

BIBLIOTHÈQUE DE L'INSTITUT FRANÇAIS
D'AIDE A LA FORMATION PROFESSIONNELLE MARITIME

**Ecologie
et biologie marines**
Introduction à l'halieutique

J. COLLIGNON

MASSON 

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE MARINES
Introduction à l'halieutique

DU MÊME ÉDITEUR

Dans la même collection :

- UTILISATION DU RADAR A LA MER. Principe, utilisation, aperçu technique. Par M. CAILLOU et F. PERCIER, 1984, 236 pages.
- STATIQUE DU NAVIRE. Par R. HERVIEU, 1985, 408 pages.
- DYNAMIQUE DU NAVIRE. Par P. DEVAUCHELLE, 1986, 264 pages.
- DIESELS MARINS. Description et fonctionnement. Par J. BRIAND, préface de M. PONTOIZEAU, 1987, 344 pages.
- LES RÈGLES DE BARRE ET DE ROUTE. Par H. HOLLARD, préface de R. HERVIEU, 1988, 104 pages.
- TRAITÉ DE NAVIGATION. Par M. CAILLOU, D. LAURENT et F. PERCIER, préface de l'Institut français de navigation, 1989, 568 pages.
- DICTIONNAIRE MARITIME THÉMATIQUE ANGLAIS/FRANÇAIS. Par A. BRUNO, C. MOUILLERON, 1991 (à paraître), environ 450 pages.

Autres ouvrages :

- ÉCOLOGIE GÉNÉRALE, structure et fonctionnement de la biosphère. Par R. BARBAULT, *Collection Abrégés de Sciences*, 2^e édition 1990, 272 pages.
- BIOCHIMIE MARINE. Par Y. LE GAL, préface de F. GROS, 1988, 296 pages.
- MICRO-ORGANISMES DANS LES ÉCOSYSTÈMES OCÉANIQUE. Par M. BIANCHI, D. MARTY, J.-C. BERTRAND, P. CAUMETTE, M. GAUTHIER et coll., 1989, 464 pages.
- ÉCOSYSTÈMES PÉLAGIQUES MARINS. Par G. JACQUES et P. TRÉGUER, préface de R. CHESSELET. *Collection d'Écologie*, n° 19, 1986, 256 pages.
- ÉCOLOGIE DU PLANCTON DES EAUX CONTINENTALES. Par R. POURRIOT, J. CAPBLANCO, P. CHAMP et J. ARCADY MEYER, préface de M. LAMOTTE, *Collection d'Écologie* n° 16, 1982, 212 pages.
- OCÉANOGRAPHIE BIOLOGIQUE APPLIQUÉE. L'exploitation de la vie marine. P. BOUGIS et coll. *Collection Biologie-Maîtrises*, 1976, 328 pages.

BIBLIOTHÈQUE DE L'INSTITUT FRANÇAIS
D'AIDE A LA FORMATION PROFESSIONNELLE MARITIME

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE MARINES

Introduction à l'halieutique

Jean COLLIGNON

*Océanographe-biologiste de l'ORSTOM
Ancien chef du département halieutique
à l'École nationale supérieure agronomique
de Rennes*

MASSON

Paris Milan Barcelone Bonn

1991

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans l'autorisation de l'éditeur est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, et d'autre part, les courtes citations justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (loi du 11 mars 1957 art. 40 et 41 et Code pénal art. 425).

Des photocopies payantes peuvent être réalisées avec l'accord de l'éditeur. S'adresser au : Centre Français du Copyright, 6 bis, rue Gabriel-Laumain, 75010 Paris. Tél. 48.24.98.30.

© *Masson, Paris, 1991*

ISBN : 2-225-82254-9

ISSN : 0765-0140

MASSON
MASSON S.p.A.
MASSON S.A.
DÜRR UND KESSLER

120, bd Saint-Germain, 75280 Paris Cedex 06
Via Statuto 2, 20121 Milano
Balmes 151, 08008 Barcelona
Maarweg, 30, 5342 Rheinbreitbach b. Bonn

TABLE DES MATIÈRES

(contents, see page X)

