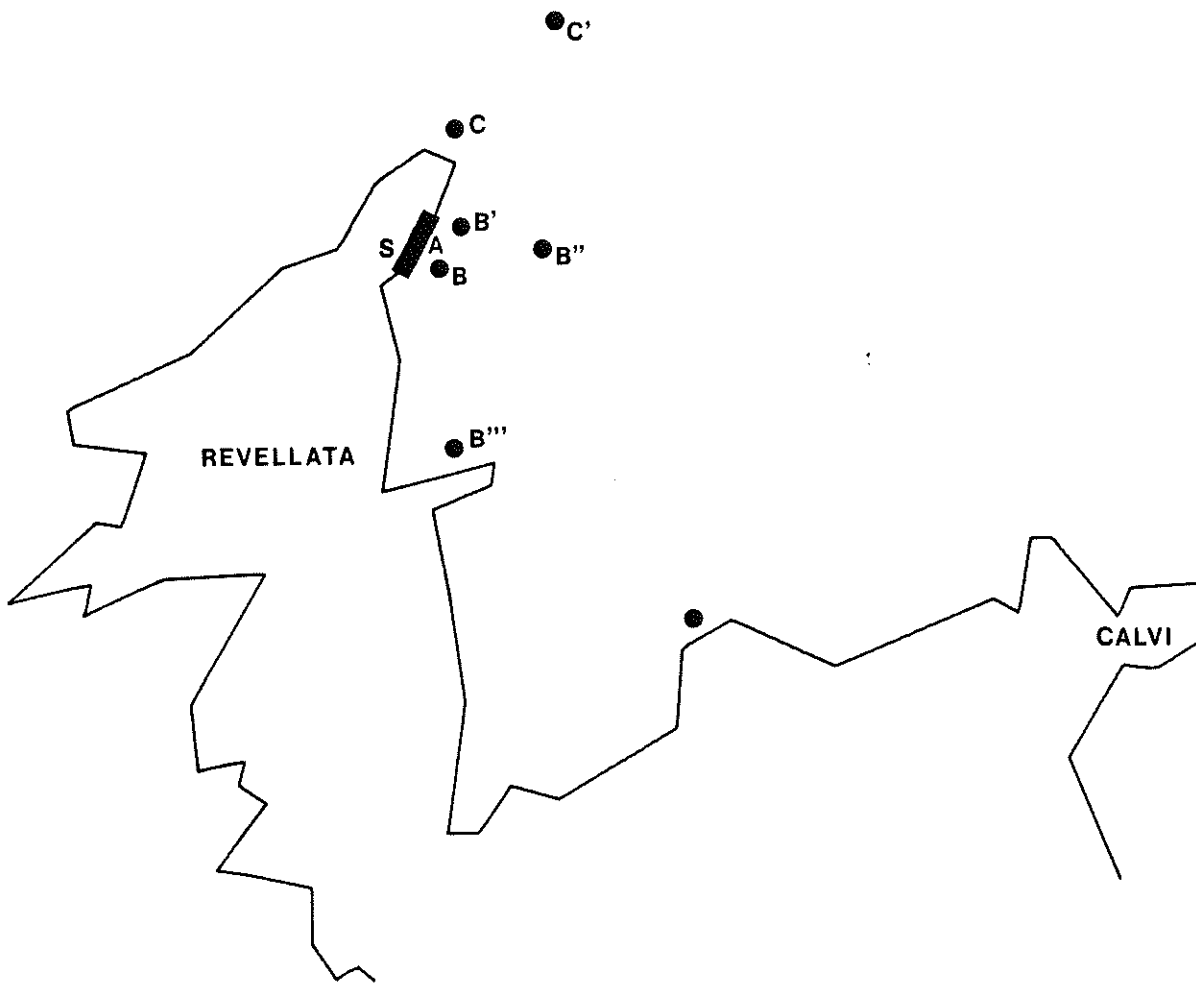


Fig.74 : Localisation des différentes stations de prélèvements de Mysidacés, dans la baie de la Revellata. Explications dans le texte.

échantillonnages ont également été réalisés à la limite inférieure de l'herbier (B'' ; -38m).

- A l'extrême pointe du cap de la Revellata, à 36m de profondeur, un dernier site a été balisé (C), caractérisé par une crique de sable détritique d'environ 10m de diamètre, bordée sur la moitié de son périmètre par de gros rochers.

Ces différentes stations ont été visitées à intervalles réguliers, environ tous les 10-12 jours. Chaque fois, les essaims ont été comptés, mesurés individuellement, puis un échantillon de 200 à 300 individus y a été prélevé, échantillon destiné aux mesures de taux métaboliques et de croissance.

7.2.3. Composition des essaims et comportement des individus

Comme il apparaît sur le tableau 7.1, les essaims de *L. lingvura* et de *L. posidoniae* affichent une nette tendance à la monospécificité. Les individus-hôtes d'autres espèces rencontrés en petit nombre dans ces essaims peuvent être considérés comme des "égarés nocturnes" ayant rejoint à l'aube (voir plus loin) une formation qui n'était pas la leur.

Dans le cas des bancs de *L. gracilis* et de *L. heterophila*, la plurispécificité n'est apparente qu'à l'échelle de l'ensemble du banc. Si l'on réalise des prélèvements de petite taille au sein de celui-ci, on constate qu'il est en fait constitué d'un accollement d'essaims de petite et moyenne tailles qui fusionnent à leurs extrémités. Un phénomène semblable a également été observé par WITTMANN (1978b) sur *L. lingvura* et *L. bürgii*.

Un autre type de sous-unités relativement bien individualisées, observables tant au niveau des essaims qu'à celui des bancs, intéresse les classes d'âge. On remarque en effet une tendance au regroupement, au sein même des essaims, des individus arrivés au même stade de croissance, voire même la séparation totale de ces individus en entité distincte ; ce phénomène de "castes" a été observé chez d'autres espèces (CLUTTER, 1969 ; ZELICKMAN, 1974). Dans le cas où un essaim se compose de plusieurs sous-unités, la disposition spatiale de celles-ci ne semble pas aléatoire ;

on remarque, en règle générale, que les juvéniles ou les imatures restent plus proches du substrat ou s'enfoncent plus profondément dans les crevasses, alors que les adultes demeurent en terrain plus découvert (protection passive des jeunes ?).

Le nombre d'individus dans les bancs ou les essaims est extrêmement variable. Il n'y a apparemment pas de limite maximale à la taille d'un rassemblement de Mysidacés, si ce n'est celle imposée par la configuration du biotope et les conditions hydrodynamiques locales. Si chez *Leptomysis lingvura*, la taille des essaims semble dépendre de l'ampleur des excavations rocheuses, les bancs de *L. gracilis* ou de *L. heterophila* peuvent recouvrir des centaines de m² et contenir plusieurs millions d'individus. A l'inverse, un nombre minimal d'individus est indispensable à la constitution d'un essaim. Nos expériences, réalisées en aquarium, ont montré qu'en dessous d'un seuil de 15 à 20 individus, ceux-ci nagent au hasard sans tendance à l'agrégation.

Au sein des essaims, les individus sont en perpétuel mouvement. Chez *L. lingvura*, ces mouvements sont effectués indépendamment par chaque individu, sous forme de trajectoires elliptiques d'une dizaine de centimètres de diamètre. Chez les trois autres espèces par contre, les mouvements, bien que de forme similaire, sont exécutés simultanément par plusieurs dizaines d'individus. En présence d'un courant d'eau suffisamment fort (quelques cm/s), tous les individus d'un essaim s'orientent face à ce courant et nagent de concert.

La distance interindividuelle moyenne peut être estimée à partir du volume d'un essaim et du nombre d'individus qui le composent ; le premier paramètre est mesuré en plongée et le second est déterminé par comptage après capture de l'essaim. La concentration moyenne est de 32 ind./l, avec

des valeurs extrêmes de plus de 100 ind./l pour les juvéniles de petite taille à 12 ind./l pour les grands adultes. La distance moyenne entre individus (calculée comme étant égale au côté du volume cubique occupé par chaque individu) est de 3.1 cm ; WITTMANN (1978b) donne des valeurs allant de 1.9 à 4.4 cm pour les adultes et de 0.6 à 1.4 cm pour les petits juvéniles. D'après CLUTTER (1969), cette distance interindividuelle ne devrait pas dépasser un certain seuil au-delà duquel la cohésion de l'essaim est rompue ; cette dernière serait principalement due à la perception par les individus (au niveau des statolithes) des mouvements d'eau créés par l'activité natatoire de leurs voisins.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour essayer d'expliquer la raison de la formation d'essaims chez les Mysidacés (EMERY, 1968 ; CLUTTER, 1969 ; ZELICKMAN, 1974).

- Un groupe d'animaux répondrait mieux aux stimuli de l'environnement que les animaux isolés, les individus du groupe les plus sensibles à ces stimuli entraînant les moins sensibles.
- La prédation serait réduite par diminution de la fréquence de contact avec les prédateurs ; de plus, ces derniers verraient les essaims de la même façon que les individus isolés, c'est-à-dire comme une seule proie, mais de taille plus (trop) importante. Des expériences réalisées en aquarium nous ont montré que le serran (*Serranus cabrilla*) repérait et dévorait immédiatement les *Leptomysis* isolés qui étaient ajoutés à son bac, alors que, placé dans un aquarium où se trouvait un essaim formé, le même poisson restait à distance et ne happait que les individus sortant du groupe.
- La copulation serait grandement facilitée et le pourcentage de femelles réceptives fécondées approcherait les 100%.

- La formation d'essaims permettrait une régulation automatique de la population par cannibalisme sur les juvéniles ou par diminution de la nourriture disponible localement. Cette hypothèse ne nous paraît toutefois pas valide pour les *Leptomysis* chez qui on observe une séparation spatiale entre jeunes et adultes, et une dissolution nocturne des essaims en quête de nourriture (voir plus loin).

Enfin, quelques formes d'association entre essaims de *Leptomysis* et d'autres organismes doivent être signalées. Outre celle de *L. lingvura* et d'*Anemonia sulcata* déjà mentionnée (commensalisme), de fréquentes associations sont observées entre essaims de *L. posidoniae* et essaims de jeunes Gobiidae - *Pomatoschistus quagga* en Adriatique (DAUBY in WITTMANN, 1985) et *Aphia minuta* à Calvi - ; les groupes d'alevins se tiennent soit à côté, soit au-dessus des groupes de Mysidacés. Semblable association a été notée entre *Mysidium* sp. et une autre espèce de poisson (*Haemulon* sp.) par Mc FARLAND & KOTCHIAN (1982) qui postulent l'existence d'une relation interspécifique où les poissons protégeraient les Mysidacés des autres prédateurs, tout en s'en nourrissant occasionnellement. Un autre type d'association est celui existant entre essaims de juvéniles de *L. lingvura* et essaims du Copépode *Acartia clausi* (adultes). Ces derniers essaims sont de petite taille (quelques litres) et comptent plusieurs milliers d'individus ; ils sont généralement trouvés à quelques centimètres du fond, à proximité des Mysidacés. La nature de cette association reste inexplicée. Toutefois, l'existence de tels rassemblements d'*Acartia* incite à réévaluer le caractère planctonique de cette espèce et les estimations de densité obtenues à partir des prélèvements au filet.

7.2.4. Comportement des essaims au cours de cycles journaliers

Chez les espèces de Mysidacés vivant en essaims ou en bancs, un rythme nycthéméral particulier de dissociation - reformation a été fréquemment observé (divers auteurs *in* MAUCLINE, 1980) ; un tel phénomène a été remarqué chez les populations méditerranéennes de *Leptomysis* (WITTMANN, 1978b ; DAUBY, 1980 ; MACQUART-MOULIN & PASSELAIGUE, 1982).

La mise en évidence de ce rythme journalier a été effectuée de la façon suivante : 20 essaims de *L. lingvura* (zone A, voir fig.74) ont été marqués au moyen d'un système de bouées lestées ; leur position par rapport à ce repère et leur degré de dispersion ont été relevés toutes les quatre heures (09-13-17-21-01 et 06 h). Les résultats de ces observations sont rassemblés à la figure 75 ; on peut en déduire que :

- les essaims qui se tiennent en zone plus éclairée sont moins compacts que ceux qui restent dans la pénombre. Les sous-unités d'immatures se maintiennent préférentiellement en groupes serrés dans les zones les plus sombres ;
- les essaims restent sensiblement en place pendant la journée, bien que des déplacements, faibles, puissent être observés autour de la bouée repère ;
- à la tombée du jour, les essaims s'étalent et diffusent, le grégarisme des individus semble diminuer. Parallèlement, les immatures sortent de la pénombre et se mêlent aux adultes ;
- pendant la nuit, tous les essaims disparaissent. On observe, sur toute la hauteur du substrat rocheux, la présence d'individus faisant montre d'une activité intense ;

n°	09 h.				13 h.				17 h.				21 h.				01 h.				06 h.			
	P	E	D	A	P	E	D	A	P	E	D	A	P	E	D	A	P	E	D	A	P	E	D	A
1	▲	2	3	a	●	3	2	a	●	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	●	3	3	a
2	▶	1	2	a	●	3	3	a	≧	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	2	2	a
3	▶	2	1	a	▶	3	3	a	●	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	↙	3	2	a
4	≧	2	2	a	●	2	2	a	●	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	●	3	2	a
5	↙	3	3	a	↙	3	3	a	↙	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▼	3	3	a
																					▶	1	1	j
6	▶	1	1	a	●	1	1	a	▶	1	2	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	2	2	a
																					▼	1	1	j
7	↙	3	2	a	▼	3	2	a	↙	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	●	3	3	a
8	▶	1	1	a	▶	2	2	a	▶	2	1	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	2	2	a
9	▲	2	3	a	▲	2	2	a	●	2	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	3	3	a
	▶	1	2	j	▶	1	2	j	●	1	2	j												
10	▶	3	2	a	▶	3	2	a	▶	2	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	3	3	a
11	▶	3	3	a	▶	3	3	a	▶	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▼	3	3	a
	▲	1	1	j	▶	1	1	j	▶	1	1	j									▼	1	1	j
12	▶	1	2	a	≧	2	3	a	●	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	3	3	a
13	▶	3	3	a	▶	3	3	a	↗	3	2	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	2	1	a
14	●	1	1	j	▶	1	1	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	2	1	a
15	▶	3	3	a	●	3	3	a	↙	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	3	3	a
16	▶	3	3	a	▶	1	1	a	▶	1	1	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	1	1	a
	▶	1	1	j																				
17	▼	3	3	a	▶	1	1	a	●	3	3	a	-	-	-	-	-	-	-	-	▶	2	2	a
	▼	1	1	j					●	1	1	j									▶	1	1	j
18	▶	1	1	a	▶	2	2	a	▼	3	3	a	▶	0	2	a	-	-	-	-	▼	3	2	a
19	●	2	3	a	●	3	3	a	●	3	3	a	●	0	3	aj	-	-	-	-	●	3	3	a
	●	1	1	j	●	1	1	j	●	2	2	j									●	2	2	j
20	●	3	2	a	●	3	2	a	●	3	2	a	●	0	3	a	-	-	-	-	▲	3	2	a

Fig.75 : Evolution au cours d'un cycle journalier de vingt essaims de *Leptomysis lingvura*. P : position par rapport à la bouée repère. E : intensité lumineuse au niveau du site (très faible : 1, faible : 2, modéré : 3). D : dispersion de l'essaim (faible : 1, moyenne : 2, élevée : 3). A : âge moyen des individus (adultes et grands immatures : a, jeunes immatures : j).

- peu après le lever du soleil, les essaims sont déjà reformés et toutes les niches vidées pendant la nuit sont à nouveau occupées.

Chez les trois autres espèces de *Leptomysis*, un comportement tout à fait similaire a été observé. A la tombée du jour, les essaims se dissocient et l'ensemble de la population se répand sur la quasi-totalité de la surface des fonds sableux. Chez d'autres espèces de Mysidacés vivant sur des substrats identiques (*Siriella* spp., *Gastrosaccus* spp.), la dissociation nocturne a également été observée, mais les individus, au lieu de descendre sur le fond, se répandent dans toute la colonne d'eau.

L'intensité lumineuse est de toute évidence le facteur déterminant de ce comportement migratoire. Ce dernier peut en effet être reproduit à volonté en aquarium en faisant varier la lumière (MACQUART-MOULIN, 1973 ; BOURDILLON *et al.*, 1980). Parallèlement, on peut observer *in situ* que, si la couverture nuageuse est importante, et donc la quantité de lumière parvenant à -15m et au-delà très faible, les essaims deviennent très lâches et ont tendance à descendre sur le fond ; ceci est particulièrement vrai pour les bancs de *L. gracilis* et *L. heterophila*.

L'hypothèse de l'existence d'un rythme interne propre semble devoir être réfutée. En effet, les essaims maintenus en conditions d'illumination permanente (24h ou plus) ne manifestent plus de comportement dispersif nocturne. Celui-ci réapparaît néanmoins dès la suppression de l'éclairnement.

Ce comportement de dissociation-reformation paraît lié au rythme de nutrition des organismes. Durant la journée, lorsque les essaims sont constitués, les individus n'ont à leur disposition que de faibles quantités de phyto-

plancton et de matière organique particulaire ; leur activité nutritionnelle est réduite. Pendant la nuit, par contre, cette activité augmente considérablement et les individus sont observés en train de grappiller parmi les algues ou entre les grains de sable.

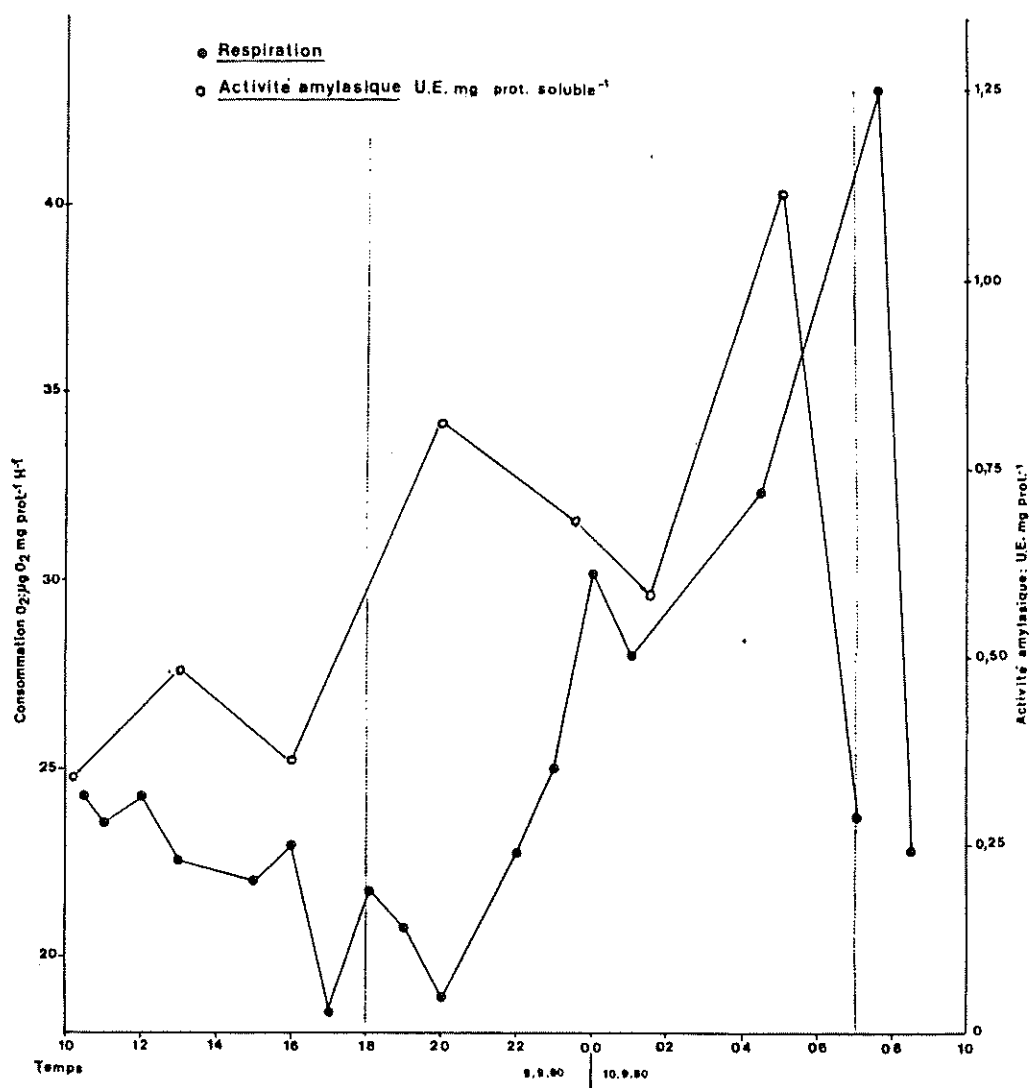


Fig.76 : Variations journalières des activités respiratoire et amylasique de *Leptomysis lingvura* mesurées dans des conditions naturelles ; d'après HECQ, LICOT & GASPARD, 1981.

Cette variation de l'activité motrice et nutritionnelle se retrouve au niveau des variations journalières des taux respiratoire et d'activité amylasique (HECQ *et al.*, 1981 ; SAINVITU, 1983) : ces deux taux présentent en effet une phase d'accroissement à la tombée du jour et un maximum accusé peu avant la reformation des essaims (fig.21 et 76). Il est vraisemblable que les Mysidacés profitent de leur invisibilité nocturne pour se nourrir activement et que les essaims constituent pendant la journée une forme de protection contre les prédateurs.

7.2.5. Stabilité des essaims

Comme il ressort de la fig.75, les essaims se reforment sensiblement à la même place d'un jour à l'autre. Cette observation amène deux questions :

- Existe-t-il des lieux privilégiés où les essaims se reforment préférentiellement ?
- Les individus qui participent à la constitution d'un essaim sont-ils les mêmes d'un jour à l'autre ?

A la première question, la réponse semble affirmative. En effet, lors d'études à moyen terme (quelques jours à quelques semaines), il est apparu que les sites balisés de la zone A sont occupés par des essaims de *L. lingvura* pendant environ 90% du temps de présence de cette espèce dans les eaux superficielles. Chez *L. posidoniae*, l'occupation des zones sableuses de l'herbier est constante, mais la position précise des essaims est plus variable. Pour les bancs de *L. gracilis* et de *L. heterophila*, la stabilité est grande ; certains de ces bancs sont en effet connus en des endroits bien précis depuis plus de cinq ans ! Ces observations conduisent à supposer l'existence de conditions (topographiques, hydrodynamiques, d'éclairement) spécifiques qui attireraient

les Mysidacés lors de leur regroupement matinal.

A la seconde question, par contre, il est malaisé de répondre du fait de la difficulté de marquer les individus avec des colorants vitaux. WITTMANN (1978b) a résolu le problème en marquant les organismes à la peinture et a observé que, d'un jour à l'autre, environ 90% des individus d'un essaim s'y retrouvaient le lendemain ; cette proportion tombe à quelques 6% après une dizaine de jours. Cette observation, réalisée sur des essaims de *L. lingvura*, doit toutefois être considérée avec prudence en raison de la petitesse des essaims et de leur voisinage très rapproché ; les individus d'un essaim se dispersant pendant la nuit ont de fortes chances de se retrouver dans la zone d'étalement d'un essaim voisin et donc de changer de site d'un jour à l'autre. Chez les autres espèces, les essaims (et les bancs) sont de plus grande taille et sont plus espacés, ce qui limite les échanges.

Lorsque l'on considère la stabilité des essaims sur des périodes de temps plus longues (quelques mois), les variations sont plus importantes. Chez *L. lingvura*, on observe une disparition totale des essaims durant la période froide, disparition qui est à mettre en relation avec la forte agitation hivernale des eaux de surface ; la localisation de ces essaims en hiver reste jusqu'à présent inconnue. Chez *L. posidoniae* se remarque une migration estivale liée à la position de la thermocline, les essaims se maintenant de préférence en dessous de celle-ci. Chez les deux autres espèces, aucune variation annuelle du positionnement n'a été relevée (conditions du milieu identiques toute l'année).

7.3. Cycles biologiques des 4 espèces

Comme pour les Copépodes, cette étude a été menée à partir des prélèvements d'organismes à des dates différentes. Afin d'éviter les erreurs dues à la microdistribution des classes d'âge, les échantillons ont été effectués soit simultanément dans plusieurs essais, soit sur des portions suffisamment grandes des bancs. Pour chacun de ces prélèvements, entre 100 et 200 individus ont été mesurés (classes de taille de 1 mm) et sexés. Les résultats sont présentés aux figures 77 à 84.

7.3.1. Leptomysis lingvura

L'absence de cette espèce aux stations de prélèvement de fin novembre à la mi-mai, a rendu impossible l'établissement d'un cycle biologique complet.

Deux maxima de juvéniles apparaissent cependant (fig.77 et 78), le premier en juin-juillet et le second en novembre. Ils sont tous deux précédés d'un maximum d'abondance relative en femelles ovigères et représentent vraisemblablement deux générations.

Dans son étude des populations nord-adriatiques, WITTMANN (1978b) observe également deux maxima de production de juvéniles, l'un en avril-mai et l'autre, de très longue durée, débutant en août-septembre et culminant en décembre. Cette seconde génération, hivernale, fournit les femelles gravides de mars-avril.

MAUCLINE (1969) fait aussi état de deux générations annuelles sur les côtes écossaises.

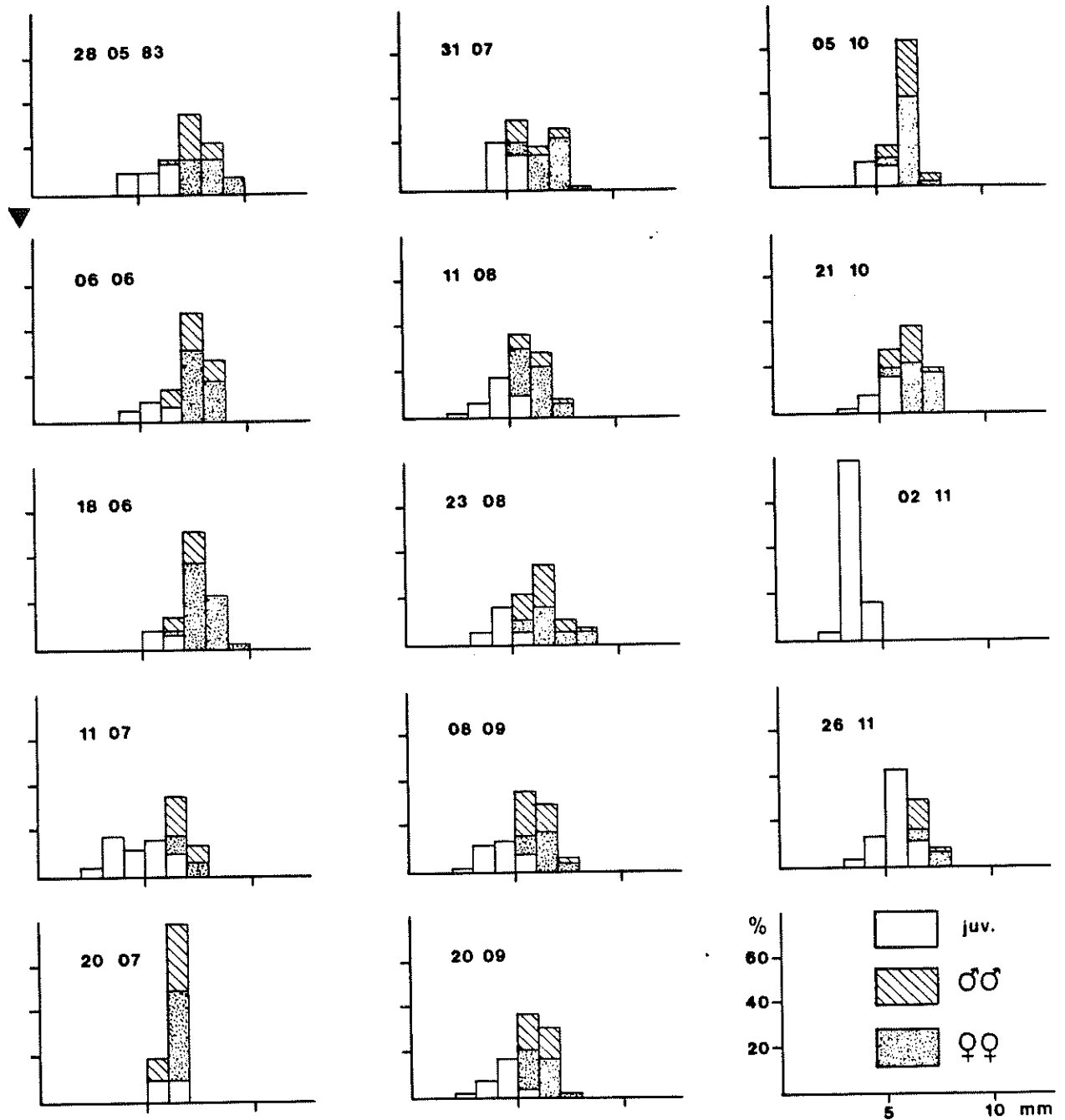


Fig.77 : Evolution annuelle des pourcentages des différentes classes de taille chez *Leptomysis lingvura*.