INTRODUCTION	1
1^{re} PARTIE – LES ÉCOSYSTÈMES ET LEURS PEUPELEMENTS	
CHAPITRE I – QUELQUES NOTIONS	7
1. – Terminologie et articulations	7
2. – Concepts essentiels	8
3. – L'écosystème	10
4. – Discussion : aspects particuliers à l'écologie marine	11
5. – Intervention humaine et évolution des biocénoses	12
CHAPITRE II – LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES DU MILIEU MARIN	15
1. – Facteurs abiotiques	15
1.1. <i>Facteurs hydrologiques</i>	15
1.2. <i>Facteurs édaphiques</i>	15
2. – Facteurs biotiques	16
3. – Le facteur humain	16
4. – Intervention du facteur « temps »	17
5. – Cadre spatial de l'écologie marine	19
CHAPITRE III – LE DOMAINE PÉLAGIQUE – GÉNÉRALITÉS ET MÉTHODES D'ÉTUDE	21
1. – Définitions	21
1.1. <i>Plancton et necton</i>	21
1.2. <i>Les catégories au sein du plancton</i>	21
2. – Méthodes d'étude du plancton	23
2.1. <i>Recherches qualitatives et quantitatives</i>	23
2.2. <i>L'observation directe</i>	23
2.3. <i>Le prélèvement d'échantillons</i>	23
2.4. <i>Le traitement des échantillons</i>	24
Annexe I – Caractéristiques des tissus filtrants	25
2.5. <i>Planctologie synoptique quantitative : C.P.R.</i>	26
3. – Les adaptations à la vie pélagique	27
3.1. <i>La coloration</i>	27
3.2. <i>La taille</i>	28
3.3. <i>La flottabilité</i>	28
CHAPITRE IV – LE DOMAINE PÉLAGIQUE – LE PHYTOPLANCTON	31
1. – Constitution du phytoplancton	31
1.1. <i>Les Diatomées au Bacillariophycées</i>	31
1.2. <i>Les Dinophycées ou Péridiniens</i>	33
1.3. <i>Les Coccolithophoridés</i>	34
2. – Approche quantitative de la répartition du phytoplancton	36
2.1. Méthodes	36
2.2. Répartition verticale du phytoplancton	36
2.3. Fluctuations saisonnières	38
2.4. Successions de populations	41
2.5. Variations spatiales	42

2.5.1. A l'échelle locale	42
2.5.2. A l'échelle de la région	44
2.5.3. Au niveau des grandes unités géographiques	44
CHAPITRE V – LE DOMAINE PÉLAGIQUE – LE ZOOPLANCTON	45
1. – Composition zoologique du zooplancton	45
1.1. <i>Les Protozoaires</i>	45
1.2. <i>Les Cnidaïres</i>	47
1.3. <i>Les Cténaïres</i>	51
1.4. <i>Les Némertes</i>	53
1.5. <i>Les Annélides polychètes</i>	53
1.6. <i>Les Chaetognathes</i>	55
1.7. <i>Les Crustacés</i>	55
1.8. <i>Les Mollusques</i>	63
1.9. <i>Les Tuniciers</i>	67
1.10. <i>Les larves du plancton</i>	73
1.11. <i>L'ichtyoplancton</i>	82
2. – La biologie du zooplancton ; quelques aspects spécifiques	83
2.1. <i>La collecte de la nourriture</i>	83
2.2. <i>Les modalités de la reproduction</i>	88
CHAPITRE VI – LE DOMAINE PÉLAGIQUE – LES PEUPELEMENTS PLANCTONIQUES	91
1. – Microrépartition quantitative du plancton	91
2. – Variations saisonnières des peuplements planctoniques	93
2.1. <i>Le méroplancton</i>	94
2.2. <i>L'holoplancton</i>	95
3. – Variations à long terme	101
4. – L'étagement	103
4.1. <i>Image statique moyenne</i>	104
4.2. <i>Aspect quantitatif : variation de la biomasse</i>	107
4.3. <i>Les mouvements obliques des masses d'eau</i>	107
4.4. <i>Les déplacements verticaux</i>	109
5. – Les unités de peuplement	116
5.1. <i>Petites structures hydrodynamiques</i>	118
5.2. <i>Événements hydrologiques</i>	118
5.3. <i>Grands circuits giratoires ou « tourbillons »</i>	119
5.4. <i>Communautés secondaires</i>	121
5.5. <i>Composition des peuplements</i>	121
5.6. <i>Distribution du plancton profond</i>	123
Annexe 2 – Le plancton-indicateur	124
1. – Indicateurs hydrologiques	124
2. – Indicateurs halieutiques	126
CHAPITRE VII – LE NECTON	129
1. – Généralités : définition et limites	129
1.1. <i>La séparation Plancton-Necton</i>	129
1.2. <i>Les Benthontes</i>	130
1.3. <i>Le « Meronecton »</i>	131
2. – Présentation	131
2.1. <i>Les espèces des eaux superficielles, épi- et méso-pélagiques</i>	131
2.2. <i>Les espèces des eaux profondes</i>	132
3. – La mobilité et ses adaptations morphologiques	133
3.1. <i>La nage chez l'animal nectonique</i>	133
3.2. <i>La flottabilité</i>	135
4. – Le comportement grégaire	136
4.1. <i>Formation du banc</i>	136
4.2. <i>Caractéristiques du banc : description et comportement</i>	136
4.3. <i>Rôle du comportement grégaire</i>	139
5. – Les migrations	139
5.1. <i>Causes déclenchantes</i>	139
5.2. <i>Typologie</i>	141