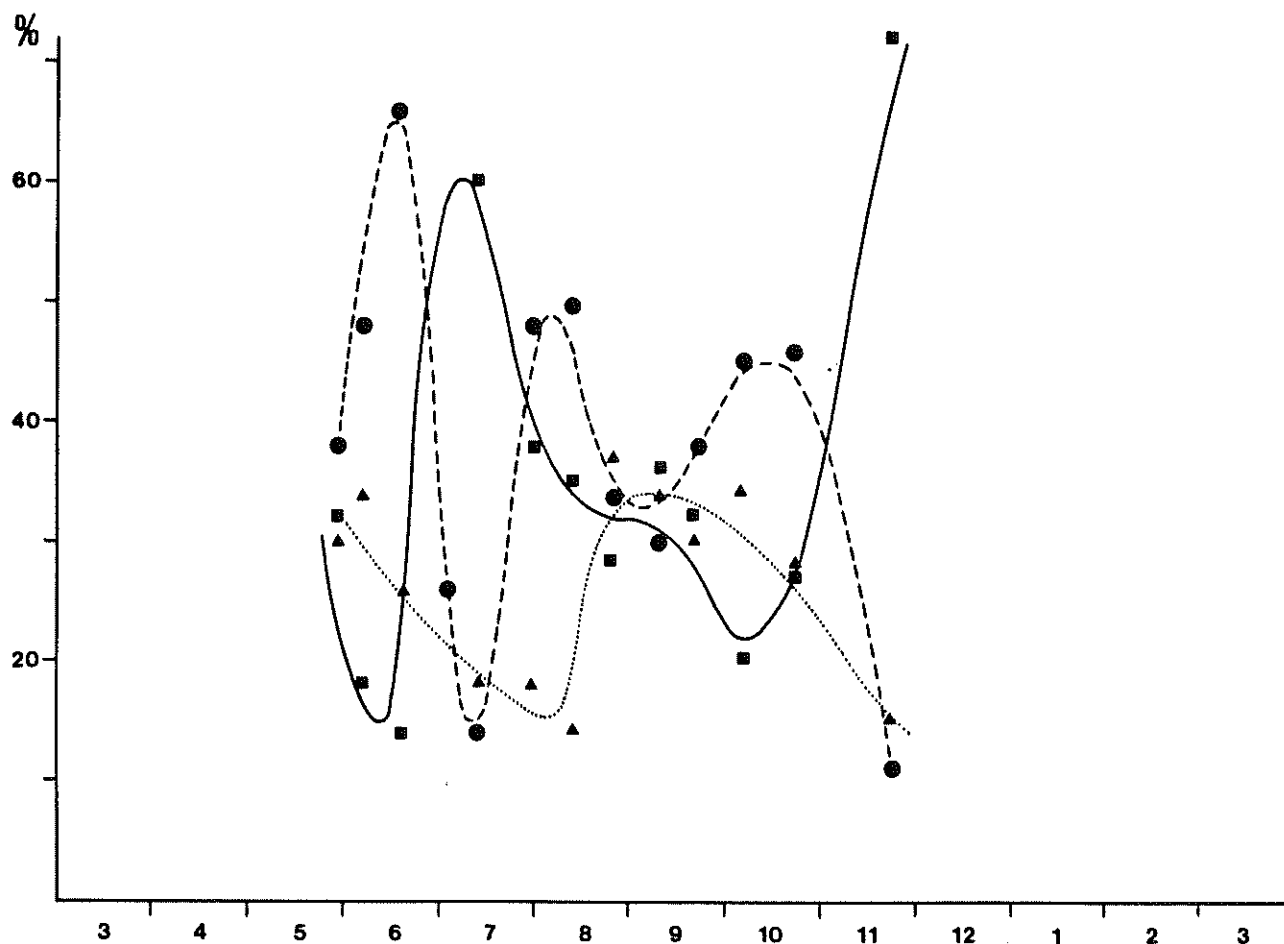


Fig.78 : Cycle biologique de *Leptomysis lingvura* ; juvéniles : carrés et traits pleins ; femelles : ronds et tirets ; mâles : triangles et pointillés.

7.3.2. *Leptomysis posidoniae*

Comme pour l'espèce précédente, deux maxima en juvéniles sont observés, le premier de relativement courte durée en mai-juin, le second, de grande amplitude, étalé d'octobre à janvier (fig.79 et 80). Les maxima en femelles gravides sont situés en mars-avril et pendant toute la période estivale ; l'évolution des mâles est fort similaire.

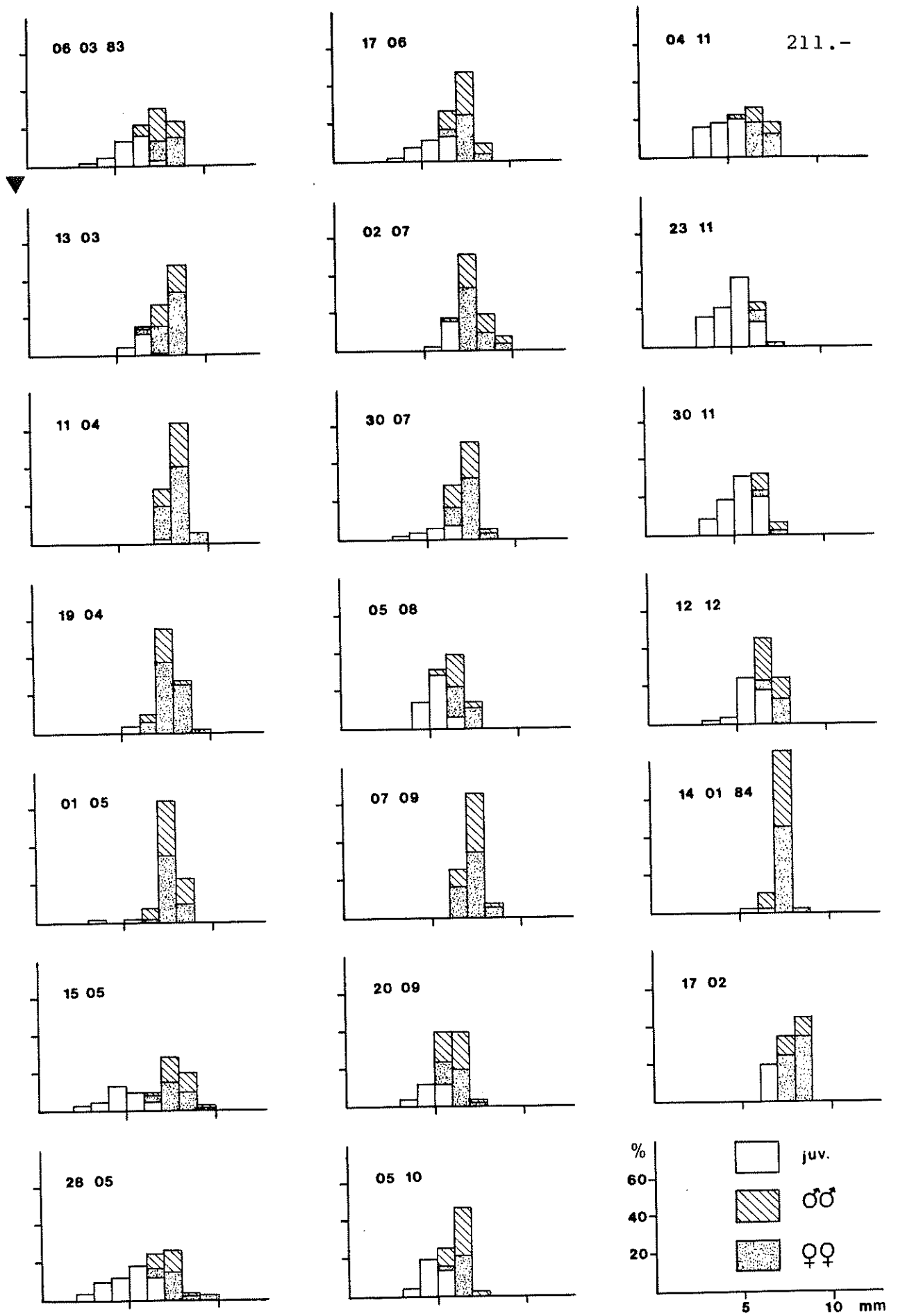


Fig.79 : *Leptomysis posidoniae* ; idem que fig.77.

Le cycle biologique de *L. posidoniae* est donc parallèle à celui de *L. lingvura* avec, toutefois, un léger décalage (3 semaines) dans l'apparition des maxima de juvéniles. Cette similitude dans les cycles biologiques des deux espèces se retrouverait dans les populations adriatiques (WITTMANN, 1978b).

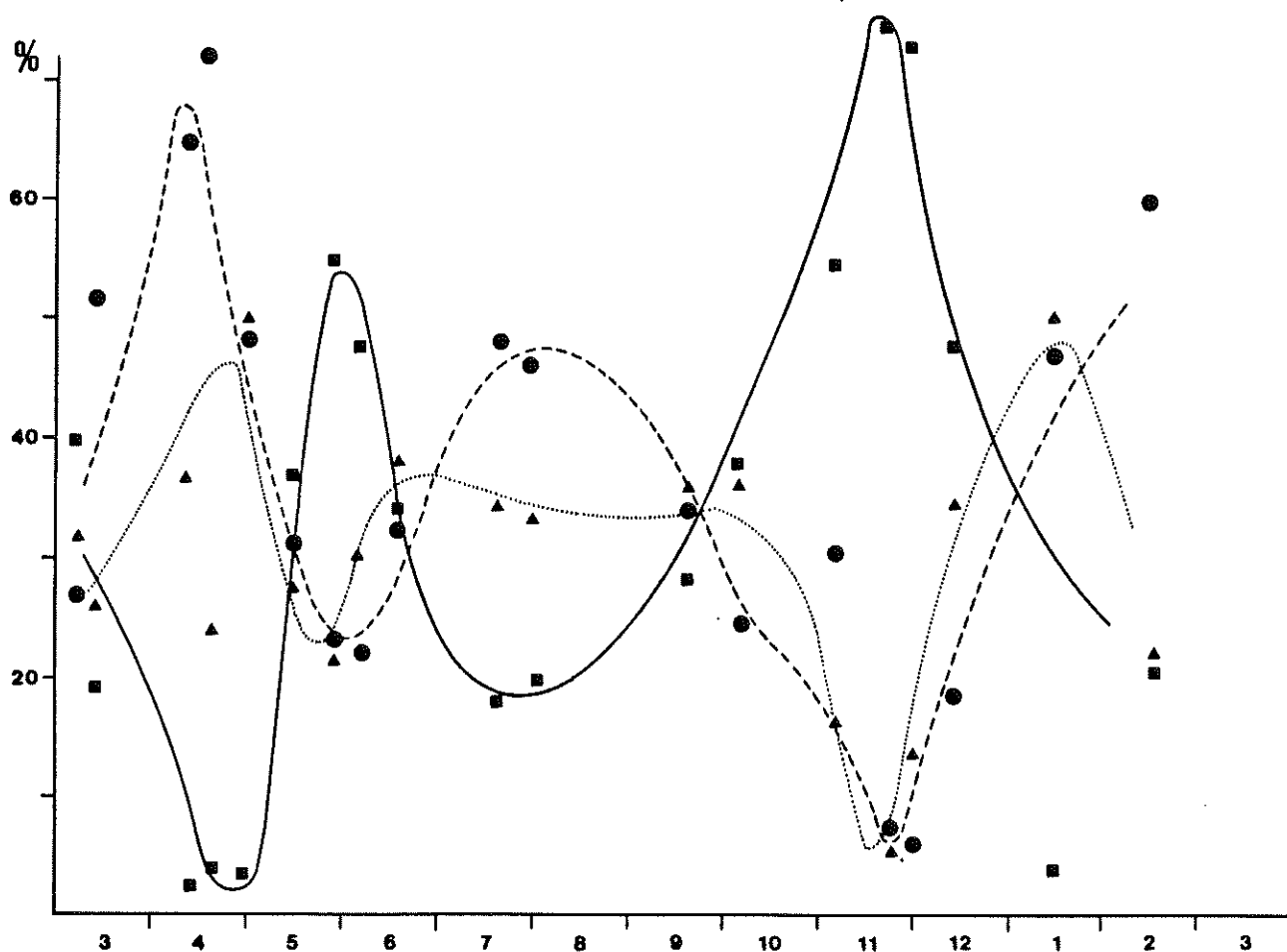


Fig.80 : Cycle biologique de *Leptomysis posidoniae* ; même légende qu'à la fig.78.

7.3.3. Leptomysis heterophila

Le cycle de cette espèce est aussi de type bimodal avec un maximum prononcé de juvéniles de fin mai à juillet, et un second étalé de novembre à février. Les adultes, tant mâles que femelles, sont majoritaires en mars-avril et pendant la saison chaude (fig.81 et 82).

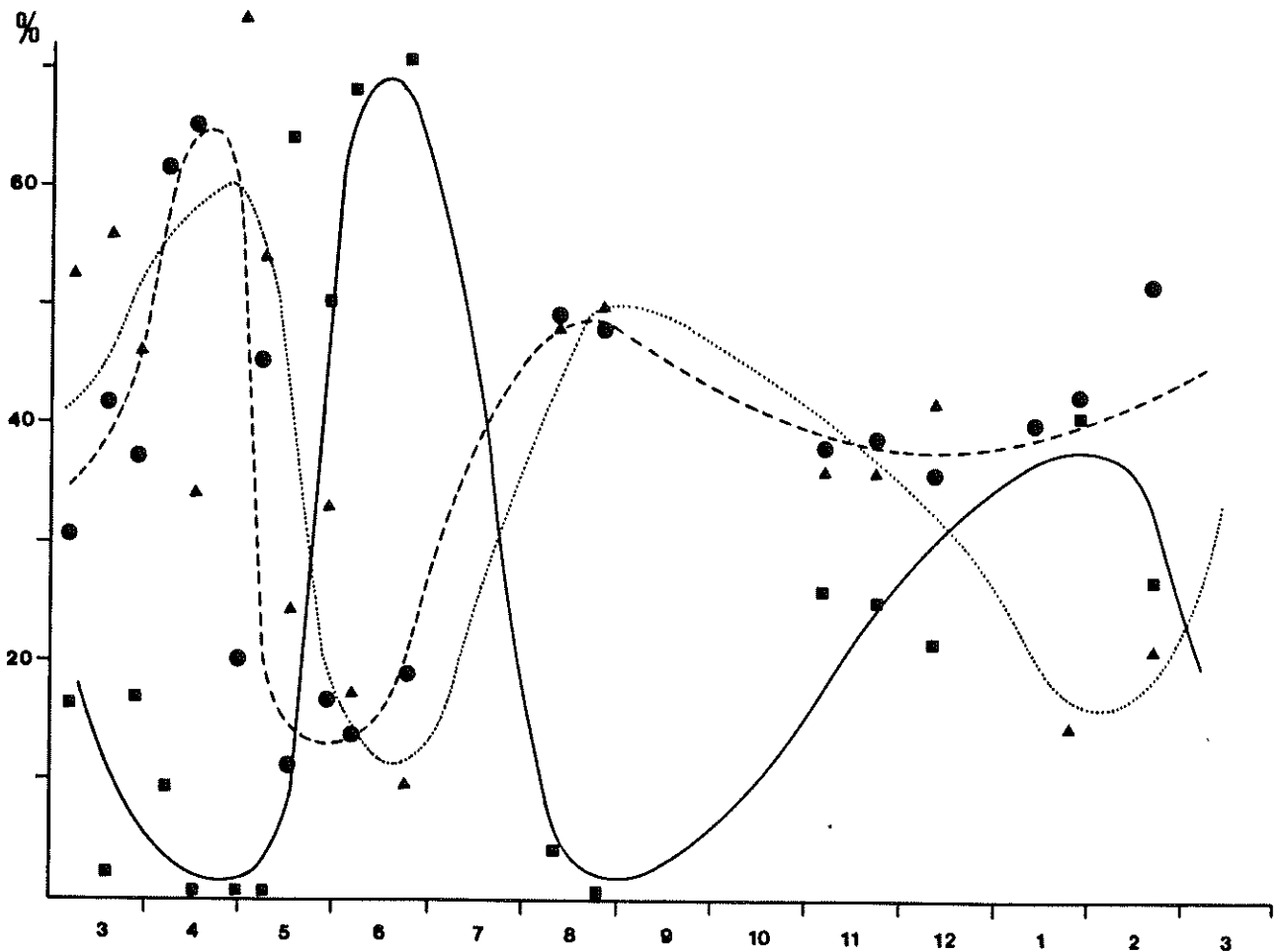


Fig.81 : Cycle biologique de *Leptomysis heterophila* ; même légende qu'à la fig.78.

Selon WITTMANN, cette espèce aurait un cycle similaire à celui de *L. lingvura* en Adriatique, ce que corroborent nos observations.

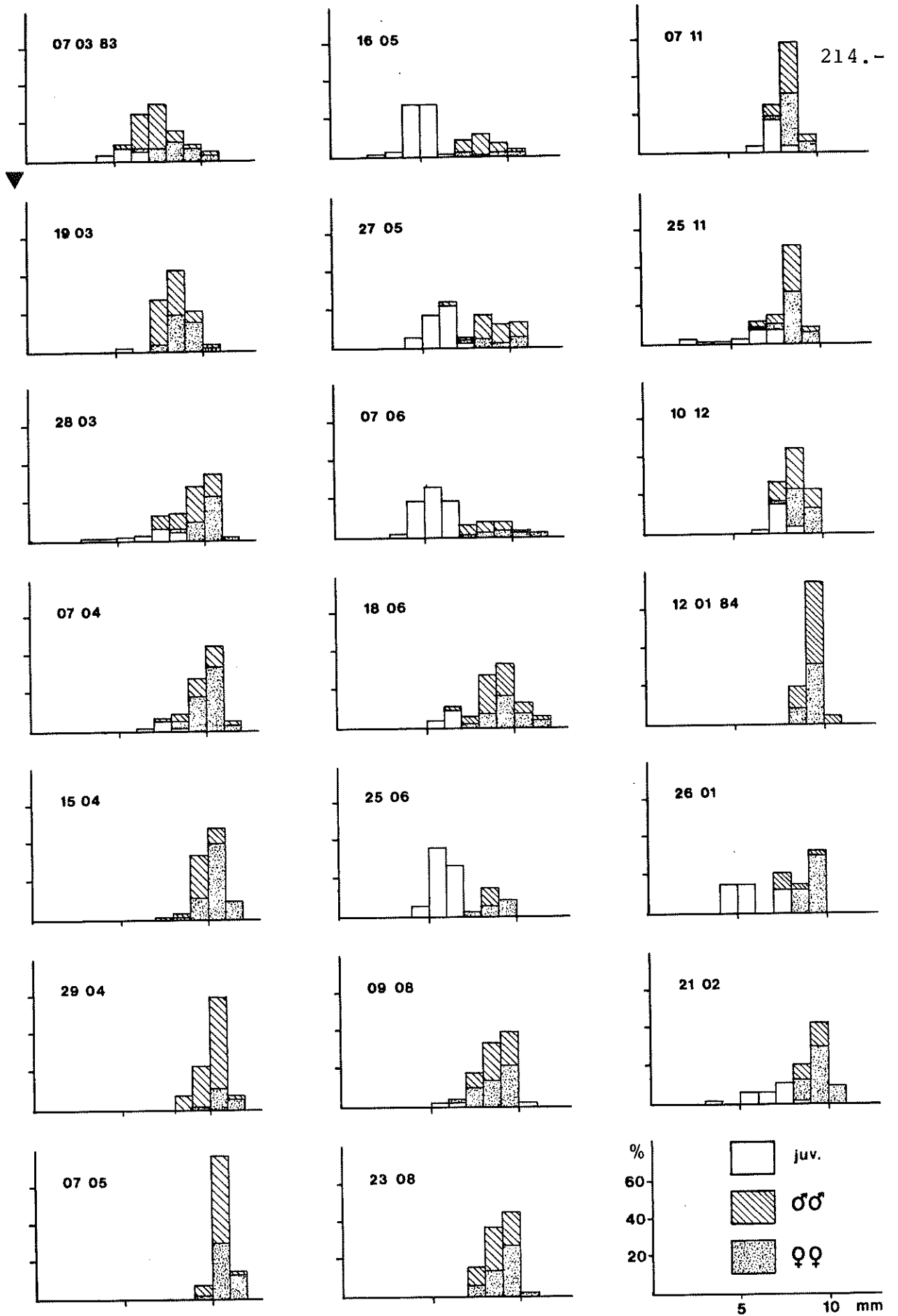


Fig.82 : *Leptomysis heterophila* ; idem que fig.77.

7.3.4. Leptomysis gracilis

Contrairement à celui des trois espèces précédentes, le cycle de *L. gracilis* montre trois périodes de maxima en juvéniles : la première en avril-mai, la deuxième en juillet, et la dernière de novembre à février (fig.83 et 84). Les maxima d'adultes s'observent en juin et en septembre-octobre ; un pic de moindre importance apparaît en mars.

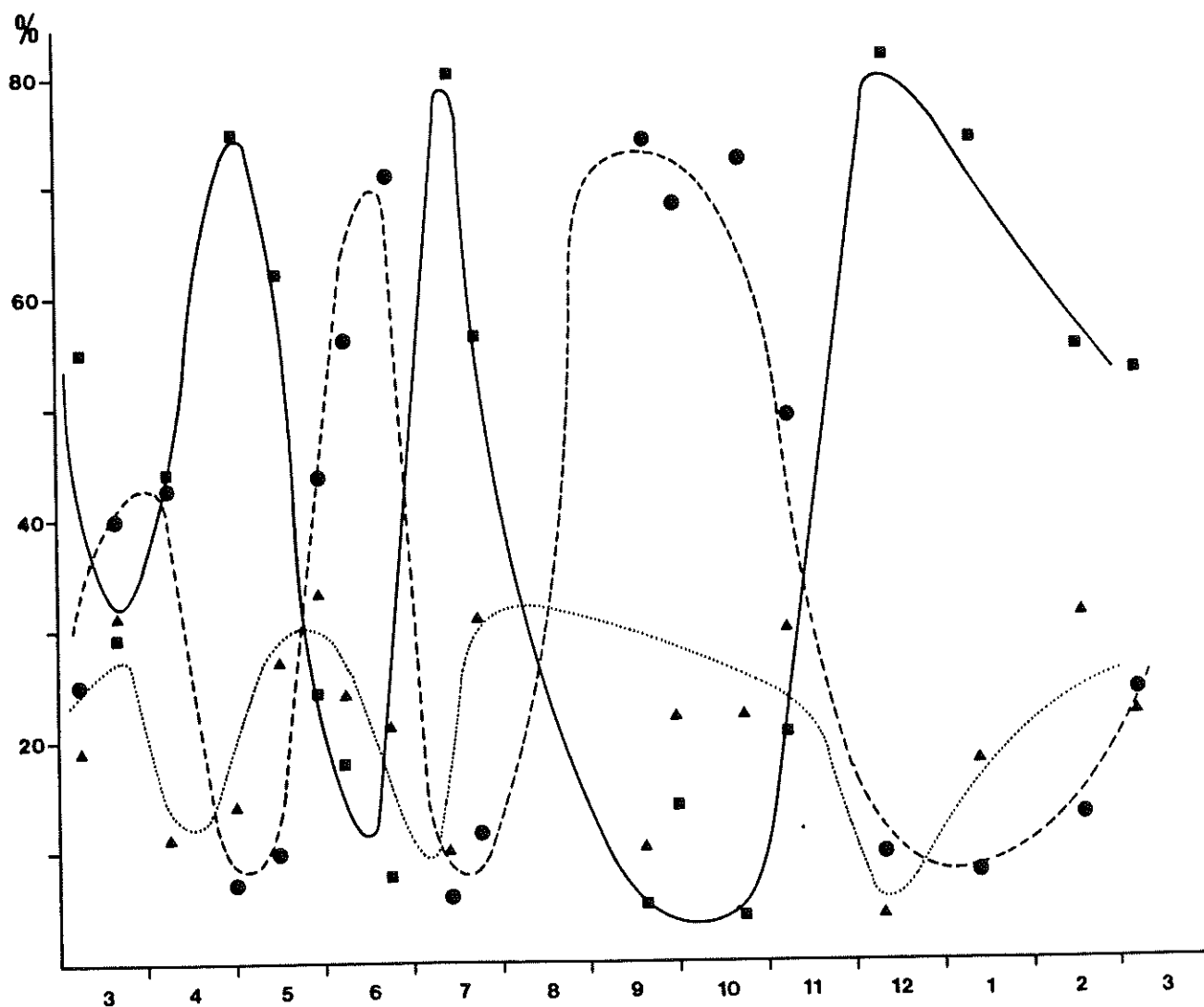


Fig.83 : Cycle biologique de *Leptomysis gracilis* ; même légende qu'à la fig.78.

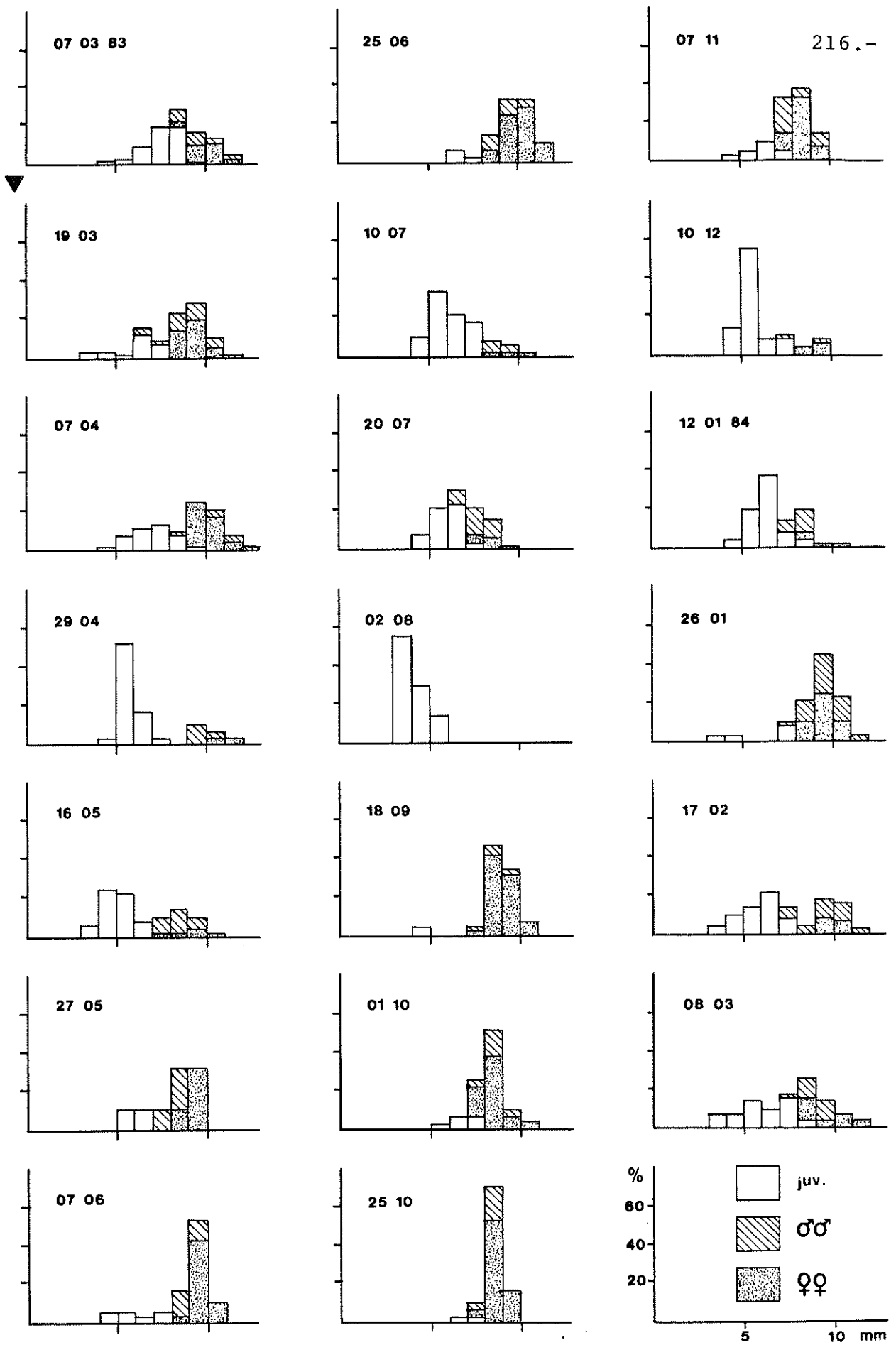


Fig.84 : *Leptomysis gracilis* ; idem que fig.77.

Dans une étude publiée en 1969, MAUCLINE fait état de trois générations annuelles chez les *L. gracilis* des côtes d'Ecosse ; dans un travail plus récent (1980), il revoit son opinion et ne présente plus que deux générations. Il est à remarquer que les quatre espèces de *Leptomysis* sont morphologiquement très voisines, ont des tailles relativement identiques, portent sensiblement le même nombre d'embryons, ... De plus, à Calvi, *L. gracilis* est, des quatre espèces, celle qui vit pendant toute l'année dans les eaux les plus froides (voir plus loin, fig.85) et qui donc, logiquement, devrait avoir le développement le plus long et le nombre le plus faible de générations. Par ailleurs, le minimum de juvéniles de mars (fig.84) est nettement moins accusé que les deux autres et pourrait n'être qu'un artefact dû à un échantillonnage d'ampleur insuffisante. Aussi pensons-nous que la seconde opinion de MAUCLINE est plus réaliste et nous nous y rattachons.

7.3.5. Conclusions

Si l'on admet la présence de deux générations seulement chez *L. gracilis*, le parallélisme entre les cycles biologiques des quatre espèces est évident. Un nombre important de jeunes est émis au début de l'automne, jeunes qui forment la génération d'hiver ("overwintering generation") ; au fur et à mesure que l'on avance dans la saison froide, les juvéniles croissent pendant que disparaissent progressivement les populations d'adultes. Arrivés à maturité au printemps, ces individus émettent à leur tour leurs larves dont le développement s'accomplira pendant la saison chaude.

L'émission des jeunes n'est pas simultanée pour toutes les femelles d'une même génération, ce qui se traduit graphiquement par un étalement plus ou moins marqué des périodes de ponte, surtout celles d'automne. De plus, ces femelles ne sont pas sémelpares et sont susceptibles d'être refécondées après la ponte.

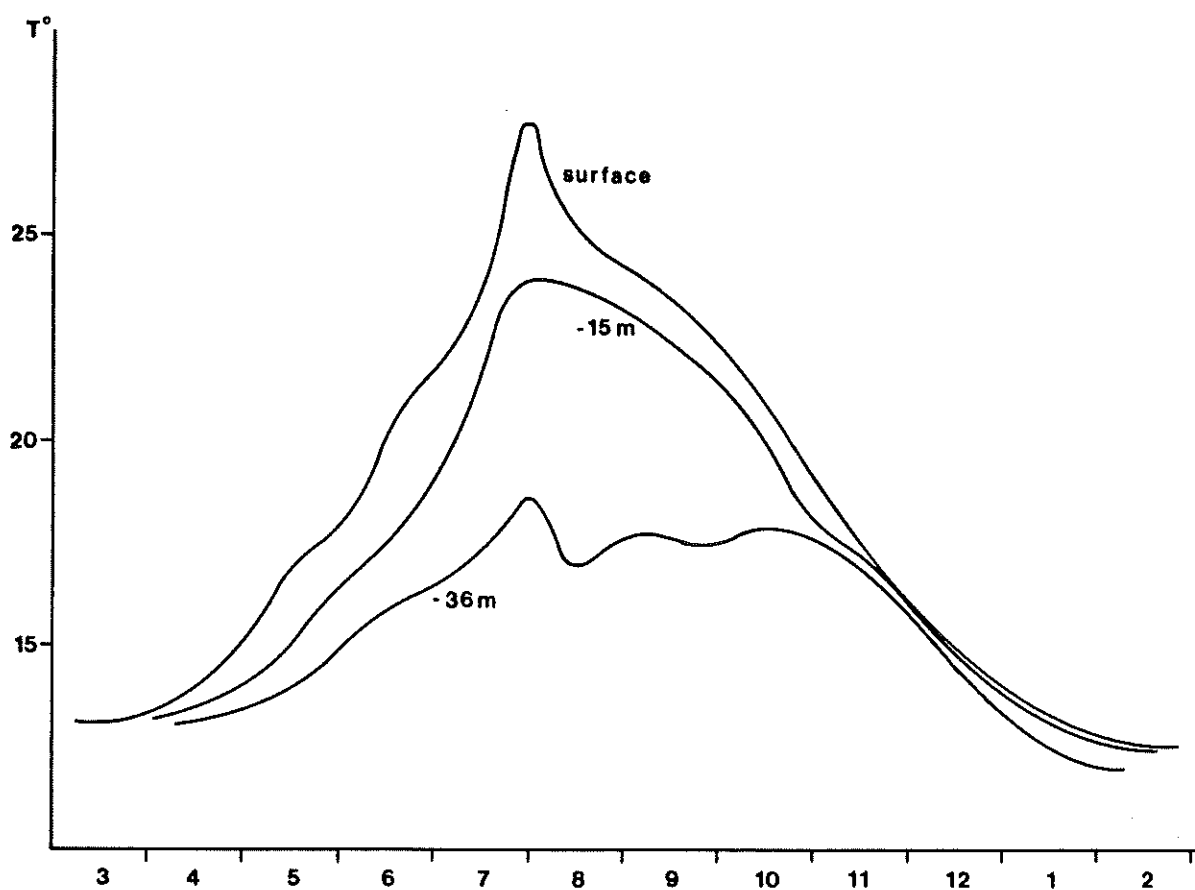


Fig.85 : Evolution annuelle de la température moyenne aux trois principales profondeurs de prélèvement.

Le critère de taille des adultes peut également être utilisé pour mettre en évidence les générations. Du fait de l'influence de la température (fig.85) sur la vitesse de croissance et donc sur la taille maximale des individus, on observe que :

- les deux espèces localisées le plus près de la surface (*L. lingvura* et *L. posidoniae*) ont une taille moyenne inférieure d'environ 2 mm à celle des deux autres espèces (fig.86) ;
- les populations de *L. posidoniae* vivant à la limite de l'herbier et du détritique côtier atteignent des tailles

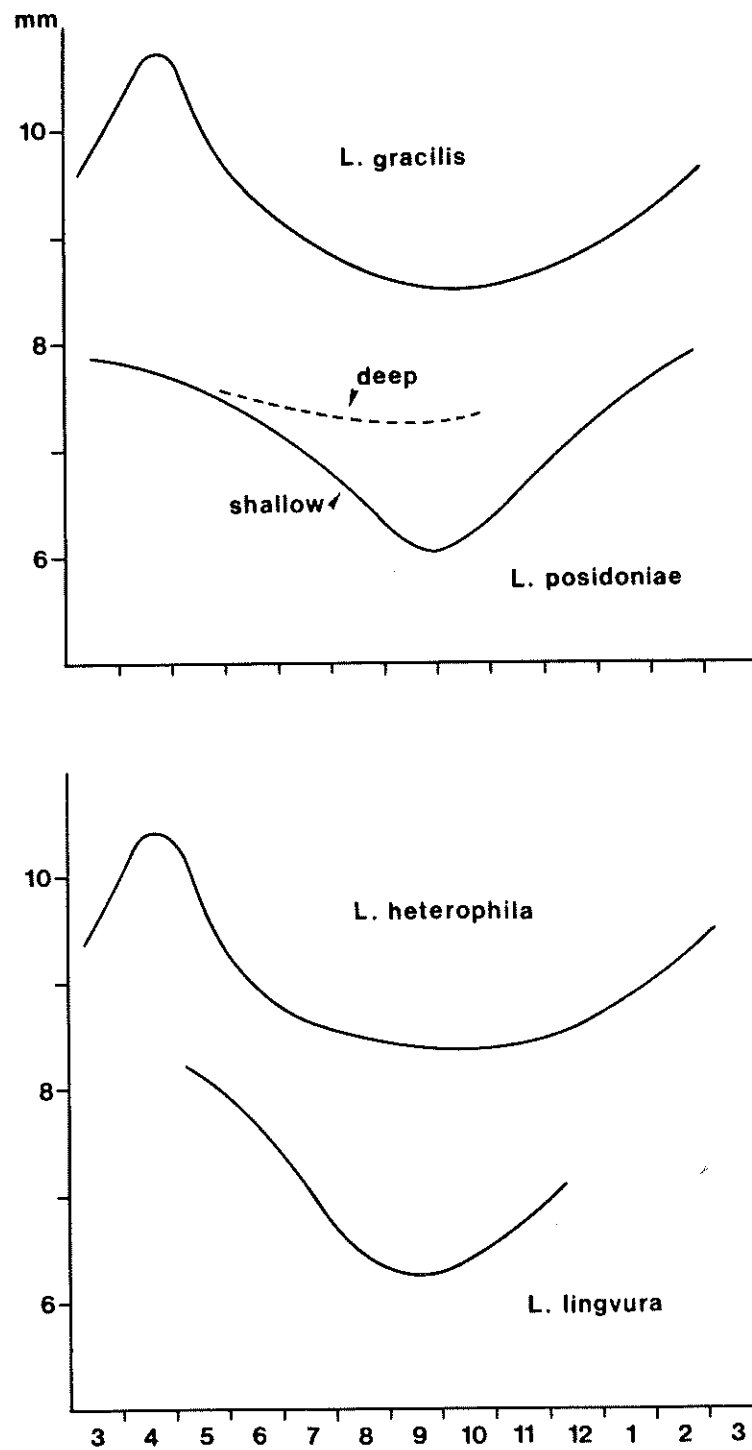


Fig.86 : Variations annuelles de la taille moyenne des adultes matures chez les 4 espèces de *Leptomysis*.

supérieures à celles occupant les chenaux intermattes, à 15m de profondeur ;

- un cycle annuel dans la taille maximale apparaît chez les 4 espèces, la taille de la génération d'été étant en moyenne 2 mm plus basse que celle de la génération d'hiver.

Ces observations rejoignent celles réalisées sur les Copépodes (cfr section 6.3). L'influence de la température se fait également sentir sur d'autres facteurs (voir section suivante).

7.4. Fécondité, développement et croissance

7.4.1. Fécondité

Les Mysidacés, comme les autres Crustacés péracarides, portent leurs embryons dans un marsupium, chambre formée par une série de lamelles (oostégites, trois paires chez *Leptomysis*) issues des pattes thoraciques postérieures. Après copulation, les oeufs sont largués dans cette poche marsupiale où ils accomplissent une partie de leur développement (voir description détaillée *in* MANTON, 1928 et NAIR, 1939).

Chez *Leptomysis*, ce développement a été esquissé par VANINI (1930), puis longuement décrit par WITTMANN (1981a, 1982, 1984a) ; il comprend successivement :

- les stades "oeufs", au nombre de 6, où apparaissent progressivement le disque germinal, les rudiments des yeux, le pincement abdominal et les appendices naupliens ; l'ensemble de ces stades prend environ 4 jours ;

- les stades "nauplii", au nombre de 4, pendant lesquels se forment les rudiments d'appendices buccaux et thoraciques ; ils s'étendent jusqu'au 12ème jour ;
- les 3 stades "postnauplii", pendant lesquels se spécialisent les appendices apparatus chez les nauplii ; les yeux sont bien développés.

Ces trois "groupes de stades" peuvent aisément être reconnus et comptés par transparence sur les femelles, vivantes ou fixées, ce qui permet à la fois de suivre leur développement et d'estimer la fécondité de ces femelles.

En principe, les embryons contenus dans le marsupium d'une femelle sont tous au même stade de développement. Toutefois, il arrive que des embryons, sortis accidentellement de la poche marsupiale, soient "récupérés" par un individu autre que la femelle-mère qui les incorpore à sa propre poche (phénomène d'adoption, WITTMANN, 1978a). Il est donc possible d'observer dans la même poche des embryons de stades différents ; pareillement, il n'est pas rare d'y trouver divers débris organiques ou minéraux. Selon WITTMANN, 0.8% des femelles portent des jeunes adoptés ; à Calvi, cette proportion varie de 0 à 4% suivant les échantillons, avec une moyenne de 1.1%.

Chez un nombre variable de femelles, tout particulièrement de *L. heterophila* et de *L. gracilis*, l'entièreté du marsupium est occupée par une masse pyriforme bourrée de sacs ovoïdes d'environ 500 µm (fig.87) ; chacun de ces sacs contient des sacs de plus petite dimension où sont logés des stades larvaires de Copépodes (cyclopoïdes ?). La biologie de ces Copépodes, leur position systématique, leur durée de vie, leur mode d'arrivée dans le marsupium des *Leptomysis* restent inconnus. Leur influence sur les populations de Mysidacés est loin d'être négligeable, puisque de mai à janvier,

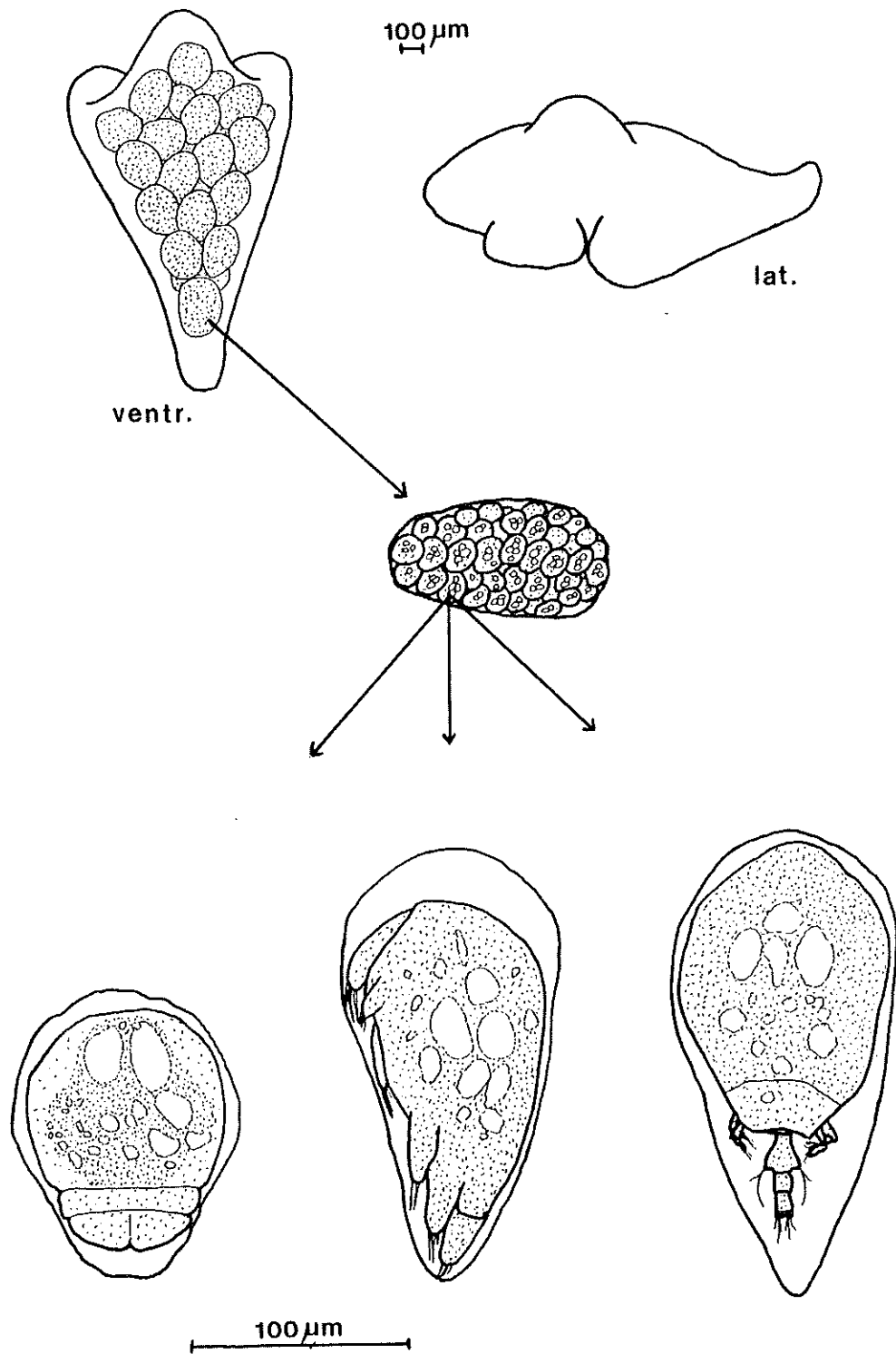


Fig.87 : Schéma de différents aspects du Copépode parasite du marsupium des femelles de *Leptomysis*.

de 6 à 33% des femelles sont parasitées, soit, en moyenne, une perte de 9.2% de la production potentielle d'embryons chez *L. gracilis* et de 7.1% chez *L. heterophila*.

Chez les femelles matures, saines et gravides, il existe une relation entre la taille et le nombre d'embryons portés. Cette relation, marquée chez de nombreuses espèces de Mysidacés (divers auteurs *in* MAUCLINE, 1980) est, pour

. <i>L. lingvura</i>	N = 3.60	L - 18.52	
. <i>L. posidoniae</i>	N = 3.29	L - 18.44	
. <i>L. heterophila</i>	N = 3.06	L - 19.81	
. <i>L. gracilis</i>	N = 2.67	L - 15.60	(7.1)

où N est le nombre d'embryons et L la longueur des femelles en mm (fig.88). Lorsque l'on établit des relations similaires en ne considérant plus en bloc tous les embryons, mais séparément les oeufs, les nauplii et les postnauplii, il devient possible d'estimer la mortalité moyenne (par perte) des embryons au cours de leur développement dans la poche marsupiale ; cette mortalité varie de 11 à 13% suivant les espèces.

De plus, un cycle annuel existe dans le nombre moyen d'embryons par femelle (fig.89), avec un maximum hivernal et un minimum estival. Ce cycle est évidemment de forme semblable à celui de la figure 86 en raison des relations précédentes (7.1).

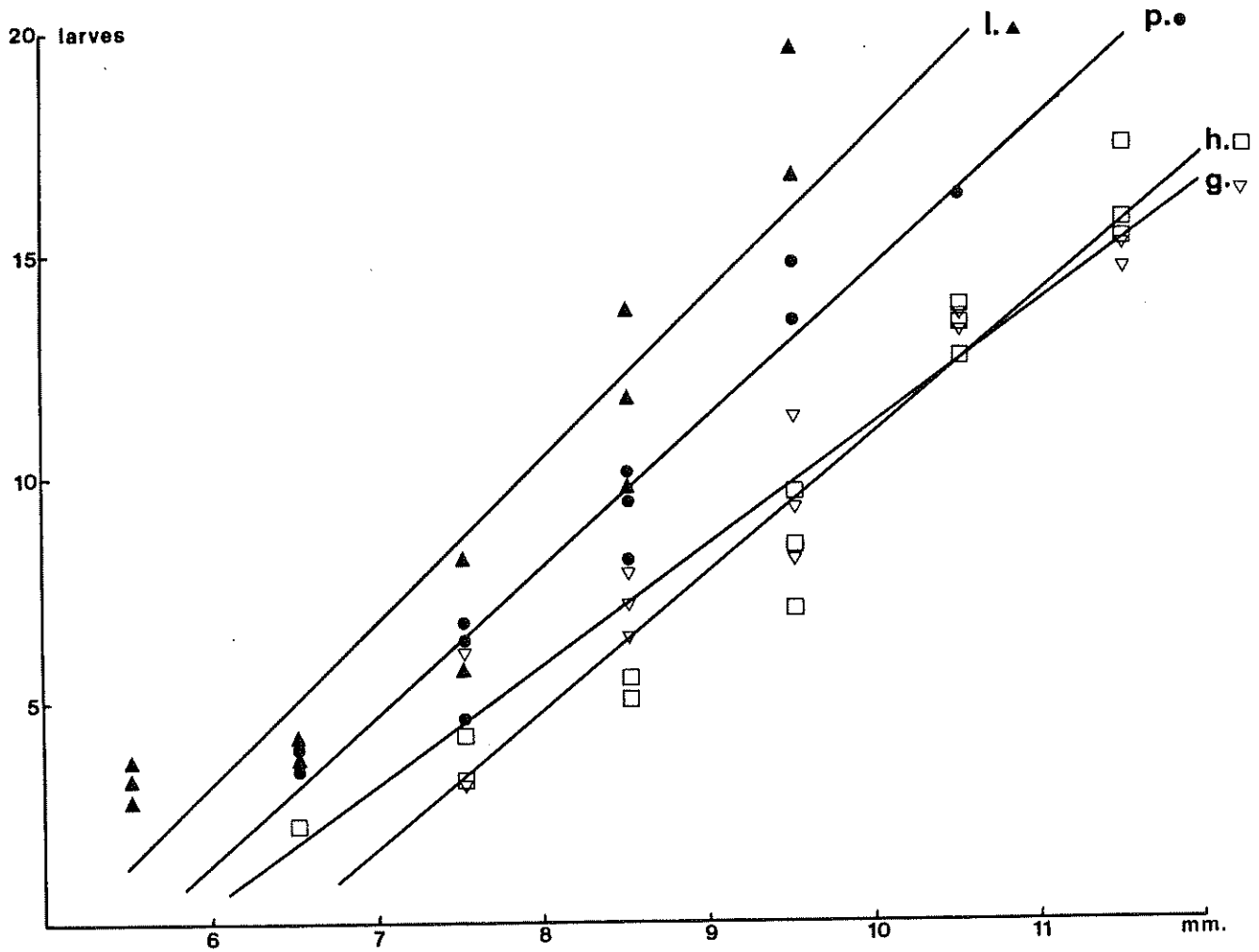


Fig.88 : Relations entre la taille des femelles des 4 espèces de *Leptomysis* et le nombre d'embryons contenus dans leur marsupium ; l : *lingvura* ; p : *posidoniae* ; h : *heterophila* ; g : *gracilis*.

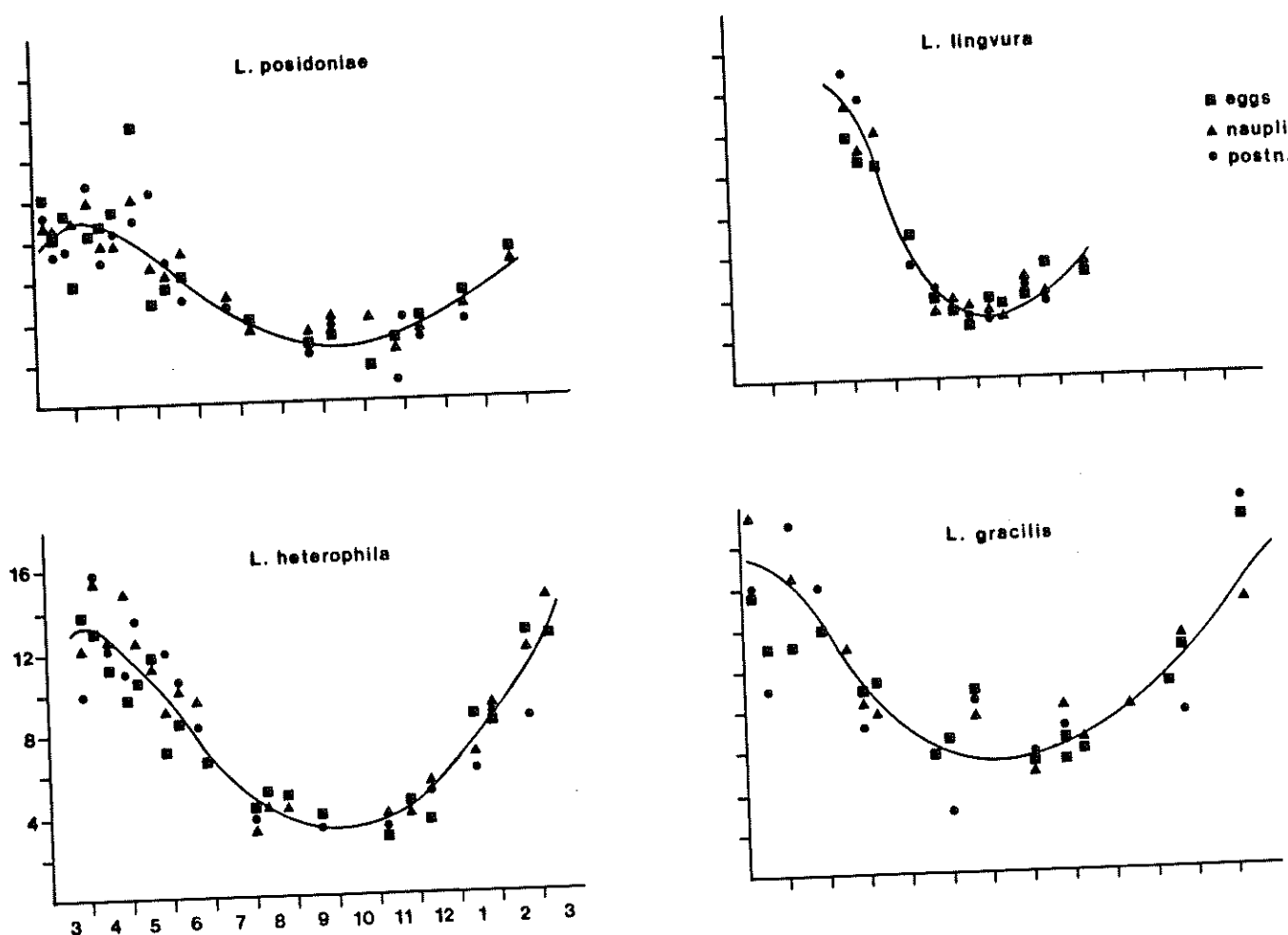


Fig.89 : Evolution annuelle du nombre d'embryons par femelle chez les 4 espèces de *Leptomysis*.

7.4.2. Développement et croissance

La durée du développement embryonnaire chez *Leptomysis* est fonction de la température, comme chez les Copépodes. D'après WITTMANN (1981b), la période d'incubation varie de 9 jours à 26°C en été à 20 jours à 14°C en hiver, et peut s'exprimer par l'équation

$$D = e^{-17.81 + 5953/T} \quad (7.2)$$

où T est en degrés Kelvin. La température ne serait toutefois

pas le seul facteur intervenant et la taille des oeufs pourrait également jouer un rôle, mais dans une moindre mesure.

Une fois leur développement terminé, les juvéniles sortent de la poche marsupiale et entament leur vie libre ; leur taille est légèrement inférieure à 2 mm. La croissance en longueur de ces juvéniles revêt un aspect logarithmique : rapide jusqu'à la 5ème ou 6ème mue, elle se ralentit ensuite jusqu'à l'âge adulte. La durée, et donc la vitesse, de cette croissance est également fonction de la température (fig.90). Ainsi, GAUDY & GUERIN (1979) observent, chez *Leptomysis lingvura* (jusqu'à la 7ème mue), un accroissement moyen en longueur de

0.034 mm/jour à 10°C,

0.079 mm/jour à 14°C,

0.104 mm/jour à 18°C,

0.175 mm/jour à 22°C.

WITTMANN (1978b), chez la même espèce, note un accroissement moyen de 0.167 mm/jour à 18-20°C jusqu'aux environs de la 6ème mue (taille : 6 mm) et de 0.042 mm/jour pour la suite du développement.

Pour les *Leptomysis* de Calvi, il est possible d'estimer la vitesse de croissance sur base de l'accroissement de la longueur moyenne des individus des essais (fig.91), mais ce, uniquement pour les saisons hivernales et printanières ; en effet, durant la saison chaude, des juvéniles sont produits continuellement (avec, certes, des périodes de maxima), ce qui empêche de suivre valablement l'évolution de la taille moyenne des populations. Pour la saison froide donc, on observe un accroissement moyen de 0.041 à 0.050 mm/jour suivant les espèces pour des températures de 13-15°C,

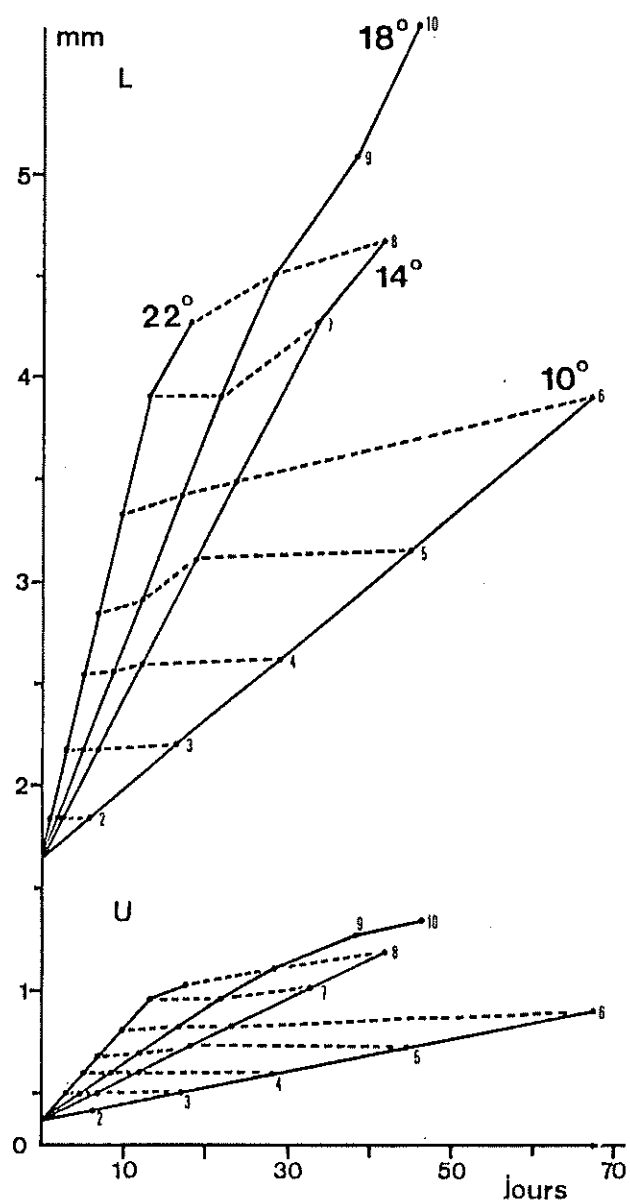


Fig.90 : Evolution de la longueur totale (L) et de la longueur des uropodes (U) en fonction de l'âge (nombre de jours après la sortie du marsupium) et de la température chez *Leptomysis lingvura* ; les petits chiffres et les tirets représentent les mues successives. D'après GAUDY & GUERIN, 1979.

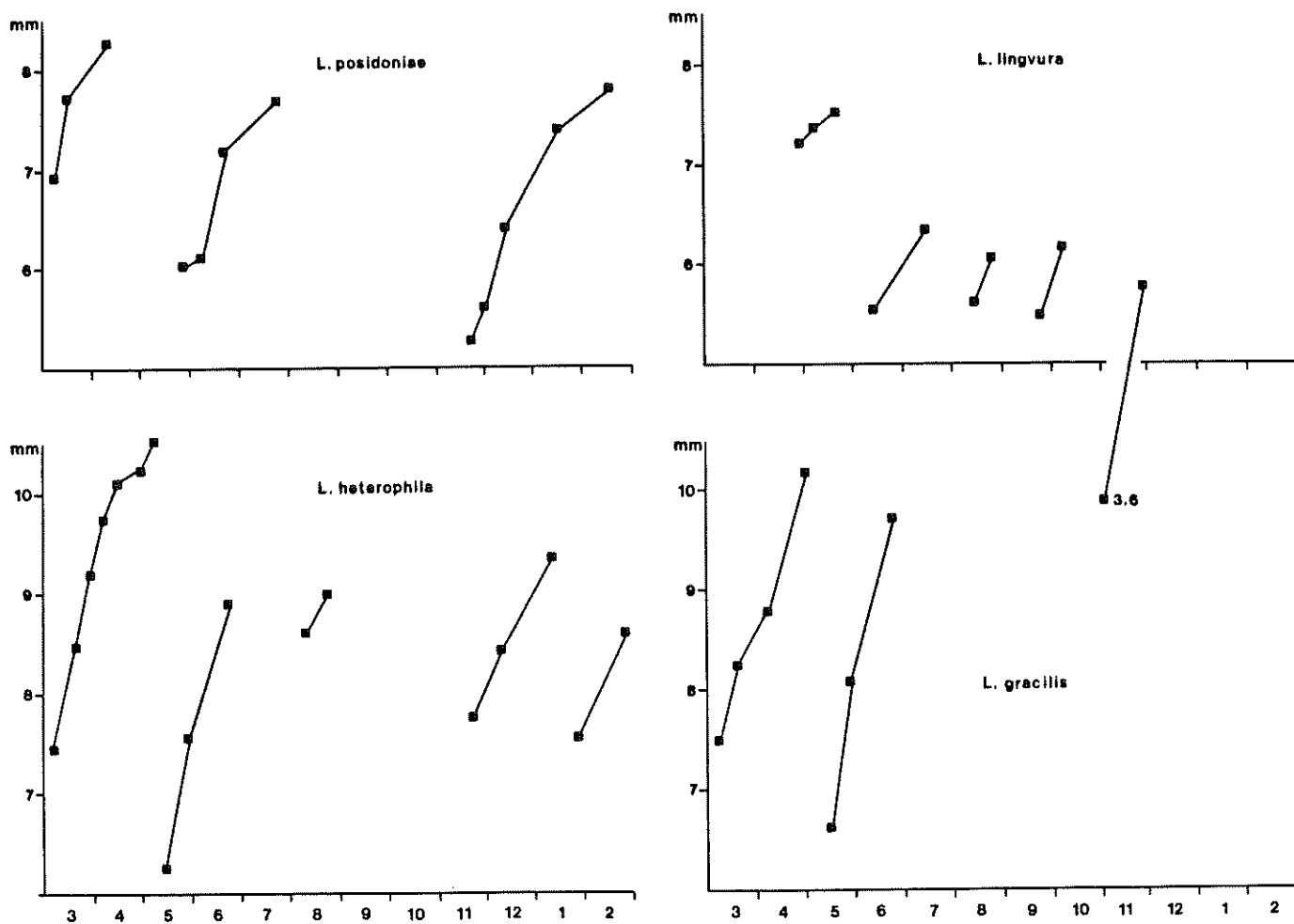


Fig.91 : Accroissement de la longueur moyenne des individus des 4 espèces de *Leptomysis* en fonction du temps.

et de 0.068 à 0.079 mm/jour pour des températures de 15-17°C. Ces estimations sont légèrement inférieures à celles de GAUDY & GUERIN, mais elles tiennent compte de l'ensemble des stades de croissances, alors que celles de ces auteurs ne sont fondées que sur les 7 premières mues juvéniles.

En regroupant nos observations à celles de GAUDY & GUERIN et de WITTMANN, il est possible d'établir une équation liant la température à la vitesse de croissance ; l'équation dont le coefficient de corrélation est le meilleur (0.96)

est de type BĚLEHRÁDEK (voir section 6.3.2) :

$$D = 7.87 \cdot 10^{-4} (T - 1.76)^{1.81} \quad (7.3)$$

où D est l'accroissement journalier (mm/jour) et T la température (°C).

7.5. Estimation de la production et de la productivité

Deux méthodes peuvent être utilisées pour le calcul de la production des *Leptomysis*, soit celle des cohortes (formule 5.12), soit celle du recrutement continu (formule 5.21). En fait, la première méthode est plus aisée d'application en saison froide, pendant la croissance de l'"overwintering generation" ; la seconde se prête mieux pour le printemps et l'été, périodes pendant lesquelles des juvéniles sont émis quasi continuellement.

Quelle que soit la méthode choisie, il est nécessaire de connaître les poids des individus. Ces poids ont été établis par pesée, après dessiccation, d'individus de taille et de sexe connus (fig.92). La relation liant le poids à la longueur est, pour les mâles et les juvéniles :

$$\ln W = 2.70 \ln L - 5.46 \quad (7.4)$$

et, pour les femelles gravides :

$$\ln W = 2.63 \ln L - 5.10 \quad (7.5)$$

où W est le poids sec (mg) et L la longueur depuis la base du pédoncule oculaire jusqu'à l'extrémité du telson (mm). La différence entre ces deux équations tient évidemment à la

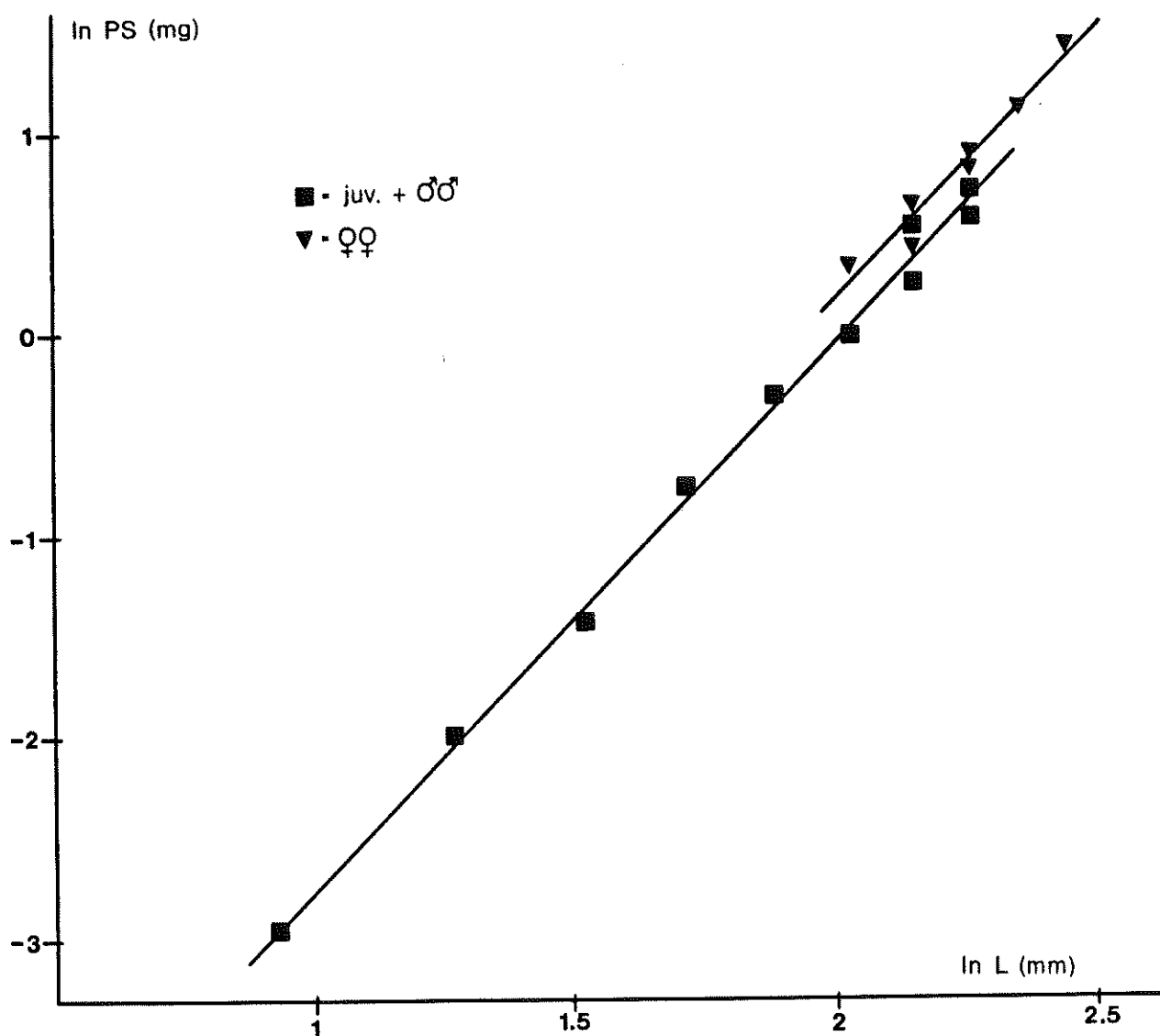


Fig.92 : Relation poids-longueur chez *Leptomysis*.

présence d'embryons dans le marsupium des femelles. Aucune variabilité significative n'a été constatée suivant l'espèce de *Leptomysis* considérée.

Quelle que soit aussi la méthode de calcul choisie, la connaissance du nombre d'individus par unité de surface ou par unité de volume est indispensable. Or, ce paramètre, s'il est relativement aisé à obtenir pour la majorité des

organismes zooplanctoniques, est excessivement difficile à estimer chez les Mysidacés comme *Leptomysis* chez qui la "surdispersion" est poussée à son paroxysme. L'obtention d'une estimation de densité réaliste nécessite en effet la surveillance d'aires géographiques très étendues du fait du caractère ponctuel des essaims et des migrations horizontales de ceux-ci. Pour *L. heterophila* et *L. gracilis*, cette estimation de densité n'a pas été tentée à cause de la profondeur à laquelle sont situés leurs bancs, profondeur qui limite fortement la durée des investigations en plongée. Pour *L. posidoniae*, le problème de la profondeur est moins crucial, mais alors intervient la grande distance séparant les taches de sable de l'herbier de posidonies. Seule la densité en *L. lingvura* a pu être estimée (de mars à novembre seulement) par la surveillance de la zone rocheuse de faible profondeur (zone A, fig.74). On observe (tableau 7.2) que, sur une surface de 250 m², la densité reste relativement basse pendant le printemps (12-13 ind./m²) et augmente progressivement en été pour atteindre son maximum au début de l'automne (36 ind./m²), après quoi elle décline brusquement ; les essaims sont totalement absents de décembre à mars.

Tableau 7.2

Evolution annuelle de la densité des essaims de *Leptomysis lingvura* au point A

Date	1979		1980						
	20-10	28-11	20-1	25-2	15-3	3-5	26-5	14-6	10-7
nombre d'essaims	84	11	0	0	1	18	29	40	47
nombre d'individus	8975	900	-	-	150	3350	3020	5900	7180
n. indiv. par essaim	107	82	-	-	150	185	105	147	153
n. essaim par m ²	0.34	0.039	-	-	0.004	0.073	0.12	0.16	0.19
n. indiv. par m ²	36.6	3.2	-	-	0.61	13.7	12.3	24.1	29.3

Du fait de la difficulté d'obtenir des densités pour les quatre espèces et pour toute l'année, les estimations de production (par unité de surface ou de volume) ont été abandonnées et remplacées par celles de productivité. A partir des comptages, mensurations et sexage effectués sur les échantillons, la biomasse et la production journalière instantanée de ceux-ci ont été calculées d'après les équations 5.12 ou 5.21 et les relations 7.1 à 7.5. La productivité (P/B) journalière en est aisément déduite et elle est supposée applicable à l'ensemble de la population.

- Chez *L. lingvura*, la productivité avoisine 4-5%/jour en mai-juin ; elle augmente rapidement, parallèlement à la température, et atteint 11.5%/jour de juillet à septembre ; au début d'octobre, elle n'est plus que de 7.6%/jour, en novembre de 4.6%/jour.
- Chez *L. posidoniae*, le cycle est similaire, mais les valeurs atteintes en pleine saison chaude sont moindres (maximum de 9.2%/jour). Durant toute la saison froide, la productivité est basse : de 2.4 à 2.7%/jour.
- Chez les deux espèces d'eau profonde, qui passent l'entièreté de l'année entre 13 et 15-16°C, la productivité présente un cycle très peu marqué, avec un maximum estival de 3.5%/jour et des minima hivernaux allant jusqu'à 1.8%/jour.

Ces valeurs de productivité journalière contrastent assez fort avec celles trouvées chez les Crustacés planctoniques. Elles semblent pourtant normales par comparaison avec celles observées pour d'autres espèces de Mysidacés. Ainsi, les valeurs sont :

- chez *Neomysis integer*, 2 à 4%/jour (BREMER, 1980 ; BREMER & VIJVERBERG, 1982) ;

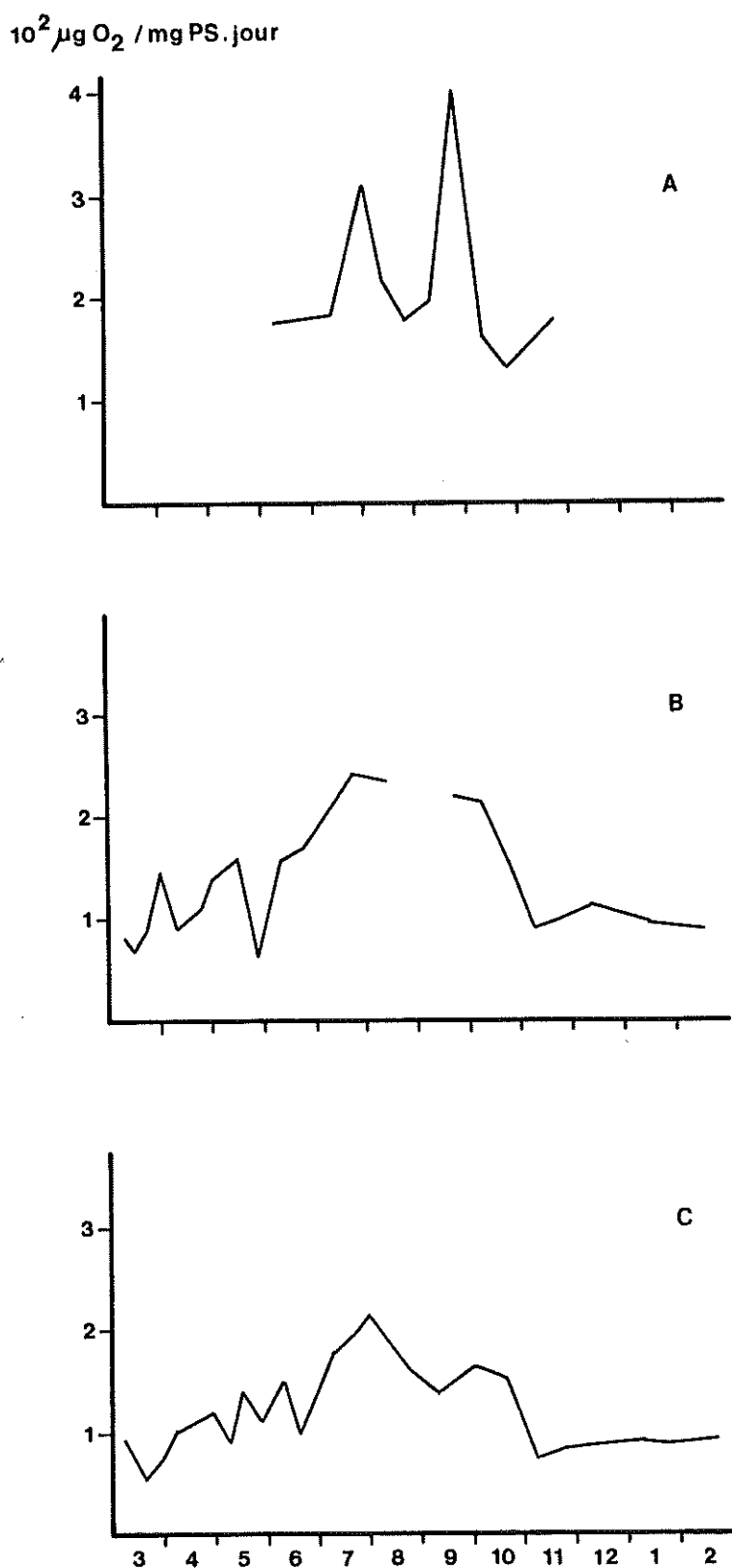


Fig.93 : Variations annuelles du taux respiratoire des 3 populations de *Leptomyxis*. A : *L. lingvura* (-5m) ; B : *L. posidoniae* (-15m) ; C : *L. gracilis* et *L. heterophila* (-36m).

- chez *Mysis relicta*, 3 à 3.8%/jour (HAKALA, 1978) ou 2.2 à 3.3%/jour (SELL, 1982) ;
- chez *Paramysis intermedia*, environ 2%/jour (MIROSHNICHENKO & VOVK, 1973).

Comparées aux mesures de taux respiratoires (fig.93), les estimations de productivité montrent un parallélisme assez frappant. Ces taux respiratoires sont également maximaux chez les 3 espèces durant la saison chaude, et leur valeur moyenne décroît en fonction de la profondeur (et donc de la température) où vivent ces espèces. Aux valeurs de productivité d'environ 2% correspondent des taux respiratoires de 0.1 mg O₂/mg P.S., à 4% environ 0.2 mg O₂/mg P.S.... Les K₂ calculés à partir des productivités et des taux respiratoires ont des valeurs comprises entre 0.17 et 0.23 ; des valeurs semblables ont été obtenues en élevage par CLUTTER & THEILACKER (1971) sur *Metamysidopsis elongata*, par SHUSHKINA (1972) sur *Neomysis mirabilis*, et par GAUDY (1979) sur *Leptomysis lingvura*. Elles traduisent une faible utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance et une haute dépense métabolique. Il n'est pas impossible que cette dépense élevée soit liée au maintien d'une structure sociale comme celle des essaims.

8. MODELE TROPHODYNAMIQUE DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE DU GOLFE

8.1. Etablissement d'un modèle de base

L'ensemble des résultats relatifs aux variations annuelles de la composition faunistique du plancton (chapitre 4), de sa biomasse et de sa production (chapitre 6), ainsi que des taux métaboliques permet une approche de la quantification des divers flux entre les constituants du réseau trophique planctonique.

L'ensemble des interactions entre ces constituants et les flux de matière qui y sont associés peuvent être schématisés par un modèle de boîtes (box-model, compartmental flow diagram) sur base des paramètres qui ont été mesurés (biomasse, production, respiration) et de ceux qui peuvent en être déduits, soit directement (assimilation, mortalité), soit à partir des données de la littérature (ingestion, excrétion, mues).

Ce modèle comporte trois niveaux planctoniques principaux : le phytoplancton (ϕ), le zooplancton herbivore (H) et le zooplancton carnivore (C) (fig.94).

- Au premier échelon, la biomasse du phytoplancton (B_ϕ) assure une production journalière (P_ϕ) dont l'ampleur est contrôlée par la quantité d'énergie lumineuse, la température et les concentrations en sels nutritifs (SN).
- La biomasse des herbivores (B_H) est constituée de la somme des biomasses des différents groupes de consommateurs primaires : Copépodes (B_c), Appendiculaires (B_a), microzooplancton (B_m), Thaliacés (B_t) et larves du mé-

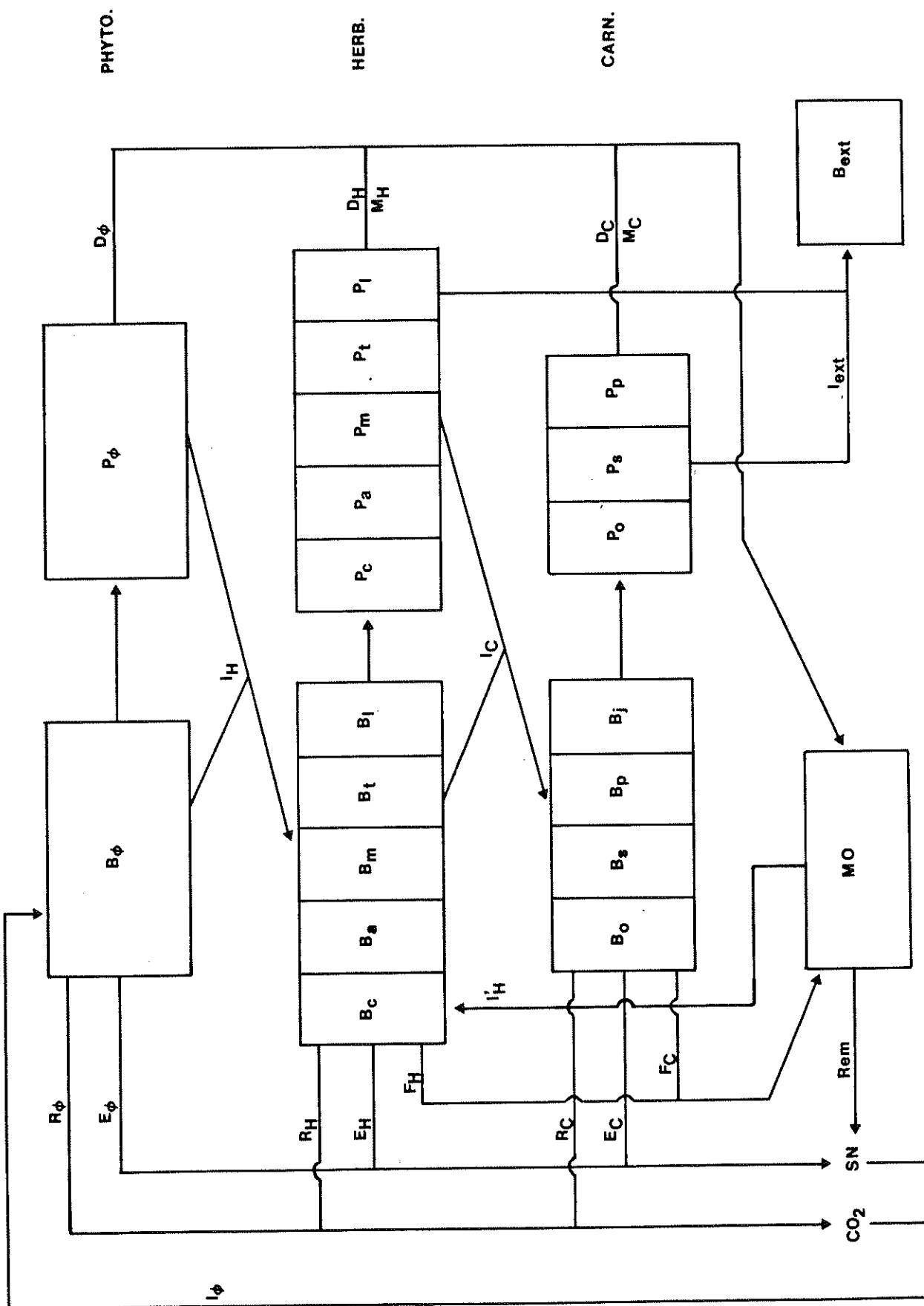


Fig.94 : Modèle des principaux flux de matière au sein de l'écosystème planctonique. Voir explications dans le texte.

- roplancton (B_1). Ces herbivores exercent une prédation sur les populations phytoplanctoniques et conditionnent ainsi la taille de ces populations. Si l'ingestion des herbivores (I_H) est inférieure à la production primaire (P_ϕ), on assiste à un accroissement de la biomasse algale (B_ϕ). Si par contre, la production primaire est inférieure aux besoins des herbivores, la biomasse phytoplanctonique diminuera ; si cette diminution est trop importante, elle entraînera une réduction de la production journalière des herbivores ($P_H = P_C + P_a + P_m + P_t + P_1$) et, par conséquent, de leur biomasse.
- Semblable interaction se retrouve au niveau de la relation herbivores-carnivores. La biomasse de ces derniers (B_C) comprend celle des Copépodes carnivores (B_O), celle des Siphonophores (B_S), celle des Ptéropodes (B_P) et des méduses (B_j) ; la quantité de matière qu'elle est susceptible de produire ($P_C = P_O + P_S + P_P$) est directement tributaire du taux de prédation sur les herbivores (I_C) et donc de la biomasse et de la production de ceux-ci.
 - Un quatrième échelon, non planctonique, est constitué par certains organismes du necton et du benthos (B_{ext}) dont la nutrition s'effectue (I_{ext}) aux dépens des trois niveaux précédents.
 - Pour chacun des trois niveaux planctoniques, la différence entre l'ingestion (I_ϕ, I_H, I_C) et la production journalière constitue la fraction de matière organique qui retourne au milieu. Une partie (respiration et excrétion) y est réexpédiée sous forme dissoute (R_ϕ, R_H, R_C , et E_ϕ, E_H, E_C), alors que l'autre partie vient enrichir le pool de matière organique détritique (MO) par les processus de défécation (F_H, F_C), de mortalité (D_ϕ, D_H, D_C) ou d'exuviation (M_H, M_C). Une fraction de cette

matière organique repasse sous forme dissoute grâce au processus de reminéralisation (Rem) réalisé par les bactéries ; une autre partie est consommée directement par les organismes filtreurs (I'_H).

Certaines réserves sur l'exactitude de ce modèle doivent toutefois être formulées.

- La totalité des organismes d'un niveau trophique est supposée pouvoir exercer une prédation sur la totalité des organismes du niveau inférieur. Or, il est vraisemblable que chaque organisme se nourrit préférentiellement d'un nombre limité de formes, et ce pour des raisons aussi bien morphologiques (taille, système de capture) que physiologiques. De plus, le type de proies sélectionnées par un animal peut varier en fonction de l'âge ou du sexe de celui-ci.
- L'attribution d'un régime alimentaire (herbivore ou carnivore) à un organisme est basée sur le régime dominant de cet organisme et n'est pas forcément valable pour l'ensemble de son cycle vital. Nombreux sont les animaux (Copépodes notamment) qui peuvent appartenir aux deux niveaux.
- Notre modèle est considéré comme un système clos ou semi-clos (interventions prédatrices externes), alors qu'en fait interviennent des processus tels que la sédimentation du phytoplancton et de la matière organique détritique, ainsi que des phénomènes hydrodynamiques d'advection ou de diffusion qui contrôlent les concentrations en sels nutritifs.
- Enfin, certaines erreurs peuvent exister dans les estimations de biomasse ou de production suite à l'hétérogénéité spatiale du plancton, à la méthode d'échantillonnage ou aux techniques de calcul employées.

Il faut toutefois remarquer qu'il serait impossible et inutile de vouloir détailler tous les constituants d'un écosystème et quantifier toutes les interactions qui y ont lieu. Il est nécessaire d'opérer certaines simplifications, de regrouper certaines "boîtes" et de laisser tomber certains flux. D'excellents exemples de ce type de modèles ou de modèles plus évolués (simulations dynamiques) peuvent être trouvés dans O'BRIEN & WROBLEWSKI (1973), STEELE (1974), KREMER & NIXON (1978), FRANZ (1981) ou PLATT *et al.* (1981).

8.2. Essai de quantification des flux entre les divers constituants

Afin d'essayer de fixer l'ordre de grandeur des principaux flux de matière qui viennent d'être définis (fig. 94), il est nécessaire de déterminer, pour chacun des constituants de l'écosystème planctonique, quelle est la fraction de cette matière qui intervient dans les processus exposés à la figure 52 (p.135) et repris dans le schéma du modèle (cfr supra).

Pour certains de ces flux, des valeurs sont directement disponibles à partir des mesures ou estimations réalisées dans le cadre de ce travail ; pour d'autres, il sera nécessaire d'avoir recours aux données de la littérature. A ce niveau intervient un problème d'uniformisation des unités. En effet, suivant les auteurs et le type d'organismes étudiés, ces unités varient considérablement ; les biomasses impliquées dans les flux sont exprimées sous forme de poids frais ou sec, d'azote, de carbone, d'oxygène ... ; leurs variations sont rapportées à des poids, des individus, des protéines ... ; les échelles spatiales sont en m^2 , m^3 , les échelles temporelles sont en heures, en jours, en années ...

L'unité que nous adopterons pour tous les compartiments du modèle est le mg C/m², et pour tous les flux le mg C/m².jour. Les facteurs de conversion des autres unités sont les suivants :

- pour le phytoplancton, le rapport carbone/chlorophylle (C/Chl) est pris égal à 60 (ANDERSEN, 1982) ;
- pour le zooplancton, le rapport carbone/poids sec (C/PS) est fixé à 0.4 (NIVAL *et al.*, 1975) ;
- pour les respirations, la conversion de l'oxygène brûlé en carbone brûlé est faite par la relation

$$1 \text{ mg C} = \frac{32}{12} \text{ mg O}_2 \text{ QR} = 2.7 \text{ mg O}_2 \text{ QR}$$

où QR est le quotient respiratoire, compris entre 1 et 0.7 suivant que des sucres ou des lipides sont utilisés comme source d'énergie.

Pour les flux intéressant les phénomènes d'excrétion, l'azote sera conservé comme référence (unité : mg N/m².jour), ce qui ne gêne pas notre modèle dans la mesure où l'azote n'y intervient qu'extérieurement, comme source de sels nutritifs pour le phytoplancton. L'excrétion sous forme de phosphore est négligée.

8.2.1. Flux d'entrée de matière dans les compartiments

Ces flux concernent essentiellement les processus de prédation (ingestion) par les constituants des différents niveaux trophiques du modèle sur les niveaux inférieurs.

Chez les principaux herbivores, les Copépodes, les taux de prédation (grazing ou clearance) ont fait l'objet de très nombreux travaux visant à déterminer aussi bien le type ou la taille de la nourriture sélectionnée que l'influence

des concentrations en cellules algales, de la température ou du stade de développement des organismes. Malheureusement, les unités employées dans la plupart de ces travaux (ml filtrés par unité de temps) les rendent difficilement utilisables dans un modèle de production. Quelques auteurs ont cependant essayé d'exprimer les quantités ingérées journalièrement par les Copépodes par rapport au poids de ces derniers ; ainsi, PAFFENHÖFER (1971) donne des taux d'ingestion compris entre 300-400%/jour pour les nauplii et 30-50%/jour pour les adultes de *Calanus finmarchicus* ; pour un ensemble naturel de petites espèces, GERBER & GERBER (1979) fournissent des valeurs de 79 à 112 %/jour. Le facteur dont l'influence semble la plus importante sur le taux d'ingestion est la concentration en nourriture, les deux paramètres étant liés par une relation du type fonction d'IVLEV :

$$I = I_{\max} (1 - e^{-kB_{\phi}}) \quad (8.1)$$

où I et I_{\max} représentent respectivement la ration ingérée et la ration maximale "ingérable", k une constante, et B_{ϕ} la biomasse phytoplanctonique. Ce type de fonction a été utilisé dans plusieurs modèles de simulation dynamique (Mc ALLISTER, 1970 ; ROSS & NIVAL, 1976 ; ANDERSEN, 1982).

Pour les autres groupes d'herbivores, les données sont beaucoup moins nombreuses.

- Chez le Tintinnide *Favella ehrenbergii*, le taux d'ingestion serait de 70% du poids de l'organisme par jour (RASSOULZADEGAN, 1978) ; chez les espèces à croissance plus rapide (au moins une division par jour), ce taux doit être supérieur, l'ingestion devant au minimum compenser la production.
- Chez les petits Thaliacés (g. *Thalia*), ce taux d'ingestion serait voisin de 60%/jour (DEIBEL, 1982). En fait,

de par le mode de nutrition des salpes (locomotion continue), il est vraisemblable que ce taux d'ingestion est proportionnel à la concentration en nourriture (HARBISON & GILMER, 1976).

- Chez les Appendiculaires, ce taux serait également de 60%/jour (PETIPA *et al.*, 1970).

Egalement peu de renseignements sont disponibles sur les taux de prédation par les carnivores du zooplancton :

- chez le Cténophore *Pleurobrachia bachei*, la ration journalière varierait entre 20 et 80% du poids du corps (HIROTA, 1972) ;
- chez le Siphonophore *Sphaeronectes gracilis*, elle serait de 16 à 40%/jour (PURCELL & KREMER, 1983) ;
- chez le Ptéropode *Creseis acicula*, elle avoisinerait 60%/jour (GERBER & GERBER, 1979).

D'après les quelques données de ces auteurs ainsi que celles de REEVE (1980) sur la nutrition des Chaetognathes, il semble que le taux d'ingestion des carnivores puisse obéir à une loi similaire à celle des herbivores.

Comme notre modèle n'a pour but que de décrire les flux aux différentes périodes (et non de simuler leur évolution temporelle), nous n'essayerons pas d'établir leurs équations d'évolution. Les rations journalières des différents compartiments seront calculées à partir des productions et des respirations ; ainsi :

$$I = \frac{P + R}{\left(\frac{A}{I}\right)} = \frac{P}{\left(\frac{A}{I}\right) K_2} \quad (8.2)$$

où A/I est le taux d'assimilation de la nourriture ingérée.

Pour chaque compartiment, la respiration sera prise comme le produit de la biomasse de ce compartiment et du taux respiratoire moyen du zooplancton (fig.73, chap.6). La ration journalière de chaque niveau trophique est la somme des rations de chacun de ses constituants :

$$I_H = I_C + I_m + I_t + I_l + I_a$$

$$\text{et } I_C = I_o + I_s + I_p + I_j \quad (8.3)$$

Les taux d'assimilation employés sont de :

- 0.8 pour l'ensemble des Copépodes (CONOVER, 1966a), les larves du méroplancton et le microzooplancton,
- 0.9 pour les Ptéropodes (CONOVER & LALLI, 1974 ; GERBER & GERBER, 1979),
- 0.55 pour les Thaliacés (ANDERSEN, 1982) et les Appendiculaires.

L'utilisation de sels minéraux par le phytoplancton (I_ϕ) ne sera pas estimée faute de renseignements sur la masse de ces sels, leur temps de turn-over et les interactions entre les eaux de surface et les couches profondes.

L'ingestion de matière organique détritique par les herbivores (I'_H) pourrait, dans certains cas, s'avérer assez importante, voire égale à celle de phytoplancton (PAFFENHÖFER & STRICKLAND, 1970 ; PAFFENHÖFER & KNOWLES, 1979). Mais, par manque d'information sur la biomasse de cette matière et la taille des particules, il ne sera pas tenu compte de cette source parallèle de nourriture, sauf dans le cas où la production primaire est insuffisante au maintien des populations d'herbivores.

8.2.2. Flux de sortie de matière des compartiments

Ces flux sont liés aux processus de digestion (fèces, F), de catabolisme (respiration, R, excrétion, E), de croissance (mues, M), de vieillissement (mortalité naturelle, D) et de prédation.

La production de fèces sera évidemment calculée comme la différence entre la ration journalière et la fraction assimilée de la nourriture

$$F = I \left(1 - \frac{A}{I} \right) \quad (8.4)$$

ces deux paramètres étant déterminés comme précédemment.

La respiration du zooplancton (voir chapitre 1) a fait l'objet d'une multitude de travaux visant à mesurer l'influence des divers facteurs écotopiques sur son intensité, de l'état physiologique des organismes... Plutôt que de nous baser sur des données de la littérature ou d'extrapoler la respiration sur base d'autres flux, nous avons préféré la calculer à partir de nos mesures de taux respiratoires moyens :

$$R = B \frac{R}{B} \quad (8.5)$$

Cette relation sera utilisée pour l'ensemble des compartiments de l'écosystème à l'exception des formes du macrozooplancton gélatineux chez qui des taux respiratoires nettement plus bas que la moyenne ont été mesurés.

L'excrétion azotée du zooplancton peut être estimée à partir de la respiration. Certains auteurs (LE BORGNE, 1973 ; MAYZAUD, 1973) ont en effet montré qu'il existait un rapport atomique entre l'oxygène consommé et l'azote total

excrété, rapport qui varie de 1.5 à 6.6 ; nous utiliserons une valeur moyenne de 4 (4 $\mu\text{g.at O} = 1 \mu\text{g.at N}$).

Aucune estimation n'a pu être faite de la respiration et de l'excrétion du phytoplancton.

La production de mues ne concerne que les Copépodes et, dans une moindre mesure, certains constituants du méroplancton. Au cours de leur développement, ces organismes perdent sous forme d'exuvies un peu moins de 10% du carbone incorporé dans les tissus (MULLIN & BROOKS, 1967 ; IKEDA & MOTODA, 1975 ; DAGG, 1976). Si l'on admet une durée de vie potentielle d'environ 60 jours pour les Copépodes herbivores et d'environ 30 jours pour les carnivores (*Oithona*), les pertes journalières par mues deviennent

$$M_H = 1.5 \cdot 10^{-3} P_C$$

et

$$M_C = 3.0 \cdot 10^{-3} P_O \quad (8.5)$$

La mortalité par prédation d'un niveau trophique sera considérée comme égale à la ration alimentaire du niveau supérieur, avec, toutefois, une exception pour les organismes gélatineux qui ne sont apparemment pas (ou très peu) sujets à la prédation. L'influence des organismes benthiques ou nectoniques (B_{ext}) sur les populations de planctontes n'a pas pu être estimée ; cette influence n'est vraisemblablement pas négligeable, la majorité des petites espèces de poissons du golfe, par exemple, étant (à des degrés divers) planctonophages (LEJEUNE et MICHEL, communications personnelles).

La mortalité naturelle, enfin, sera calculée comme la différence entre la somme de la biomasse instantanée et de la production potentielle d'une journée et la biomasse instantanée de la journée suivante, différence diminuée de la mortalité par prédation.

8.2.3. Autres flux

Le taux de reminéralisation de la matière organique détritique par les bactéries est difficile à établir par manque d'informations sur les biomasses bactériennes et les concentrations en matière organique. Seul l'apport journalier de matériel détritique (F + D + M) par le plancton peut être évalué. O'BRIEN & WROBLEWSKI (1973) et ANDERSEN (1982) ont considéré que la reminéralisation était proportionnelle à la concentration en matière organique et que 10% de cette matière étaient dégradés par jour.

Parallèlement, aucune estimation n'a pu être faite sur la disparition de cette matière organique par sédimentation, ni sur l'apport éventuel de sels nutritifs par advection.

8.3. Modèles saisonniers

D'après les relations décrites à la section précédente, il devient possible de dresser un diagramme des flux de matière entre les trois principaux niveaux planctoniques et d'établir quels sont les constituants de chacun de ces niveaux qui interviennent pour la plus grande part dans les transferts de matière.

Cinq diagrammes ont été réalisés (fig.95 à 99) correspondant chacun à une période de l'année bien caractérisée.

- A la fin de l'hiver (fig.95), au maximum de la poussée phytoplanctonique, la production primaire est voisine de 500 mg C/m^2 . La biomasse des herbivores représente

environ le quart de celle du phytoplancton, leur production le dixième de la production primaire. Cette dernière équivaut à la ration des herbivores, ration consommée à 72% par la respiration. Les carnivores ne sont représentés que par les Oithonidae dont la ration est légèrement supérieure à la production des herbivores. La mortalité du phytoplancton est importante et compte pour 65% de l'enrichissement en matière détritique.

- Au début du mois de mai (fig.96) s'observe le maximum de biomasse zooplanctonique (plus de 2g C/m^2 , près du double de la biomasse phytoplanctonique). La production primaire est faible (100 mg C/m^2), du même ordre de grandeur que la production secondaire ; elle est largement insuffisante pour supporter la ration des herbivores qui, vraisemblablement, doivent puiser leur nourriture dans le stock de matériel détritique. Ces herbivores subissent d'ailleurs une mortalité importante, tant naturelle que par prédation (développement de la population de Siphonophores).
- Au milieu de l'été (fig.97), la biomasse des herbivores est relativement faible. Leur ration est presque double de la production primaire. La biomasse des carnivores est encore importante (2.5 fois celle des herbivores) à cause des gélatineux dont la mortalité est forte. La production totale de matériel détritique est relativement basse.
- Fin d'été, début d'automne (fig.98), la biomasse phytoplanctonique est minimale (0.3g C/m^2) et la production faible. Il en va de même pour les herbivores dont la ration n'est que légèrement supérieure à la production primaire. La biomasse des carnivores est basse, leur

21.03.83

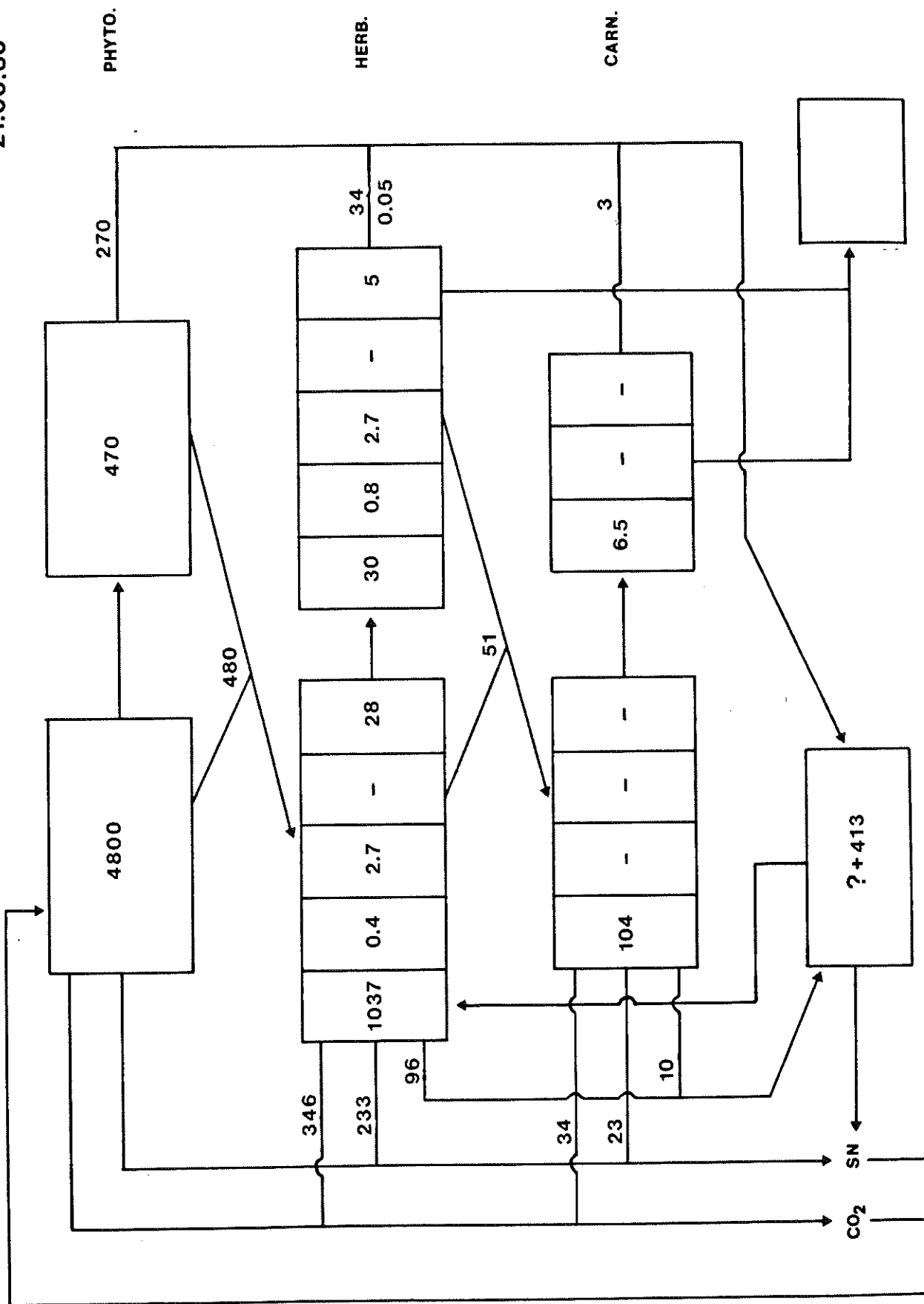


Fig.95 : Valeurs des flux au 21/03/83 (mg C/m².jour). Cfr fig.94.

09.05.83

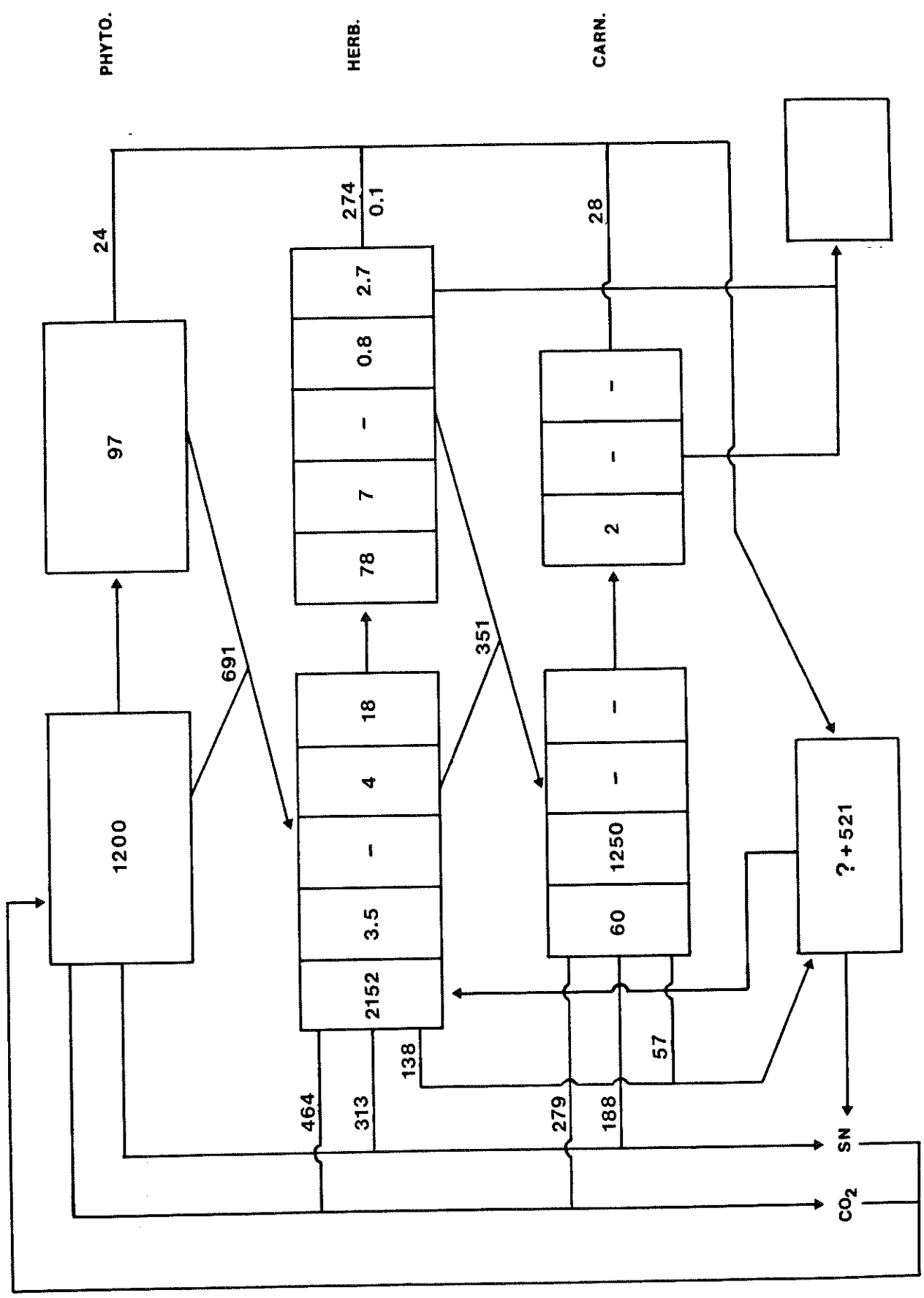


Fig.96 : Valeurs des flux au 09/05/83 (mg C/m².jour). Cfr fig.94).

29.07.83

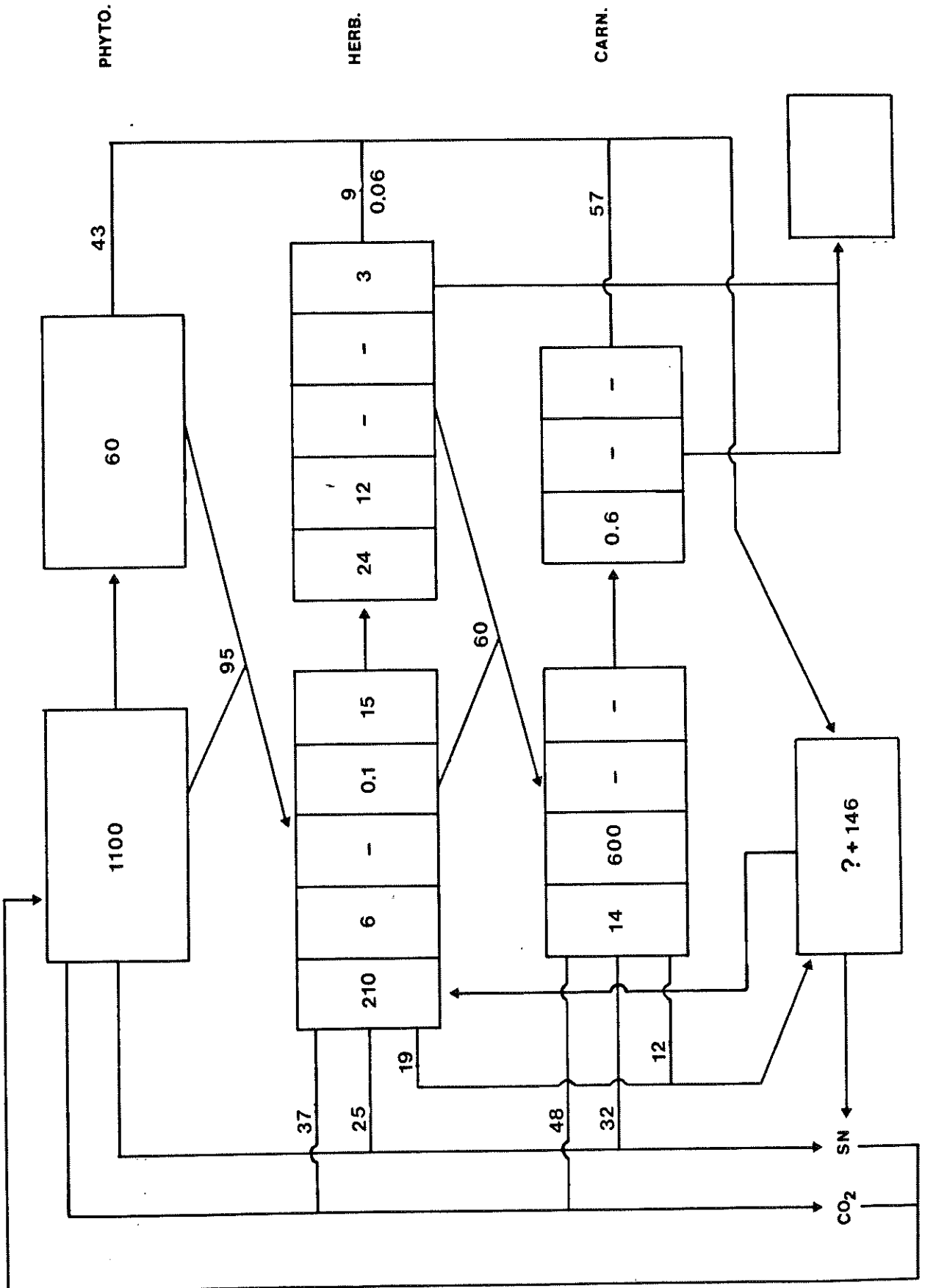


Fig.97 : Valeurs des flux au 29/07/83 (mg C/m².jour). Cfr fig.94).

30.09.83

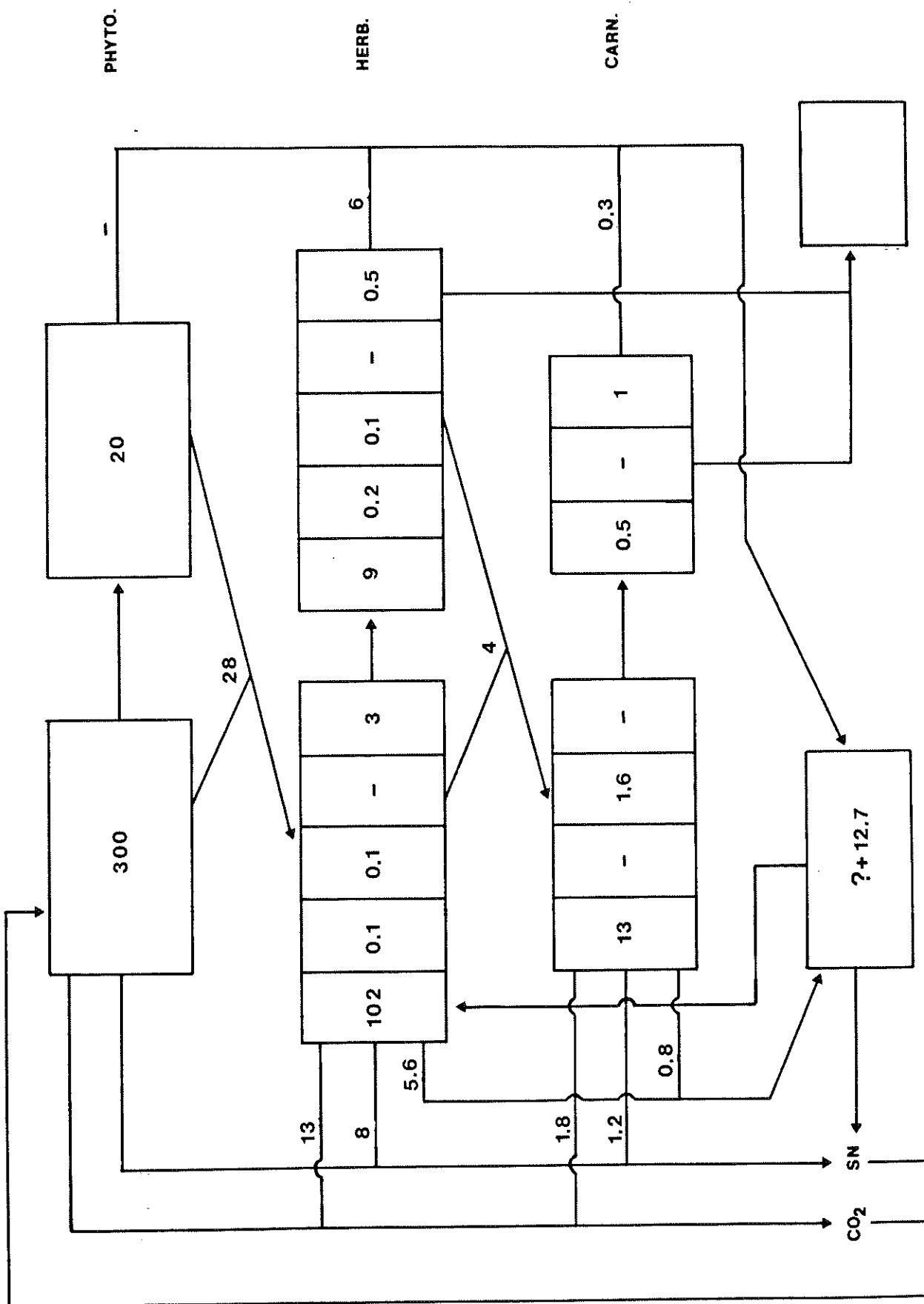


Fig.98 : Valeurs des flux au 30/09/83 (mg C/m².jour). Cfr fig.94).

05.01.84

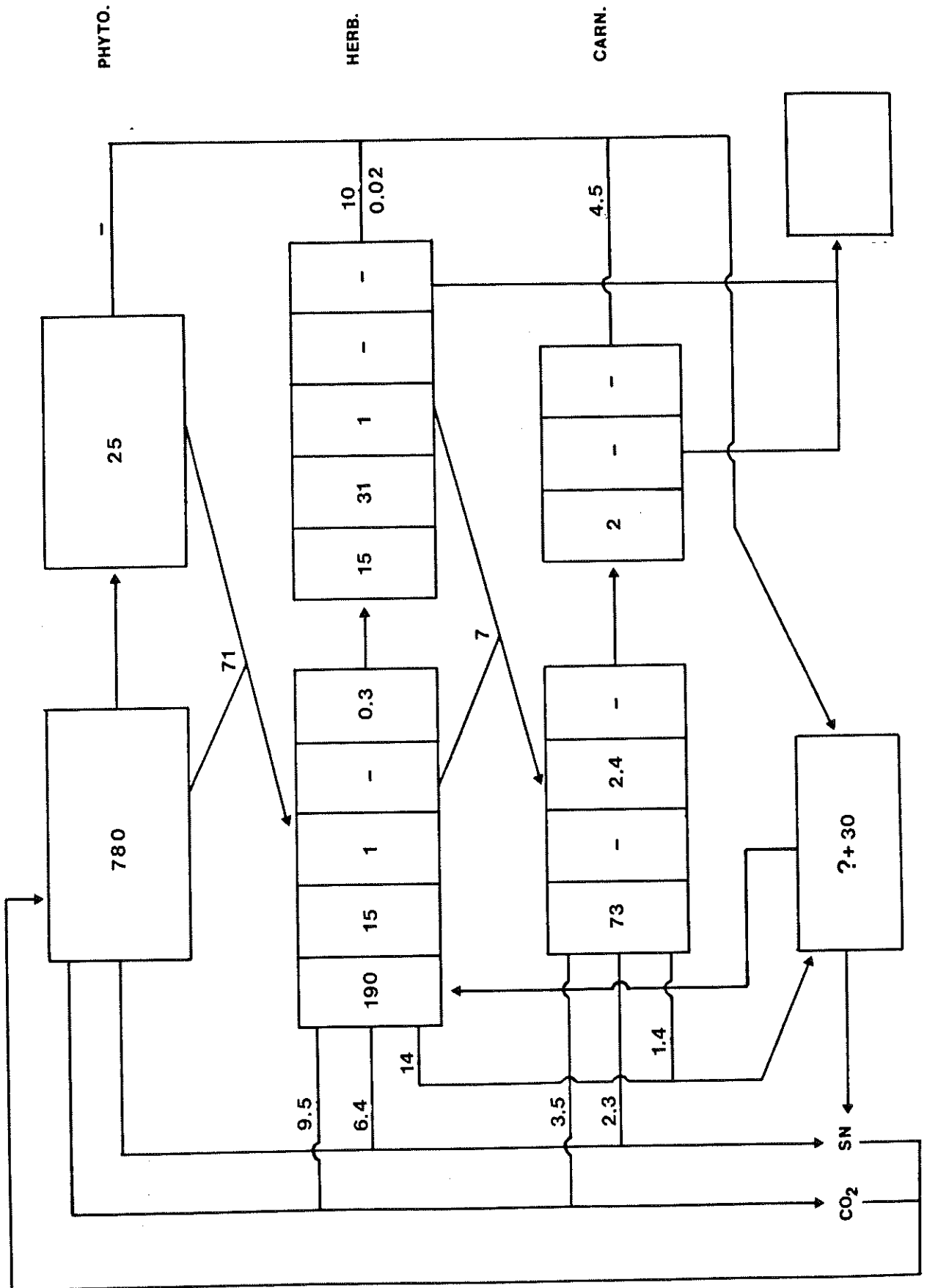


Fig.99 : Valeurs des flux au 05/01/84 (mg C/m².jour). Cfr fig.94).

ration égale à 40% de la production des herbivores. L'enrichissement en matière organique détritique est faible.

- Au début de l'hiver (fig.99), la biomasse des trois niveaux augmente sensiblement, mais la production primaire reste faible, insuffisante pour satisfaire aux besoins des herbivores. La production de ces derniers est largement supérieure à la ration des carnivores, surtout représentés par les Oithonidae.

8.4. Discussion

Le fait le plus marquant qui ressort de ces modèles saisonniers est la faiblesse de la production primaire par rapport à la ration journalière des herbivores. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour tenter d'expliquer cette apparente anomalie.

- La production des herbivores serait surestimée, ce qui est peu vraisemblable et qui n'augmenterait que faiblement le rapport P_{ϕ}/I_H .
- Le taux d'assimilation des herbivores serait supérieur à 80%, avec, comme conséquence, une diminution de l'ingestion calculée.
- La production primaire serait sous-estimée, hypothèse la plus plausible. Le modèle de RYTHER & YENTSCH (1957) que nous avons utilisé pour le calcul de cette production peut fournir des valeurs trop basses ; ainsi, à Banuyls, JACQUES (1970), comparant les résultats obtenus par ce modèle et par la méthode du ^{14}C , observe que le modèle donne des valeurs en moyenne 50% trop faibles.

Il serait peut-être donc souhaitable d'utiliser un quotient d'assimilation (Q_{\max} , formule 5.4) plus élevé, de l'ordre de 7 ou 8.

- La matière organique détritique pourrait intervenir pour une part importante dans la ration des herbivores.

Quelle que soit l'hypothèse retenue, et même dans le cas d'un doublement des valeurs de production primaire, la faiblesse du rapport P_{ϕ}/I_H suggère que l'interaction entre les deux premiers niveaux de la chaîne trophique est un facteur limitant réciproque pour l'évolution des deux populations. Une limitation similaire a été notée par NASSOGNE (1972) au nord du bassin ligurien.

S Y N T H E S E E T C O N C L U S I O N S

Le présent travail nous a permis, par une analyse à différents échelons (composition faunistique → biomasse → production → flux), de comprendre la structure et le fonctionnement de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi.

1. Malgré les similitudes qualitatives avec les communautés planctoniques des secteurs géographiques voisins (régions de Marseille, de Villefranche, du golfe de Gênes), la communauté du golfe de Calvi s'en écarte toutefois par différents aspects.

- Les biomasses, tant phyto- que zooplanctoniques, sont en moyenne plus faibles que dans les secteurs néritiques cités, probablement du fait de l'étroitesse du plateau continental et du manque d'apports terrigènes, facteurs qui sont déterminants dans le cycle des sels nutritifs.
- La diversité des peuplements est plus basse et seul un petit nombre d'espèces participe à la constitution de ceux-ci. Ces espèces montrent, en plus, un caractère océanique marqué : *Clausocalanus arcuicornis*, *C. furcatus*, *Centropages typicus*, *Oithona helgolandica*, *Oikopleura longicauda*.
- Le méroplancton est mal représenté et ne constitue qu'exceptionnellement plus de 5% du total des zooplanktonnes. Pareillement, des formes réputées néritiques et qui sont abondantes sur les côtes continentales (*Temora stylifera*, *Sagitta setosa*, *Penilia avirostris*) sont rares, voire absentes.

Différentes entités assez bien individualisées peuvent être repérées au sein de cette communauté, en fonction de l'origine des organismes qui les composent.

a) Un premier ensemble comprend les organismes dont l'entièreté du cycle de vie se déroule dans les eaux du golfe ; deux groupes peuvent être distingués :

- Le premier, holoplanctonique, est représenté par les producteurs primaires et les principaux herbivores dont les cycles d'abondance se succèdent. Le phytoplancton (surtout les Diatomées) se développe en mars, conséquence de l'augmentation de la radiation lumineuse globale et des remontées de sels nutritifs. Le microzooplancton (Tintinnides et Radiolaires) présente son maximum d'abondance à la même période. Les populations de Copépodes se développent également pendant la poussée phytoplanctonique, mais elles ne culminent que fin avril et au début de mai. Les Appendiculaires enfin atteignent leur maximum au début de la période estivale. Toutes ces populations présentent un minimum de septembre à février.

- Le second, quantitativement beaucoup moins important, est représenté par le méroplancton dont le maximum d'abondance s'observe durant l'été. Ce méroplancton est numériquement plus important au voisinage direct de l'herbier de posidonies ; celui-ci est en outre caractérisé par la présence de formes macroplanctoniques à rythme nycthémeral accusé (Amphipodes et Mysidacés notamment).

b) Un second ensemble regroupe les organismes dont la présence dans les eaux du golfe est épisodique et généralement liée aux conditions hydrologiques ; cet ensemble, d'origine exogène, peut également être subdivisé.

- Un premier groupe comporte des formes bathypélagiques qui remontent vers les eaux superficielles pour se reproduire : les Euphausiacés (herbivores), lors du pic phytoplanctonique, et les Ptéropodes (carnivores), à la fin de l'automne.
- Un deuxième groupe comprend les organismes du macrozooplancton gélatineux dont l'arrivée est soit liée à la présence de phytoplancton (Thaliacés), soit tributaire des courants (Coelentérés).
- Un troisième groupe, enfin, les Cladocères, a une origine mal définie et sa présence semble liée à des conditions favorables de température.

L'étude de la distribution saisonnière de ces différents groupes nous a également permis d'établir un fichier faunistique reprenant près de 400 espèces (tant phyto- que zooplanctoniques), fichier qui sera disponible pour des recherches ultérieures à la Station.

2. L'évolution annuelle des deux principaux niveaux trophiques du zooplancton montre que, à l'exception du mois de novembre, les herbivores représentent plus des trois quarts de la biomasse totale, les Copépodes du genre *Clausocalanus* participant en moyenne pour 50% de celle-ci ; le reste de la biomasse des herbivores se partage entre les autres Copépodes (surtout au printemps), les Thaliacés (en mai), le méroplankton et les Appendiculaires (surtout en été et en automne).

Les carnivores sont représentés durant toute l'année par les petits Copépodes du genre *Oithona* qui participent pour 5 à 25% de la biomasse totale. Les autres groupes de carnivores, tous d'origine extérieure à la baie, sont très

localisés dans le temps : en juin-juillet pour les petits Siphonophores, en été pour les Cladocères, en novembre pour les Ptéropodes ; seuls ces derniers ont une contribution significative à la biomasse totale, avec un maximum de 55%.

Les carnivores de premier et second ordres du macrozooplancton gélatineux (méduses, Cténaïres, grands Siphonophores) font des apparitions massives mais en dents de scie. Bien que leur biomasse puisse être égale ou supérieure à celle de l'ensemble des autres groupes, on peut difficilement les inclure dans l'étude de la dynamique de l'écosystème planctonique en raison de leur durée de séjour très courte (maximum deux jours) dans les eaux du golfe et surtout de leur absence de productivité ; ces organismes meurent très rapidement et leur biomasse est transférée au benthos.

3. La production des différents constituants de l'écosystème a été estimée, selon diverses méthodes, en fonction de la taille, de la durée de vie et du mode de croissance des organismes.

- La production primaire a été calculée d'après les mesures d'éclairement et de chlorophylle, suivant le modèle de RYTHER & YENTSCH (1957). Les valeurs obtenues apparaissent toutefois faibles comparées aux données de la littérature (méthode au ^{14}C) pour les secteurs géographiques voisins. Il serait vraisemblablement nécessaire d'utiliser une valeur supérieure (7-8 au lieu de 3.7) pour le quotient d'assimilation du phytoplancton (cfr chapitre 6, p.138).
- La production des principaux herbivores, les Copépodes, a été estimée en se fondant sur la dynamique des populations. Les comptages et mensurations réalisés sur les principales espèces ont permis de déterminer le

nombre de générations annuelles et la vitesse de croissance des individus. Nos résultats concordent assez bien avec ceux fournis par divers auteurs pour d'autres secteurs, et il semble que le bassin occidental de la Méditerranée présente une certaine homogénéité.

- La production des autres groupes du zooplancton a été estimée en combinant certains de nos résultats (nombres, biomasses) avec diverses données apportées par la littérature (taux de croissance).

La comparaison de l'évolution annuelle des pourcentages des divers groupes dans la biomasse totale et dans la production totale met en évidence que :

- l'importance des herbivores est encore plus grande au niveau production qu'au niveau biomasse ;
- les Tintinnides, dont la biomasse est généralement faible, participent pour une fraction non négligeable à la production secondaire printanière ;
- les Appendiculaires, du fait de leur turn-over rapide, contribuent pour une large part (jusqu'à 60%) à la production des herbivores, de l'été au milieu de l'hiver ;
- les carnivores ont une production égale à 10% environ de celle des herbivores.

Intégrées sur l'année, les productions primaire (calculée sur base du modèle), secondaire et tertiaire sont respectivement de 40, 12 et 1.2 g C/m², ce qui laisse apparaître une bonne efficacité des herbivores (28%) et une utilisation maximale des ressources végétales ; cette efficacité reste bonne (14%) si l'on considère une production primaire double de celle fournie par le modèle.

La productivité journalière de l'ensemble du zooplancton est relativement basse (5%) en période de bloom phytoplanctonique ; elle augmente sensiblement durant l'été et l'automne (15-20%) à cause de l'effet de la température sur les vitesses de croissance. La productivité annuelle (rapportée à la biomasse initiale, au 1er mars 1983) est de 3700%, c'est-à-dire que la production est de 37 fois la biomasse zooplanctonique de départ.

La production de l'ensemble du zooplancton a également été estimée d'après des mesures de taux respiratoires et du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance. Il apparaît, en comparant les estimations de production obtenues par cette méthode et les résultats fournis par la dynamique des populations, que ce coefficient ne conserve pas la même valeur tout au long de l'année, mais augmente à mesure que les ressources en phytoplancton s'amenuisent. Cette observation suggère qu'une relation inverse existe entre la quantité de nourriture disponible et le pourcentage de cette nourriture effectivement utilisée pour la production.

4. A partir de ces mêmes mesures de taux respiratoires et des valeurs de biomasses et de productions, il a été possible de calculer les différents flux d'entrée et de sortie de matière pour chacun des groupes du zooplancton. Une série de modèles saisonniers a été établie en rassemblant ces groupes en deux niveaux de consommateurs (primaires et secondaires) et en incluant la production du phytoplancton. Il apparaît que :

- en règle générale, les besoins en nourriture des herbivores équivalent ou sont supérieures à la production primaire (sous-estimation de celle-ci ?) ;

- en dehors des brèves périodes d'apparition des grands prédateurs, tels que les Siphonophores, la production des herbivores excède les besoins des carnivores ;
- la production de matière organique particulaire ou dissoute par le plancton est du même ordre de grandeur que la production primaire. Cette matière organique sert vraisemblablement de complément de nourriture aux herbivores.

°
° °

En conclusion de ces diverses observations, les recherches pourraient être poursuivies dans les directions suivantes :

- Intensifier les mesures de production primaire dans la zone côtière de Calvi par des méthodes plus performantes et plus sensibles qu'un modèle théorique (pouvant éventuellement conduire à un modèle mathématique fondé sur les mesures réalisées).
- Réaliser parallèlement une étude complète, durant un ou plusieurs cycles annuels, des différents éléments contrôlant la biomasse et la production du phytoplancton (sels nutritifs, silice, éclaircissement, ...).
- Effectuer également au cours d'un cycle complet des mesures de matière organique particulaire (et dissoute) et de l'activité bactérienne, afin d'établir les taux de reminéralisation de cette matière.
- Réaliser des expériences de nutrition de divers herbivores sur des assemblages naturels de populations phytoplanctoniques et de matériel détritique, pour déterminer

la part prise par ces deux types de nourriture dans la ration de ces organismes.

- Etendre enfin le type d'observations que nous avons réalisées à des secteurs plus vastes, et voir, par exemple, le comportement de notre modèle dans la zone du front liguro-provençal (étude en cours par l'ensemble du laboratoire de Biologie marine).

B I B L I O G R A P H I E

- ALLDREDGE, A.L. (1972). Abandoned larvacean houses, a unique food source in the pelagic environment. *Science, N.Y.*, 177, 885-887.
- ANDERSEN, V. (1982). Mise au point d'un modèle d'écosystème planctonique en Mer Ligure. *Mémoire de DEA, Univ. P. & M. Curie, Paris*, 42 pp.
- ANRAKU, M. (1964). Influence of the Cope Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. *Limnol. Oceanogr.*, 9, 195-206.
- AZAM, F., FENCHEL, T., FIELD, J.G., GRAY, J.S., MEYER-REIL, L.A. & THINGSTAD, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 10, 257-263.
- BĂCĂSCU, M. (1966). Contribution à l'étude du genre *Leptomysis* et description de trois taxons nouveaux : *Leptomysis peresi* n.sp., *L. apiops banyulensis* n.ssp. et *L. burgii* n.sp. *Vie Milieu*, 17, 121-142.
- BATTAGLIA, B. (1970). Cultivation of marine copepods for genetic and evolutionary studies. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 20, 385-392.
- BAY, D. (1978). Etude in situ de la production primaire d'un herbier de posidonies, *Posidonia oceanica* (L. Delile), dans la baie de Calvi, Corse. *Thèse de Doctorat, U.Lg*, 251 pp.
- BEKLEMISHEV, C.W. (1962). Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. *Rapp. Cons. Explor. Mer*, 153, 108-113.
- BĚLEHRÁDEK, J. (1957). Physiological aspects of heat and cold. *Ann. Rev. Physiol.*, 19, 59-82.
- BERNHARD, M. & RAMPI, L. (1967). The annual cycle of the "Utermöhl-phytoplankton" in the Ligurian Sea in 1959 and 1962. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 35, 137-169.
- BERNARD, F. (1967). Research on phytoplankton and pelagic protozoa in the Mediterranean Sea from 1953 to 1966. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 5, 205-229.
- BERNARD, M. (1963). Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée, *Euterpina acutifrons*, CLAUS. *Pelagos*, 1, 35-48.
- BERNARD, M. (1970). Quelques aspects de la biologie de *Temora stylifera* (Dana) en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, 11, 3-196.
- BERNER, A. (1962). Feeding and respiration in the copepod *Temora longicornis* (Müller). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 42, 108-113.
- BETHOUX, J.P. (1980). Mean water fluxes across sections in the Mediterranean sea, evaluated on the basis of water and salt budgets and of observed salinities. *Oceanol. Acta*, 3, 79-88.
- BETHOUX, J.P. & PRIEUR, L. (1979). Evaluation des flux d'eau de la circulation du nord-est du bassin occidental. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 26, 67-68.
- BIGGS, D.C. (1977). Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 108-117.
- BJORNBERG, T.K.S. (1972). Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods. *Studies in the fauna of Curaçao and other caribbean Islands*, 136, 126 pp.
- BORMANS, M. (1983). Etude des courants au large de Calvi en régime d'été. *Mémoire fin d'étude, U.Lg*, 124 pp.
- BOUGIS, P. (1974a). Ecologie du plancton marin. I. Le phytoplancton. *Collection d'écologie*, 2, Masson & Cie, Paris.
- BOURDILLON, A. (1971). L'échantillonnage du zooplancton marin. In : "Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques", LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F. (Eds.), Masson, Paris, 109-184.
- BOURDILLON, A., CASTELBON, C. & MACQUART-MOULIN, C. (1980). Ecophysiologie comparée des Mysidacés *Hemimysis speluncola* Ledoyer (cavernicole) et *Leptomysis longvura* G.O. Sars (non cavernicole). L'orientation à la lumière : tests de longue durée. Etude expérimentale des mouvements nycthémeraux. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 43, 61-86.

- BOYSEN, E. & BUCHHOLZ, F. (1984). *Meganyctiphanes norvegica* in the Kattegat. Studies on the annual development of a pelagic population. *Mar. Biol.*, 79, 195-207.
- BREMER, P. (1980). De populatiedynamiek en voedseloecologie van *Neomysis integer* in het slotermeer. *Studentenverslag nr 1980-20*, Limnologisch Instituut Tjeukemeer laboratorium, Oosterzee, Nederland.
- BREMER, P. & VIJVERBERG, J. (1982). Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian lake (The Netherlands). *Hydrobiol.*, 93, 41-52.
- BURHENNE, M. (1981). Faciès sédimentaire du précontinent calvais. Note introductive. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 50, 387-404.
- BURKILL, P.H. & KENDALL, T.F. (1982). Production of the copepod *Eurytemora affinis* in the Bristol Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7, 21-31.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D. & MARSHALL, S.M. (1969). On the nutrition and the metabolism of zooplankton. VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49, 977-1001.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D. & MARSHALL, S.M. (1970). On the nutrition and the metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorous excretion by *Calanus* of the Clyde area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50, 525-560.
- CASANOVA, B. (1974). Les Euphausiacés de Méditerranée (systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie). *Thèse d'Etat, Univ. Aix-Marseille*, 380 pp.
- CHAMPALBERT, G. (1969). L'hyponeuston dans le Golfe de Marseille. *Tethys*, 1, 585-666.
- CHAMPION, R. (1983). Quelques hypothèses sur le front marin au large de Calvi (partie hydrodynamique). *Mémoire fin d'étude, U.Lg*, 82 pp.
- CHECKLEY, D.M.Jr (1980a). The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply : laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 430-446.
- CHECKLEY, D.M.Jr (1980b). Food limitation of egg production by a marine, planktonic copepod in the sea off Southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 991-998.
- CISZEWSKI, P. & WITEK, Z. (1977). Production of older stages of copepods, *Acartia bifilosa* Giesb. and *Pseudocalanus elongatus* Boeck in Gdansk Bay. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24, 449-459.
- CLARKE, G.L. & BONNET, D.P. (1939). The influence of temperature on the survival, growth and respiration of *Calanus finmarchicus*. *Biol. Bull.*, 76, 371-383.
- CLUTTER, R.I. (1967). Zonation of nearshore mysids. *Ecology*, 48, 200-208.
- CLUTTER, R.I. (1969). The microdistribution and social behaviour of some pelagic mysid shrimps. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 3, 125-155.
- CLUTTER, R.I. & ANRAKU, M. (1968). Avoidance of sampler. In "Zooplankton sampling", *Monogr. oceanogr. Methodol.*, 2, 57-76, UNESCO Press.
- CLUTTER, R.I. & THEILACKER, G.H. (1971). Ecological efficiency of a pelagic mysid shrimp ; estimates from growth, energy budget, and mortality studies. *Fishery Bull.*, 69, 93-115.
- COMITA, G.W. (1968). Oxygen consumption in *Diaptomus*. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 51-57.
- CONOVER, R.J. (1956). Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. 6. Biology of *Acartia clausi* and *Acartia tonsa*. *Bull. Bingh. oceanog. Coll.*, 15, 156-233.
- CONOVER, R.J. (1959). Regional and seasonal variations in the respiratory rate of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 4, 1, 259-268.
- CONOVER, R.J. (1962). Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle. *Rapp. P.V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 153, 190-197.

- CONOVER, R.J. (1966a). Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 338-345.
- CONOVER, R.J. (1966b). Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 346-354.
- CONOVER, R.J. (1968). Zooplankton-life in a nutritionally dilute environment. *Am. Zool.*, 8, 107-118.
- CONOVER, R.J. & LALLI, C.M. (1972). Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 9, 279-302.
- CONOVER, R.J. & LALLI, C.M. (1974). Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism, and growth efficiency. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 16, 131-154.
- COREN, C. (1983). Interactions air-mer et structure thermique des couches supérieures de la mer : analyse des résultats d'une campagne d'été au large de Calvi. *Mémoire fin d'étude, U.Lg.*, 211 pp.
- CORKETT, C.J. (1970). Techniques for breeding and rearing marine calanoid copepods. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 20, 318-324.
- CORKETT, C.J. & Mc LAREN, I.A. (1978). The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.*, 15, 2-231.
- CORNER, E.D., COWEY, C.B. & MARSHALL, S.M. (1967). On the nutrition and metabolism of zooplankton. V. Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 47, 259-270.
- CORNER, E.D., HEAD, R.N., KILVINGTON, C.C. & PENNYCUICK, L. (1976). On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56, 345-358.
- DAGG, M.J. (1976). Complete carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod *Calliopius laeviusculus* (Krøyer). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 61, 297-357.
- DAGG, M.J. (1978). Estimated, in situ, rate of egg production for the copepod *Centropages typicus* (Krøyer) in the New York Bight. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 34, 183-196.
- DAMAS, D. (1905). Notes biologiques sur les Copépodes de la Mer Norvégienne. *Publ. circ. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 22, 23 pp.
- DARO, M.H. (1978). A simplified ¹⁴C method for grazing measurements on natural planktonic populations. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 31, 241-248.
- DAUBY, P. (1979). Etude de quelques aspects des populations zooplanctoniques de la baie de Calvi, Corse. *Mémoire de licence, U.Lg.*, 60 pp.
- DAUBY, P. (1980a). Cycle annuel du zooplancton de surface de la baie de Calvi (Corse). Biomasse totale et plancton copépodien. *Oceanol. Acta*, 3, 403-407.
- DAUBY, P. (1980b). Quelques observations sur les essaims du Mysidacé *Leptomysis lingvura* de la baie de Calvi. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 49, 84-88.
- DAUBY, P. (1981a). Approche de la dynamique des populations du mysidacé *Leptomysis lingvura* (Sars) dans la baie de Calvi. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 50, 407-411.
- DAUBY, P. (1981b). Variations annuelles de la localisation spatiale et de la composition des essaims de *Leptomysis lingvura* en baie de Calvi (Corse). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28, 147-148.
- DAUBY, P. (1982). Quelques aspects d'un cycle annuel du zooplancton en baie de Calvi (Corse). *Ann. Soc. r. zool. Belg.*, 112, 69-77.
- DAUBY, P. (1985). Le macrozooplancton gélatineux, une source considérable d'enrichissement en matière organique des substrats benthiques infralittoraux. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29, sous presse.
- DAUBY, P. & HECQ, J.H. (1981). Le zooplancton de surface de la baie de Calvi. Synthèse de l'étude d'un cycle annuel (1978-1979). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27, 123-124.

- DAVIS, C.C. (1977). *Sagitta* as food for *Acartia*. *Astarte*, 10, 1-3.
- DEIBEL, D. (1982). Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of *Thalia democratica* Forskal and *Doliioletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *J. Plankton Res.*, 4, 143-154.
- DEIBEL, D. (1982). Laboratory-measured grazing and ingestion rates of the salp, *Thalia democratica* Forskal, and the doliolid, *Doliioletta gegenbauri* Uljanin (Thaliacea). *J. Plankton Res.*, 4, 189-201.
- DELLA CROCE, N. (1952). Variazioni stagionali dello zooplankton de superficie pescato a Punta del Mesco (La Spezia) tra il 15 ott. 1948 et il 30 marzo 1951. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 24, 87-116.
- DIGBY, P.S.B. (1950). The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, 393-438.
- DUBY, C. & RODOLPHE, F. (1983). Echantillonnage en fonction d'une modélisation. In "Stratégies d'échantillonnage en écologie", FRONTIER S. (Ed.), Col-lection d'écologie, 17, Masson, Paris, 437-455.
- EDMONSON, W.T. (1960). Reproductive rates of rotifers in natural population. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 12, 21-77.
- EDMONSON, W.T., COMITA, G.W. & ANDERSON, G.C. (1962). Reproductive rate of Copepods in nature and its relation to phytoplankton populations. *Ecology*, 43, 625-634.
- EICHHORN, R. (1957). Zur Populationsdynamik der Calaniden Copepoden in Titsee und Feldsee. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 24, 186-246.
- ELSTER, H.I. (1954). Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fisher in Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 20, 546-614.
- EMERY, A.R. (1968). Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 293-303.
- EPPLEY, R.W. & SLOAN, P.R. (1965). Carbon balance experiments with marine phyto-plankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22, 1083-1097.
- FAGER, E.W. (1969). Production of stream benthos : a critique of the method of assessment proposed by Hynes and Coleman (1968). *Limnol. Oceanogr.*, 14, 766-770.
- FALCONETTI, C. & VAISSIERE, R. (1975). Prototype d'un filet pour la capture du plancton à proximité du fond. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 23, 2, 153-154.
- FALCONETTI, C., SEGUIN, G. & VAISSIERE, R. (1979). Premières observations sur des récoltes expérimentales de zooplancton effectuées sur la flexure du plateau continental au large de Calvi (Corse). *Bull. Ecol.*, 10, 203-209.
- FENAU, R. (1963). Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens (Villefranche-sur-Mer). *Vie et Milieu*, Supplément n° 16.
- FENAU, R. (1976). Rapport poids-taille chez quelques Appendiculaires. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 23, 67-69.
- FENAU, R. & GORSKY, G. (1979). Technique d'élevage des Appendiculaires. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 55, 195-200.
- FENAU, R. & GORSKY, G. (1983). Cycle vital et croissance de l'appendiculaire *Oikopleura longicauda* (Vogt), 1854. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 59, 107-116.
- FLEEGER, J.W. & PALMER, M.A. (1982). Secondary production of the estuarine meiobenthic copepod *Microarthridion littorale*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 7, 157-162.
- FOSSATI DUTRA PEREIRA, C.A. (1970). Sur le cycle biologique d'*Acartia clausi* dans la baie de Villefranche-sur-Mer. *Thèse de doctorat (3e cycle)*, Station zoologique de Villefranche-sur-Mer.
- FOWLER, S., BENAYOUN, G. & SMALL, L.F. (1971). Experimental studies on feeding, growth and assimilation in a mediterranean euphausiid. *Thalassia Jugosl.*, 7, 35-47.

- FRANKIGNOULLE, M. & DISTECHE, A. (1984). CO₂ chemistry in the water column above a posidonia seagrass bed and related air-sea exchanges. *Oceanol. Acta*, 7, 209-219.
- FRANQUEVILLE, C. (1971). Macroplankton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Téthys*, 3, (1), 11-56.
- FRANSZ, H.G. (1981). Carbon dynamics in the food web of the south-eastern North Sea ; a simulation study. In "Progress in Ecological Engineering and Management by mathematical modelling", D.M. DUBOIS (Ed.), Ed. CEBEDOC, Liège, p.701-713.
- FRASER, J.H. (1966). Zooplankton sampling. *Nature, Lond.*, 211, 915-916.
- FRONTIER, S. (1972). Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 8, 121-132.
- FRONTIER, S. (1983a). Stratégies d'échantillonnage en écologie. *Collection d'écologie*, 17, Masson, Paris, 494 pp.
- FRONTIER, S. (1983b). Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique. In "Stratégies d'échantillonnage en écologie", FRONTIER, S. (Ed.), *Collection d'écologie*, 17, Masson, Paris, 15-62.
- FROST, B.W. (1972). Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 805-815.
- FROST, B.W. (1977). Feeding behavior of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 472-491.
- FROST, B. & FLEMINGER, A. (1968). A revision of the genus *Clausocalanus*. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 12, 235 pp.
- FURNESTIN, J. & ALLAIN, C. (1962). Hydrologie de la Méditerranée occidentale au nord du 42e parallèle en automne 1958 (campagne du navire "Président-Théodore-Tissier" du 27 septembre au 18 octobre 1958. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 26, 133-161.
- FURNESTIN, M.L. (1960). Zooplancton du golfe du Lion et de la côte orientale de la Corse. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 24, (2), 153-252.
- FURNESTIN, M.L. (1968). Le zooplancton de la Méditerranée (Bassin occidental). Essai de synthèse. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 32, (1), 25-69.
- FURNESTIN, M.L. (1979). Aspects of the zoogeography of the Mediterranean plankton. In "Zoogeography and diversity in plankton", VAN DER SPOEL and PIERROT-BULTS (Eds.), 191-253.
- GAUDY, R. (1972a). Contribution à la connaissance du cycle biologique des Copépodes du golfe de Marseille. 1. L'environnement physique et biotique et la composition de la population de Copépodes. *Téthys*, 3, 921-942.
- GAUDY, R. (1972b). Contribution à la connaissance du cycle biologique des Copépodes du golfe de Marseille. 2. Etude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Téthys*, 4, (1), 175-242.
- GAUDY, R. (1973). Les variations saisonnières de la respiration chez quatre espèces de copépodes pélagiques du Golfe de Marseille. *Neth. J. Sea Res.*, 7, 267-279.
- GAUDY, R. (1974). Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 25, 125-141.
- GAUDY, R. (1975). Etude de la respiration chez des Copépodes pélagiques méditerranéens (bassin occidental et Mer Ionienne) et de ses variations en fonction de la bathymétrie des espèces et de leur origine géographique. *Mar. Biol.*, 29, 109-118.
- GAUDY, R. (1976). Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (17 mai 1971 au 16 juin 1971). III. Production secondaire des Copépodes pélagiques. *Vie Milieu*, 26 B, 77-106.
- GAUDY, R. (1979). Bilan énergétique d'un Mysidacé des eaux méditerranéennes superficielles. In "Production primaire et secondaire ; Colloque franco-soviétique ; Sta. mar. Endoume, 9-12 janvier 1979", Publ. CNEOX, 10, 63-76.
- GAUDY, R. & GUERIN, J.P. (1979). Ecophysiologie comparée des Mysidacés *Hemimysis speluncola* Ledoyer (cavernicole) et *Leptomysis lingvura* G.O.Sars (non cavernicole). Action de la température sur la croissance en élevage. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 38, 101-119.

- GAULD, D.T. (1951). The grazing rate of planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, 695-706.
- GAULD, D.T. (1953). Diurnal variation in the grazing of planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31, 461-474.
- GAULD, D.T. & RAYMONT, J.E.G. (1953). The respiration of some planktonic copepods. II. The effect of temperature. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31, 447-460.
- GERBER, R.P. & GERBER, M.B. (1979). Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. *Mar. Biol.*, 52, 33-43.
- GIBBONS, S.G. & OGILVIE, H.S. (1933). Developmental stages of *Oithona helgolandica* and *O. spinirostris*, with a note on the occurrence of body spines in cyclopoid nauplii. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 18, 529-550.
- GODEAUX, J. (1977). Rôle des tuniciers pélagiques dans la chaîne trophique. *Rapp. Comm. int. Explor. Mer Médit.*, 24, 149-150.
- GOSTAN, J. (1961). Contribution à l'étude hydrologique de la mer Ligure. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 1204, 46 pp.
- GOSTAN, J. (1967). Etude du courant géostrophique entre Villefranche-sur-Mer et Calvi. *Cah. océanogr.*, 19, 329-345.
- GOSTAN, J. (1968). Conditions hydrologiques observées pendant l'été entre la Riviera et la Corse. *Cah. océanogr.*, 20, 37-64.
- GRANDORI, R. (1925). Sullo sviluppo larvale di *Centropages typicus* KROYER. *Riv. Biol.*, 7, 137-143.
- GREVE, W. (1970). Cultivation experiments on North Sea Ctenophores. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 20, 304-317.
- GREZE, V.N. (1970). The biomass and production of different trophic levels in the pelagic communities of south seas. In "Marine food chains", J.H. STEELE (Ed.), Oliver & Boyd, Edinburgh.
- GREZE, V.N. & BALDINA, E.P. (1964). Changements de population et production annuelle d'*Acartia clausi* et *Centropages kroyeri* dans la zone néritique de la Mer Noire (RUSSE). *Trudy Sevastopol. biol. Sta.*, 17, 149-161.
- HAKALA, I. (1978). Distribution, population dynamics and production of *Mysis relicta* (Loven) in Southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 15, 243-258.
- HALL, D. (1964). An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galathea mendotea*. *Ecology*, 45, 94-112.
- HAMILTON, A.L. (1969). On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 771-782.
- HAQ, S.M. (1967). Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *M. larga* from the gulf of Maine. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 40-51.
- HARBISON, G.R. & GILMER, R.W. (1976). The feeding rates of the pelagic tunicate, *Pegea confoederata*, and two other salps. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 517-528.
- HARRIS, R.P. (1973). Feeding, growth, reproduction and nitrogen utilization by the harpacticoid copepod *Tigriopus brevicornis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53, 785-800.
- HARRIS, R.P. & PAFFENHÖFER, G.A. (1976a). Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56, 675-690.
- HARRIS, R.P. & PAFFENHÖFER, G.A. (1976b). The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth of two small marine planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56, 875-888.
- HARVEY, H.W. (1950). On the production of living matter off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, 97-137.
- HECQ, J.H. (1982). Distribution et dynamique des communautés zooplanctoniques en relation avec le cycle du carbone en baie sud de la Mer du Nord. *Thèse de Doctorat, U.Lg.*, 249 pp.

- HECQ, J.H., LICOT, M. & GASPAR, A. (1981). Influence des conditions nutritionnelles sur les activités enzymatiques digestives et la consommation d' O_2 de *Leptomysis lingvura* (Sars) (Crustacé Mysidacé). *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 50, 435-439.
- HEINLE, D.R. (1969). Culture of calanoid copepods in synthetic sea water. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26, 150-153.
- HEINLE, D.R., HARRIS, R.P., USTACH, J.F. & FLEMER, D.A. (1977). Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, 40, 341-353.
- HEINRICH, A.K. (1962). On the production of Copepods in the Bering Sea. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 47, 465-469.
- HERON, A.C. (1968). Plankton gauze. In "Zooplankton sampling", *Monogr. oceanogr. Methodol.*, 2, 19-25, UNESCO Press.
- HERON, A.C. (1972). Population ecology of a colonizing species : the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time. *Oecologia*, 10, 269-293.
- HIROTA, J. (1972). Laboratory culture and metabolism of the planktonic ctenophore, *Pleurobrachia bachei* A. Agassiz. In "Biological Oceanography of the northern north pacific ocean", A. YOSITADA TAKENOUTI (Ed.), Idemitsu shoten, Tokyo, 465-484.
- HYNES, H.B.N. & COLEMAN, M.J. (1968). A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 569-573.
- IKEDA, T. (1970). Changes in respiration rate and in composition of organic matter in *Calanus cristatus* (Crustacea : Copepoda) under starvation. *Bull. Fish. Fac. Hokkaido Univ.*, 21, 280-298.
- IKEDA, T. (1974). Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 22, 1-97.
- IKEDA, T. & MOTODA, S. (1975). An approach to the estimation of zooplankton production in the Kuroshio and adjacent waters. In "Special Symposium on marine Sciences", B. MORTON (Ed.), 24-28. Pac. Sci. Assoc., Hong-Kong.
- IKEDA, T. & MOTODA, S. (1978). Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish. Bull.*, 76, 357-368.
- IVLEV, V.S. (1945). The biological productivity of waters. *Usp. Sovrem. Biol.*, 19, 98-120 (*J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23, 1727-1759).
- JACQUES, G. (1969). Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). III. Diatomées et Dinoflagellés de juin 1965 à juin 1968. *Vie Milieu*, 20 B, 91-126.
- JACQUES, G. (1970). Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). IV. Biomasse et production, 1965-1969. *Vie Milieu*, 21 B, 37-102.
- KAMSHILOV, M.M. (1951). Determination of the weight of *Calanus finmarchicus* (Gunner) by the measurement of body length (RUSSE). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 76, 945-949.
- KAMSHILOV, M.M. (1958). Production of *Calanus finmarchicus* (Gunner) in the coastal zone of eastern Murman. *Trudy Murmansk. Biol. Sta.*, 4, 45-55.
- KATONA, S.K. & MOODIE, C.F. (1969). Breeding *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49, 743-747.
- KIMMERER, W.J. (1983). Direct measurement of the production : biomass ratio of the subtropical calanoid copepod *Aerocalanus inermis*. *J. Plankton Res.*, 5, 1-14.
- KLEIN-BRETELER, W.C.M. (1982). The life cycle of four pelagic Copepods (Copepoda calanoida) illustrated by a series of photographs. *Netherland Institute for Sea Research, Publ. Ser.* 6.
- KREMER, J.N. & NIXON, S.W. (1978). A coastal marine ecosystem - simulation and analysis. *Ecological Studies*, 24, Springer-Verlag, Heidelberg, 217 pp.
- LACOMBE, H. & TCHERNIA, P. (1972). Le problème de la formation des eaux marines profondes. Déroulement du phénomène en Méditerranée nord-occidentale par hiver très froid (janvier-mars 1963). *Ann. Inst. océanogr. Paris*, 48, 75-110.

- LANDRY, M.R. (1975). The relationship between temperature and the development of life stages of the marine Copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 854-857.
- LANDRY, M.R. (1981). Switching between herbivory and carnivory by the planktonic marine Copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 65, 77-82.
- LANDRY, M.R. (1983). The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 614-624.
- LAWSON, T.S. & GRICE, G.D. (1970). The developmental stages of *Centropages typicus* Kroyer (Copepoda calanoïda). *Crustaceana*, 18, 187-208.
- LEBLOND, P.H. & PARSONS, T.R. (1977). A simplified expression for calculating cohort production. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 156-157.
- LEBORGNE, R. (1973). Etude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). *Mar. Biol.*, 19, 249-257.
- LOFFET, A. (1981). Circulation en méditerranée occidentale. Résultats d'une campagne de mesures hydrologiques de Stareso. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 50, 453-466.
- LORENZEN, C. (1967). Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 343-347.
- LOVEGROVE, T. (1956). Copepod nauplii (II). *Cons. int. Explor. Mer, Fiches ident. Zoopl.*, 63.
- MACKAS, D. & BOHRER, R. (1976). Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 25, 77-85.
- MACQUART-MOULIN, C. (1970). Le comportement d'essaim chez les Mysidacés. Observation et analyse de quelques essaims littoraux. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 20, 439-441.
- MACQUART-MOULIN, C. (1973). Le comportement d'essaim chez les Mysidacés. Influence de l'intensité lumineuse sur la formation, le maintien et la dissociation des essaims de *Leptomysis lingvura*. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 21, 499-501.
- MACQUART-MOULIN, C. & PASSELAIGUE, F. (1982). Mouvements nyctéméraux d'*Hemimysis speluncola* Ledoyer, espèce cavernicole, et de *Leptomysis lingvura* G.O. Sars, espèce non cavernicole (Crustacea, Mysidacea). *Téthys*, 10, 221-228.
- MANTON, S.M. (1928). On the embryology of a mysid crustacean, *Hemimysis lamornae*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, (B), 216, 363-463.
- MARGALEF, R. (1963). Rôle des Ciliés dans le cycle de la vie pélagique en Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 17, 463.
- MARSHALL, S.M. (1949). On the biology of the small Copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28, 45-122.
- MARSHALL, S.M., NICHOLLS, A.G. & ORR, A.P. (1935). On the biology of *Calanus finmarchicus*. VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 20, 1-27.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P. (1958). On the biology of *Calanus finmarchicus*. X. Seasonal changes in oxygen consumption. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 37, 459-472.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P. (1972). The biology of a marine Copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver & Boyd, Edinburgh (le public. : 1955).
- MASSUTI, A.M. (1942). Contribucion al estudio del Plancton del Mediterraneo occidental. Los copepodos de la Bahia de Palma de Mallorca. *Trab. Inst. Cienc. Nat.*, 1, 127 pp.
- MATTHEWS, J.B. (1973). Ecological studies on the deep water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway : population dynamics of *Meganyctiphanes norvegica* in 1968 and 1969. *Sarsia*, 54, 75-90.
- MAUCHLINE, J. (1960). The biology of the euphausiid crustacean *Meganyctiphanes norvegica*. *Proc. R. Soc. Edinburgh, Sec.B*, 67, 1957-1960.

- MAUCHLINE, J. (1968). The development of the eggs in the ovaries of euphausiids and estimation of fecundity. *Crustaceana*, 14, 155-163.
- MAUCHLINE, J. (1969). The biology of *Leptomysis gracilis* and *L. linguura* (Crustacea, Mysidacea). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49, 379-389.
- MAUCHLINE, J. (1971). Seasonal occurrence of Mysids (Crustacea) and evidence of social behaviour. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, 809-825.
- MAUCHLINE, J. (1980). The biology of Mysids and Euphausiids. *Adv. mar. Biol.*, 18, 1-691.
- MAUCHLINE, J. & FISHER, L.R. (1969). The biology of euphausiids. *Adv. mar. Biol.*, 7, 1-453.
- MAYZAUD, P. (1973). Respiration and nitrogen excretion of zooplankton : II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.*, 21, 19-28.
- MAZZA, J. (1963). Copépodes des côtes occidentale et orientale de Corse ("Président-Théodore-Tissier", juillet 1958). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 17, 563-572.
- MAZZA, J. (1967). Les Copépodes pélagiques en Méditerranée occidentale (Développement post-larvaire - Biologie - Ecologie). *Thèse de doctorat d'Etat, UER Aix-Marseille*, 494 pp.
- Mc ALLISTER, C.D. (1969). Aspects of estimating zooplankton production from phytoplankton production. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26, 199-220.
- Mc ALLISTER, C.D. (1970). Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. Theoretical problems. In "*Marine food chains*", J.H. STEELE (Ed.), Oliver & Boyd, Edinburgh, 457-469.
- Mc FARLAND & KOTCHIAN, N.M. (1982). Interaction between schools of fishes and mysids. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11, 71-76.
- Mc LAREN, I.A. (1963). Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 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.
- Mc LAREN, I.A. (1966). Predicting development rate of copepod eggs. *Biol. Bull.*, 131, 457-469.
- Mc LAREN, I.A. (1969). Population and production ecology of zooplankton in Ogac Lake, a landlocked fjord on Baffin Island. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26, 1485-1559.
- Mc LAREN, I.A. (1974). Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *Am. Nat.*, 108, 91-102.
- Mc LAREN, I.A. (1978). Generation lengths of some temperate marine copepods : estimation, prediction, and implications. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 35, 1330-1342.
- Mc LAREN, I.A. & CORKETT, C.J. (1981). Temperature dependent growth and production by a marine copepod. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38, 77-83.
- MICHEL, C. (1981). Observations in situ du comportement social chez *Symphodus* (*Crenilabrus*) *cinereus* (Bonnaterre 1788) (Pisces : Labridae). *Mémoire de Licence, U.Lg*, 43 pp.
- MICHEL, C. & VOSS, J. (1982). Observation en baie de Calvi du comportement social chez *Symphodus* (*Crenilabrus*) *cinereus* (Bonnaterre 1788) (Pisces : labridae). *Cah. Ethol. appl.*, 2, 17-35.
- MILLER, C.B., JOHNSON, J.K. & HEINLE, D.R. (1977). Growth rules in the marine copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 326-335.
- MIROSHNICHENKO, M.P. & VOVK, F.I. (1973). Simulation of the Process of Mysid production based on data for *Paramysis intermedia* (Czern.) from Tsimlyansk Reservoir (RUSSE). *Gidrobiol. Zhurn.*, 6, 36-44 (*Hydrobiol. J.*, 9, 27-33).
- MULLIN, M.M. (1963). Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.*, 8, 239-250.

- MULLIN, M.M. (1966). Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. In "Some contemporary studies in marine Science". H. BARNES (Ed.), George Allen & Unwin, London, 545-554.
- MULLIN, M.M. (1969). Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7, 293-314.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R. (1967). Laboratory culture, growth rate, and feeding behaviour of a planktonic marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 657-666.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R. (1970a). Growth and metabolism of two planktonic marine copepods as influenced by temperature and type of food. In "Marine food chains", J.H. STEELE (Ed.), Oliver & Boyd, Edinburgh, 74-95.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R. (1970b). The effect of concentration of food on body weight, cumulative ingestion, and rate of growth of the marine copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 748-755.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R. (1970c). Production of the planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 17, 89-103.
- MURPHY, H.E. (1923). The life cycle of *Oithona nana* reared experimentally. *Univ. Calif. Publ. zool.*, 22, 449-454.
- NAIR, K.B. (1939). The reproduction, oogenesis and development of *Mesopodopsis orientalis* Tatt. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, 9, 175-223.
- NASSOGNE, A. (1970). Influence of food organisms on the development and culture of pelagic copepods. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 20, 333-345.
- NASSOGNE, A. (1972). Etudes 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. *Thèse EUR 4823f*, Commission des Communautés Européennes.
- NEUNES, H.W. & PONGOLINI, G. (1965). Breeding a pelagic Copepod, *Euterpina acutifrons* (DANA) in the laboratory. *Nature*, 208, (5010), 571-573.
- NIHOUL, J.C.J. (1974). The wind-mixed layer in the bay of Calvi. *STARESO Progr. Rep.*, 8, 1-19.
- NIHOUL, J.C.J. (1976). Steady-state model of the upper mixed layer in the bay of Calvi. *STARESO Progr. Rep.*, 14, 1-10.
- NIHOUL, J.C.J. & HECQ, J.H. (1984). Influence of the residual circulation on the physico-chemical characteristics of water masses and the dynamics of ecosystems in the Belgian coastal zone. *Continent. Shelf Res.*, 3, 167-174.
- NIVAL, P., NIVAL, S. & PALAZZOLI, I. (1972). Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Mar. Biol.*, 17, 63-76.
- NIVAL, P., NIVAL, S. & THIRIOT, A. (1975). Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. V. Biomasse et production zooplanctoniques - relations phyto-zooplancton. *Mar. Biol.*, 31, 249-270.
- NIVAL, S. (1967). Validité des comptages dans une cellule de Dollfus. *Note de Travail, S.Z.V.*, n° 1.
- OBERG, M. (1906). Die metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters Abt. Kiel*, 9, 37-175.
- O'BRIEN, J.J. & WROBLEWSKI, J.S. (1973). A simulation of the mesoscale distribution of the lower trophic levels off West Florida. *Inv. Pesq.*, 37, 193-244.
- OGILVIE, H. (1953). Copepod nauplii (I). *Cons. int. Explor. Mer, Fiches ident. zoopl.*, 50.
- PAFFENHÖFER, G.A. (1970). Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 20, 346-359.
- PAFFENHÖFER, G.A. (1971). Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodites, and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 11, 286-298.

- PAFFENHÖFER, G.A. (1973). The cultivation of an Appendicularian through numerous generations. *Mar. Biol.*, 22, 183-185.
- PAFFENHÖFER, G.A. (1975). On the biology of Appendicularia of the Southeastern North Sea. *10th Europ. Symp. mar. Biol.*, 2, 437-455.
- PAFFENHÖFER, G.A. (1976). Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 39-50.
- PAFFENHÖFER, G.A. & HARRIS, R.P. (1976). Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic Copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56, 327-344.
- PAFFENHÖFER, G.A. & KNOWLES, S.C. (1976). Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. mar. Res.*, 37, 35-49.
- PAFFENHÖFER, G.A. & STRICKLAND, J.D.H. (1970). A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus. *Mar. Biol.*, 5, 97-99.
- PARRISH, K.K. & WILSON, D.F. (1978). Fecundity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida) in standardized culture. *Mar. Biol.*, 46, 65-81.
- PARSLOW, J.S., SONNTAG, N.G. & MATTHEWS, J.B.L. (1979). Technique of systems identification applied to estimating copepod population parameters. *J. Plankton Res.*, 1, 137-151.
- PARSONS, T.R. & TAKAHASHI, M. (1973). *Biological oceanic processes*. Pergamon Press, London, 186 pp.
- PEARCEY, W.G. & SMALL, L.F. (1968). Effects of pressure on the respiration of vertically migrating crustaceans. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25, 1311-1316.
- PECHEN, G.A. & SHUSHKINA, E.A. (1964). Production of planktonic crustaceans in different lakes. (RUSSE). *Proc. 10th. Conf. on Inland Waters of Baltic Sea*, Minsk, 249-256.
- PERES, J.M. & PICARD, J. (1964). Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 31, 5-137.
- PETIPA, T.S., PAVLOVA, E.V. & MIRONOV, G.N. (1970). The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In "Marine food chains", J.H. STEELE (Ed.), Oliver & Boyd, Edinburgh, 142-167.
- PLATT, T., MANN, K.H. & ULANOWICZ (1981). Mathematical models in biological oceanography. *Monogr. Oceanogr. Methodol.*, 7, 156 pp., UNESCO Press, Paris.
- POULAIN, P.M. (1982). Modélisation des couches superficielles de l'océan. Application à l'étude de la thermocline dans la baie de Calvi. *Mémoire fin d'étude*, U.Lg, 135 pp.
- POULET, S.A. (1974). Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particules. *Mar. Biol.*, 25, 109-123.
- POULET, S.A. & CHANUT, J.P. (1975). Nonselective feeding of *Pseudocalanus minutus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32, 706-713.
- PURCELL, J.E. & KREMER, P. (1983). Feeding and metabolism of the Siphonophore *Sphaeronectes gracilis*. *J. Plankton Res.*, 5, 95-106.
- RAMPAL, J. (1967). Répartition quantitative et bathymétrique des Ptéropodes thécosomes récoltés en Méditerranée occidentale au nord du 40^e parallèle. Remarques morphologiques sur certaines espèces. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, 31, 403-416.
- RASSOULZADEGAN, F. (1978). Dimensions et taux d'ingestion des particules consommées par un Tintinnide : *Favella ehrenbergii* (Clap. et Lachm.) Jörg., cilié pélagique marin. *Ann. Inst. océanogr. Paris*, 54, 17-24.
- RASSOULZADEGAN, F. (1979). Evolution annuelle des Ciliés pélagiques en Méditerranée nord-occidentale. II. Ciliés Oligotriches. Tintinnides (Tintinnina). *Inv. Pesq.*, 43, 417-448.
- RAVERA, S. (1967). Evolution quantitative des Cladocères dans la rade de Villefranche-sur-Mer de mars 1963 à mars 1964. *Vie Milieu*, 18 B, 343-365.
- RAYMONT, J.E.G. (1959). The respiration of some planktonic copepods. III. The oxygen requirements of some american species. *Limnol. Oceanogr.*, 4, 479-491.

- RAYMONT, J.E.G. & GAULD, D.T. (1951). The respiration of some planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, 681-693.
- RAZOULS, C. (1965). Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. I. Les Copépodes. *Cah. Biol. mar.*, 6, 221-231.
- RAZOULS, C. (1973). Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. I. Methodologie et mise en évidence de l'importance quantitative de ces 2 espèces par rapport à l'ensemble des copépodes. *Cah. Biol. mar.*, 14, 361-390.
- RAZOULS, C. (1974). Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimation de la production. III. Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. Biol. mar.*, 15, 51-88.
- RAZOULS, S. (1969). Variations saisonnières des populations du macroplancton de la région de Banyuls-sur-Mer, 1965-1967 (à l'exception des Crustacés et des Mollusques). *Vie Milieu*, 20 B, 127-144.
- RAZOULS, S. (1971). Variations annuelles du métabolisme respiratoire de deux copépodes pélagiques : *Temora stylifera* et *Centropages typicus* à Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 22 A, 95-112.
- RAZOULS, S. & APOSTOLOPOULOU, M. (1977). Bilan énergétique de deux populations de copépodes pélagiques *Temora stylifera* et *Centropages typicus* en relation avec la présence d'une thermocline. *Vie Milieu*, 27, 12-25.
- RAZOULS, S. & THIRIOT, A. (1968). Le macroplancton de la région de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 19 B, 133-184.
- REEVE, M.R. (1980). Comparative experimental study on the feeding of Chaetognaths and Ctenophores. *J. Plankton Res.*, 2, 381-393.
- RILEY, G.A. (1947). A theoretical analysis of the zooplankton populations of Georges Bank. *J. mar. Res.*, 6, 104-113.
- ROSE, M. (1933). Faune de France. 26. Copépodes pélagiques. *Office Central de Faunistique*. Paul Lechevalier, Paris.
- ROSS, G.G. & NIVAL, P. (1976). Plankton modeling in the bay of Villefranche. *J. theor. Biol.*, 56, 381-399.
- RYTHER, J.H. & YENTSCH, C.S. (1957). The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, 2, 281-286.
- SADZINA, L. (1960). Développement des Copépodes de la Mer Noire. 2. Stades naupliens de *Calanus helgolandicus* Claus (RUSSE). *Trudy sevast. biol. Sta.*, 14, 102-108.
- SAINVITU, E. (1983). Influence des conditions environnementales sur la respiration de *Leptomysis lingvura* (Sars, 1866). *Mémoire de Licence, U.Lg*, 57 pp.
- SATOMI, M. & POMEROY, L.R. (1965). Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology*, 46, 877-881.
- SCHMELEVA, A. (1965). Weight characteristics of the zooplankton of the Adriatic Sea. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 65, (1351), 24 pp.
- SEGUIN, G. (1973). Cycles comparés du zooplancton dans l'ouest africain et la méditerranée sud-occidentale. Etude systématique, quantitative et écologique. *Thèse de doctorat - Université des Sciences et Techniques de Lille*.
- SEGUIN, G. (1981). Cycle annuel des Copépodes pélagiques en rade de Villefranche-sur-Mer à partir de l'analyse de prélèvements quotidiens (Année 1972). (Bilan quantitatif, qualitatif et écologique). *Bull. Ecol.*, 12, 29-60.
- SEGUIN, G. (1981). Dynamique des Copépodes pélagiques en rade de Villefranche-sur-Mer à partir de prélèvements quotidiens (année 1972). Bilan quantitatif et écologique. *Oceanol. Acta*, 4, 405-414.

- SEKIGUCHI, H., Mc LAREN, I.A. & CORKETT, C.J. (1980). Relationships between growth rate and egg production in the copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58, 133-138.
- SELL, D.W. (1982). Size-frequency estimates of secondary production by *Mysis relicta* in Lakes Michigan and Huron. *Hydrobiol.*, 93, 69-78.
- SHUSHKINA, E.A. (1972). Intensity of production and utilization of assimilated food for growth of mysids from the sea of Japan. *Oceanology*, 19, 275-285.
- SMOL, N. & HEIP, C. (1974). The culturing of some harpacticoid copepods from brackish waters. *Biol. Jb. Dodonaea*, 42, 159-169.
- SONNTAG, N.C. & PARLOW, J. (1981). Technique of systems identification applied to estimating copepod production. *J. Plankton Res.*, 3, 461-474.
- STEELE, J.H. (1958). Plant production in the northern North Sea. *Mar. Res.*, 7, 1-36.
- STEELE, J.H. (1974). *The structure of marine ecosystems*. Blackwell, Oxford, 128 pp.
- STEELE, J.H. (Ed.) (1978). *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum Press, N.Y.
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1952). The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Comm. int. Explor. Mer*, 18, 117-140.
- STEVEN, D.M. (1961). Shoaling behaviour in a Mysid. *Nature*, 192, (4799), 280-281.
- STRICKLAND, J.D.H. (1958). Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements, data and methods of measurement, with particular reference to photosynthetic productivity. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 15, 453-493.
- STRICKLAND, J.D.H. (1960). Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 122, 1-172.
- STRICKLAND, J.D.H. & PARSONS, T.R. (1968). A practical handbook of seawater analysis. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 167.
- SUSHCHENYA, L.M. (1970). Food rations, metabolism and growth of crustaceans. In "Marine food chains", J.H. STEELE (Ed.), Oliver & Boyd, Edinburgh, 127-141.
- SWIFT, M.C. & HAMMER, U.T. (1979). Zooplankton population dynamics and *Diaptomus* production in Waldsea Lake, a saline meromictic lake in Saskatchewan. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36, 1430-1438.
- TATTERSALL, W. & TATTERSALL, O.S. (1951). The British Mysidacea. *Ray. Soc. Monogr.*, 136, 460 pp.
- TEAL, J.M. & CAREY, F.G. (1967). Effects of pressure and temperature on the respiration of Euphausiids. *Deep-Sea Res.*, 14, 725-753.
- THIRIOT, A. (1973). Les cladocères en Méditerranée occidentale. III. Cycle et répartition à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). Synthèse des années 1965-1969. *Vie Milieu*, 23 B, 243-294.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C. (1968). Variations saisonnières des Mollusques dans le plancton de la région de Banyuls-sur-Mer (zone sud du Golfe du Lion). Novembre 1965-décembre 1969. *Vie Milieu*, 19 B, 35-84.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C. (1970). Cycle annuel des populations planctoniques de Mollusques en 1968 dans la région de Banyuls-sur-Mer. Comparaison avec les années précédentes 1965-1967. *Vie Milieu*, 21 B, 311-336.
- THOMPSON, B.M. (1982). Growth and development of *Pseudocalanus elongatus* and *Calanus* sp. in the laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 62, 359-372.
- TRANTER, D.J. & SMITH, P.E. (1968). Filtration performance. In "Zooplankton sampling", *Monogr. oceanogr. Methodol.*, 2, 27-56, UNESCO Press.
- TRAVERS, M. (1973). Le microplancton du golfe de Marseille : variations de la composition systématique et de la densité des populations. *Téthys*, 5, 31-53.

- TRIVERS, A. & TRIVERS, M. (1971). Catalogue des Tintinnides (Ciliés Oligotriches) récoltés dans le golfe de Marseille de 1962 à 1964. *Téthys*, 2, 639-646.
- TRIVERS, A. & TRIVERS, M. (1973). Données sur quelques facteurs de l'écologie du plancton dans la région de Marseille. 3. La lumière. *Téthys*, 5, 7-30.
- TREGOUBOFF, G. (1956-1962). Prospection biologique sous-marine dans la région de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 53,55,56,58,59.
- TREGOUBOFF, G. & ROSE, M. (1957). Manuel de planctonologie méditerranéenne. Tome I : texte - Tome II : planches. C.N.R.S., Paris.
- UNESCO (1968). Zooplankton sampling. *Monographs on oceanographic methodology*, 2, 174 pp.
- UYE, S.I. (1981). Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov : a simple empirical model of daily egg production. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 50, 255-271.
- UYE, S.I. (1982). Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (Copepoda : calanoida) in inlet waters. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 57, 55-83.
- VANNINI, E. (1930). Nota sulle forme larvali di *Leptomysis lingvura* del Golfo di Napoli. *Pubblic. Stat. zool. Napoli*, 10, 285-296.
- VIDAL, J. (1980a). Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56, 111-134.
- VIDAL, J. (1980b). Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56, 135-146.
- VIDAL, J. (1980c). Physioecology of zooplankton. III. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 56, 195-202.
- VIDAL, J. (1980d). Physioecology of zooplankton. IV. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the net production efficiency of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 56, 203-211.
- VIVES, F., SANTAMARIA, G., TREPAT, I. (1975). El zooplancton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio-julio de 1972. *Result. Exped. cient. "Cornide de Saavedra"*, 4.
- VLYMEN, W.J. (1970). Energy expenditure of swimming copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 348-356.
- VUCETIC, T. (1966). On the biology of *Calanus helgolandicus* (Claus) from the Veliko Jerero, I. Mljet. *Acta Adriatica*, 6, (11), 91 pp.
- WINBERG, G.G. (1956). Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Trudy Belorus. Gosudarstv. Universit. Minsk*, 253 pp. (*Fish. Res. Bd. Can., Transl. Ser.*, 194).
- WINBERG, G.G. (1971). *Methods for the estimation of production of aquatic animals*. Academic Press, London, 175 pp.
- WINBERG, G.G., PECHEN, G.A. & SHUSHKINA, E.A. (1965). Production of planktonic crustaceans in three lakes of different types. *Zool. Zhurn*, 44, 676-687.
- WINBERG, G.G., PATALAS, K., WRIGHT, J.C., HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., COOPER, W.E. & MANN, K.H. (1971). Methods for calculating productivity. In "A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters", W.T. EDMONSON et G.G. WINBERG (Eds.), IPB Handbook, 17, 297-317.
- WITTMANN, K.J. (1977). Modification of association and swarming in North Adriatic Mysidacean in relation to habitat and interacting species. In "Biology of benthic organisms", *Proc. 11th europ. mar. Biol. Symp.*, B.F. KEEGAN and al. (Eds.), Pergamon Press, London, 605-612.
- WITTMANN, K.J. (1979a). Adoption, replacement and identification of young in marine Mysidacea (Crustacea). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 32, 259-274.

- WITTMANN, K. (1978b). Biotop- und standortbindung mediterraner Mysidacea. *Doktorgrades Dissertation, Universität Wien*, 211 pp.
- WITTMANN, K.J. (1981a). Comparative biology and morphology of marsupial development in *Leptomysis* and other Mediterranean Mysidacea (Crustacea). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 52, 243-270.
- WITTMANN, K.J. (1981b). On the breeding biology and physiology of marsupial development in Mediterranean *Leptomysis* (Mysidacea : Crustacea) with special reference to the effects of temperature and egg size. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 53, 261-279.
- WITTMANN, K. (1982). Untersuchungen zur Sexualbiologie einer mediterranen Mysidacea (Crustacea), *Leptomysis lingvura* G.O. Sars. *Zool. Anz. Jena*, 209, 362-375.
- WITTMANN, K. (1984a). Ecophysiology of marsupial development and reproduction in Mysidacea (Crustacea). *Oceanogr. Mar. Biol. ann. Rev.*, 22, 393-428.
- WITTMANN, K. (1984b). Biologische und ökologische Notizen zur *Pyroleptomysis rubra*, einer neuen benthopelagische Mysidacea aus dem Mittelmeer. *Crustaceana* (sous presse).
- WITTMANN, K.J. (1985). Saisonale und morphogeographische Differenzierung bei *Leptomysis lingvura* und zwei verwandten Spezies (Crustacea, Mysidacea). *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 87 (sous presse).
- WRIGHT, J.C. (1965). The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir. *Limnol. Oceanogr.*, 10, 583-590.
- YABLONSKAYA, E.A. (1961). A study of the seasonal population dynamics of the plankton copepods as a method of determining their production. *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. Mer*, 153, 224-226.
- YASHNOV, V.A. (1940). Plankton production of the northern seas of the U.S.S.R. *Moscow Soc. Invest. Nature*.
- YASSEN, S.T. (1981). Méthode d'élevage de copépodes planctoniques au laboratoire (*Temora stylifera*, *Acartia clausi*). Estimation du taux de mortalité. *Ann. Inst. océanogr. Paris*, 57, 125-132.
- ZEISS, F.R. (1963). Effects of population densities on zooplankton respiration rates. *Limnol. Oceanogr.*, 8, 110-115.
- ZELICKMAN, E. (1974). Group orientation in *Neomysis mirabilis* (Mysidacea, Crustacea). *Mar. Biol.*, 24, 251-258.
- ZILLIOUX, E.J. & WILSON, D.F. (1966). Culture of a planktonic calanoid copepod through multiple generations. *Science, N.Y.*, 151, 996-998.
- ZWICK, P. (1975). Critical notes on a proposed method to estimate production. *Freshwater Biol.*, 5, 65-70.

ANNEXES

1. ANNEXE FAUNISTIQUE

Diatomées

Asterionella japonica
Asterolampra grevillei
Asterolampra marylandica
Bacillaria paradoxa
Bacteriastrum biconicum
Bacteriastrum delicatulum
Bacteriastrum elegans
Bacteriastrum elongatum
Bacteriastrum mediterraneum
Biddulphia mobiliensis
Biddulphia pulchella
Cerataulina bergoni
Chaetoceros affinis
Chaetoceros atlanticum
Chaetoceros compressus
Chaetoceros crinitus
Chaetoceros curvisetus
Chaetoceros decipiens
Chaetoceros didymus
Chaetoceros diversus
Chaetoceros lacinosus
Chaetoceros lauderi
Chaetoceros lorenzianus
Chaetoceros messanensis
Chaetoceros peruvianus
Chaetoceros saltans
Chaetoceros tetrastichon
Coscinodiscus excentricus
Coscinodiscus perforatus
Coscinodiscus radiatus
Dactyliosolen mediterraneus
Ditylum brightwellei
Eucampia zodiacus

Diatomées (suite)

Guinardia blavyana
Guinardia flaccida
Hemiaulus hauckii
Licmophora abbreviata
Melosira sulcata
Nitzschia longissima
Nitzschia seriata
Rhizosolenia acuminata
Rhizosolenia bergoni
Rhizosolenia calcar avis
Rhizosolenia delicatula
Rhizosolenia fragilissima
Rhizosolenia hebetata
Rhizosolenia imbricata
Rhizosolenia robusta
Rhizosolenia stolterfothii
Rhizosolenia styliiformis
Rhizosolenia temperei
Skeletonema costatum
Schroederella delicatulla
Striatella interrupta
Thalassionema nitzchioides
Thalassiosira decipiens
Thalassiothrix frauenfeldii
Thalassiothrix longissima
Triceratium alternans

Coccolithophorides

Calyptrosphaera globosa

Silicoflagellés

Dictyocha fibula

Dinoflagellés

Cenchridium sphaerula
Ceratium arietinum
Ceratium azoricum
Ceratium buceros
Ceratium candelabrum
Ceratium carriense

Dinoflagellés (suite)

Ceratium concilians
Ceratium contortum
Ceratium extensum
Ceratium falcatifforme
Ceratium falcatum
Ceratium furca
Ceratium fusus
Ceratium gravidum
Ceratium hexacanthum
Ceratium kofoidii
Ceratium limulus
Ceratium longissimum
Ceratium paradoxides
Ceratium pentagonum
Ceratium platycorne
Ceratium ranipes
Ceratium symmetricum
Ceratium teres
Ceratium trichoceros
Ceratium tripos
Ceratocorys gourreti
Ceratocorys horrida
Cladopyxis brachiolatum
Dinophysis acuta
Dinophysis recurva
Dinophysis tripos
Diplopsalis lenticula
Exuviella globulus
Goniaulax monacantha
Goniaulax polyedra
Goniodoma polyedricum
Heterodinium de tonii
Heterodinium mediterraneum
Heterodinium richardi
Micracanthodinium setiferum
Noctiluca miliaris
Ornithocercus heteroporus

Dinoflagellés (suite)

Peridinium breve
Peredinium brochi
Peredinium conicum
Peridinium crassipes
Peridinium depressum
Peridinium diabolus
Peridinium excentricum
Peridinium globulus
Peridinium grani
Peridinium leonis
Peridinium paulseni
Peridinium pellucidum
Peridinium steini
Phalacroma acutum
Phalacroma argus
Phalacroma mitra
Phalacroma porodictyum
Phalacroma reticulatum
Phalacroma rotundatum
Podolampas elegans
Podolampas spinifer
Prorocentrum micans
Protoceratium reticulatum
Pyrocystis elegans
Pyrocystis lunula
Pyrocystis pseudonoctiluca
Spiraulax jollifei

Radiolaires

Acanthocorys umbellifera
Arachnocorys circumtexta
Aulacantha scolymantha
Coelodendrum gracillimum
Collozoum inerme
Eucecryphalus gegenbauri
Euphysetta lucani
Heliosoma echinaster
Litharacnium tentorium

Radiolaires (suite)

Protocystis xiphodon
Sphaerozoum punctatum
Sticholonche zanclea

Acanthaires

Acanthocolla cruciata
Acanthoplegma krohni
Amphilonche elongata
Diploconus fasces
Heliolithium aureum

Foraminifères

Globigerina bulloides
Globorotalia truncatuloides
Orbulina universa

Tintinnides

Codonella aspera
Codonella galea
Codonelloides morchella
Coxliella annulata
Cyttarocyclus eucecryphalus
Cyttarocyclus magna
Dadayella ganymedes
Dictyocysta elegans
Dictyocysta lepida
Dictyocysta obtusata
Epiplocyclus blanda
Eutintinnus fraknoi
Eutintinnus lusus-undae
Petalotricha ampulla
Proplectella claparedei
Steenstrupiella steenstrupii
Stenosemella ventricosa
Tintinnopsis campanula
Tintinnopsis nucula

Tintinnides (suite)

Undellopsis marsupialis
Xystonella lohmanni
Xystonella longicauda
Xystonella treforti

Hydrozoaires

Abylopsis tetragona
Aequorea forskalea
Agalma elegans
Aglaura hemistoma
Apolemia uvaria
Chelophyes appendiculata
Cladonema radiatum
Corymorpha nutans
Cucullus campanula
Eirene viridula
Eucodonium brownei
Eudoxoides spiralis
Geryonia proboscidalis
Haliscera bigelowi
Halistemma rubra
Hippopodius hippopus
Lensia conoidea
Lensia subtilis
Obelia sp.
Physophora hydrostatica
Rhopalonema velatum
Sminthea eurygaster
Solmissus albescens
Velella velella

Scyphozoaires

Chrysaora hysoscella
Cotylorhiza tuberculata
Paraphyllina intermedia
Pelagia noctiluca
Periphylla hyacinthina

Cténophores	<i>Beroe forskali</i> <i>Beroe ovata</i> <i>Callianira bialata</i> <i>Cestus veneris</i> <i>Eucharis multicornis</i> <i>Euplocamis stationis</i>
Annélides	<i>Iospilus phalacroides</i> <i>Nereis pelagica</i> <i>Tomopteris</i> spp.
Mollusques	<i>Cavolinia inflexa</i> <i>Creseis acicula</i> <i>Cymbulia peroni</i> <i>Euclio pyramidata</i> <i>Gleba cordata</i> " <i>Hyalocylis striata</i> <i>Oxygyrus keraudreni</i>
Cladocères	<i>Evadne nordmanni</i> <i>Evadne spinifera</i> <i>Evadne tergestina</i> <i>Podon intermedius</i>
Copépodes	<i>Acartia adriatica</i> <i>Acartia clausi</i> <i>Acartia longiremis</i> <i>Aetideus armatus</i> <i>Augaptilus longicaudatus</i> <i>Candacia aethiopica</i> <i>Candacia armata</i> <i>Candacia simplex</i> <i>Candacia varicans</i> <i>Calanus helgolandicus</i> <i>Calocalanus styliremis</i> <i>Centropages chierchiae</i> <i>Centropages hamatus</i>

Copépodes (suite 1)

Centropages kroyeri
Centropages typicus
Centropages violaceus
Chiridius poppei
Clausocalanus arcuicornis
Clausocalanus furcatus
Clausocalanus paululus
Clytemnestra rostrata
Clytemnestra scutellata
Copilia mediterranea
Corycaeus flaccus
Corycaeus furcifer
Corycella rostrata
Ctenocalanus vanus
Cymbasoma rigidum
Euaetideus giesbrechti
Eucalanus attenuatus
Eucalanus elongatus
Euchaeta acuta
Euchaeta hebes
Euchaeta marina
Euchaeta spinosa
Euchirella messinensis
Euchirella rostrata
Euterpina acutifrons
Gaetanus kruppi
Haloptilus longicornis
Haloptilus mucronatus
Heterorhabdus papilliger
Heterorhabdus spinifrons
Isias clavipes
Labidocera brunescens
Labidocera wollastoni
Lucicutia flavicornis
Macrosetella gracilis
Mecynocera clausi

Copépodes (suite 2)

Microsetella rosea
Monstrilla grandis
Nannocalanus minor
Neocalanus gracilis
Oithona helgolandica
Oithona nana
Oithona plumifera
Oithona setigera
Oncaea conifera
Oncaea media
Oncaea venusta
Paracalanus parvus
Parapontella brevicornis
Phaenna spinifera
Pleuromamma abdominalis
Pleuromamma gracilis
Pontella mediterranea
Rhincalanus nasutus
Sapphirina angusta
Sapphirina gemma
Sapphirina ovatolanceolata
Scolecithrix bradyi
Temora stylifera
Undinopsis bradyi
Euprimno macropus
Hyperia latissima
Hyperia schizogeneios
Lycaea pulex
Parathemisto oblivia
Phronima sedentaria
Phronimella elongata
Phrosina semilunata
Platyscellus ovoides
Platyscellus serratulus
Scina borealis
Scina crassicornis

Amphipodes

Amphipodes (suite)	<i>Vibilia armata</i> <i>Isopodes</i>
Ostracodes	<i>Conchoecia curta</i> <i>Conchoecia elegans</i> <i>Conchoecia obtusata</i> <i>Cypridina castanea</i> <i>Cypridina mediterranea</i>
Mysidacés	<i>Boreomysis arctica</i> <i>Euchaetomera tenuis</i> <i>Eucopia hanseni</i> <i>Gastrosaccus lobatus</i> <i>Gastrosaccus normanni</i> <i>Hemimysis speluncola</i> <i>Leptomysis bürgii</i> <i>Leptomysis gracilis</i> <i>Leptomysis heterophila</i> <i>Leptomysis lingvura</i> <i>Leptomysis mediterranea</i> <i>Pyroleptomysis peresi</i> <i>Leptomysis posidoniae</i> <i>Mesopodopsis slabberi</i> <i>Pyroleptomysis rubra</i> <i>Siriella clausi</i> <i>Siriella jaltensis</i>
Euphausiacés	<i>Euphausia krohni</i> <i>Meganyctiphanes norvegica</i> <i>Nematoscelis megalops</i> <i>Stylocheiron longicorne</i> <i>Thysanopoda aequalis</i>
Décapodes	<i>Gennadas elegans</i> <i>Sergestes</i>
Crustacés (larves)	<i>Alpheus glaber</i> <i>Anapagurus laevis</i>

Crustacés (larves)

Athanas nitescens
Calocaris macandreae
Catapaguroides timidus
Ethusa mascarone
Eurynome aspersa
Lepas anatifera
Maia squinado
Pagurus cuanensis
Palaemon sp.
Pandalina brevirostris
Porcellana longicornis
Scyllarus arctus

Chaetognathes

Pterosagitta draco
Sagitta bipunctata
Sagitta elegans
Sagitta lyra
Sagitta minima
Sagitta serratodentata
Sagitta setosa
Spadella cephaloptera

Echinodermes (larves)

Bryssus unicolor
Ophiothrix sp.
Paracentrotus lividus
Spatangus purpureus
Sphaerechinus granularis

Appendiculaires

Fritillaria aequatorialis
Fritillaria borealis
Fritillaria formica
Fritillaria pellucida
Oikopleura albicans
Oikopleura dioica
Oikopleura fusiformis
Oikopleura intermedia
Oikopleura longicauda
Oikopleura vanhoeffeni

Thaliacés

Dolioletta gegenbauri
Doliolum denticulatum
Doliolum nationalis
Ihlea punctata
Pegea confoederata
Pyrosoma atlanticum
Salpa fusiformis
Salpa maxima
Thalia democratica

Poissons

Aphia minuta
Callionymus lyra
Cyclothone pygmaea
Engraulis encrasiicholus
Maurolicus muelleri
Stomias boa

2. GLOSSAIRE

1. Assimilation (A) : quantité de nourriture ingérée effectivement assimilée (ingestion - fèces, I - F).
2. Coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée pour la production (K_2) : rapport entre la quantité de nourriture assimilée et la quantité de nourriture effectivement utilisée pour la croissance et la production de jeunes (P/A).
3. Coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée pour la production (K_1) : rapport entre la quantité de nourriture ingérée et la quantité de nourriture effectivement utilisée pour la croissance et la production de jeunes (P/I).
4. Efficience d'utilisation de la nourriture assimilée pour la production : voir 2.
5. Efficience d'utilisation de la nourriture ingérée pour la production : voir 3.
6. Excrétion (E) : quantité de nourriture assimilée perdue par les processus métaboliques autres que la respiration.
7. Fèces (F) : quantité de nourriture non assimilée (I-A).
8. Ingestion (I) : quantité de nourriture ingérée.
9. Production (P) : quantité de matière incorporée soit sous forme d'accroissement tissulaire, soit sous forme d'émission de gamètes ou de larves [A-(R+E)].
10. Productivité : voir 16.
11. Ration (I) : voir 8.
12. Respiration (R) : quantité de nourriture assimilée perdue par les processus respiratoires.

13. Taux d'assimilation : Rapport entre la quantité de nourriture ingérée et la quantité de nourriture effectivement assimilée ($A/I = (I-F)/I$).
14. Taux d'excrétion : rapport entre la quantité de matière excrétée et le poids du corps (E/B).
15. Taux d'ingestion : rapport entre la quantité de matière ingérée et le poids du corps (I/B).
16. Taux de production : rapport entre la quantité de matière incorporée (soit sous forme d'accroissement tissulaire, soit sous forme d'émission de gamètes ou de larves) et le poids du corps (P/B).
17. Taux de respiration : rapport entre la quantité de matière brûlée par la respiration et le poids du corps (R/B).