5.3. Modes de migrations	142
5.4. Schéma général du comportement migratoire	143
5.5. Migrations verticales	144
5.6. Un exemple : les migrations des Crevettes péneïdes tropicales côtières	144
Conclusion	145
CHAPITRE VIII – LE DOMAINE BENTHIQUE. GÉNÉRALITÉS	147
1. – Définition et contenu	147
2. – Le substrat	149
2.1. Les différents substrats	149
2.2. Les peuplements sur substrats durs	150
2.3. Les peuplements sur substrats meubles	150
2.4. Formes vagiles	151
3. – L'éclaircissement	151
4. – Le comportement alimentaire	151
4.1. Les suspensivores	152
4.2. Les détritivores	153
4.3. Les limivores	153
4.4. Les brouteurs	154
4.5. Les macrophages	155
4.6. Implications écologiques	155
5. – Quelques aspects de la reproduction	156
6. – L'espace disponible	158
CHAPITRE IX – LE DOMAINE BENTHIQUE – MÉTHODES D'ÉTUDE	161
1. – Remarques générales	161
2. – Observations et échantillonnage	161
2.1. Dans la zone continuellement immergée	163
2.2. La zone intertidale	163
3. – Traitement du prélèvement	167
3.1. Tri	167
3.2. Conservation	167
3.3. Identification	167
3.4. La biomasse	167
4. – Expression des résultats	168
5. – Voies d'approche de l'identification des unités de peuplement	169
5.1. Méthode quantitative	170
5.2. Méthode qualitative	172
CHAPITRE X – LE DOMAINE BENTHIQUE – LES ÉTAGES	175
CHAPITRE XI – REVUE SOMMAIRE DES PRINCIPALES BIOCÉNOSES BENTHIQUES	179
A. – Le benthos du système phytal	179
1. – Etage supralittoral (= adlittoral)	180
1.1. Sur les côtes rocheuses	180
1.2. Sur les sables et les sables vaseux	180
1.3. Sur les vases proprement dites	181
2. – Etages médiolittoral	181
2.1. Côtes rocheuses à macrées faibles	181
2.2. Mers à marées appréciables	182
2.3. Les substrats meubles	182
2.4. La Mangrove	183
3. – Etage infralittoral	184
3.1. Substrats durs	184
3.2. Substrats meubles	187
3.3. Les fonds spongières	188
3.4. Les fonds à Amphioxus	189
3.5. Les peuplements à <i>Macoma calcarea</i>	189
4. – Etage circalittoral	189
4.1. Substrats durs	190
4.2. Substrats meubles	191

B. – Le benthos du système aphytal	193
5. – Etage bathyal	195
5.1. <i>Substrats rocheux</i>	195
5.2. <i>Substrats meubles</i>	196
6. – Etage abyssal	196
6.1. <i>Fonds meubles</i>	196
6.2. <i>Fonds durs</i>	198
6.3. <i>Méditerranées</i>	198
7. – Etage hadal	198

CHAPITRE XII – UNE APPLICATION HALIEUTIQUE : CLASSEMENT ÉCOLOGIQUE ET AIRES DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES EXPLOITÉES

1. – Délimitation du sujet	199
2. – Rappel et critique des classifications antérieures	202
2.1. <i>Travaux de Le Danois</i>	202
2.2. <i>Travaux de Bertin</i>	203
2.3. <i>Remarques</i>	203
3. – Classification proposée	205
3.1. <i>Relations avec le fond</i> (les TYPES)	206
3.2. <i>Relations avec la profondeur</i> (les ETAGES)	206
3.3. <i>Combinaison type/étage</i> (les CATEGORIES)	208
3.4. <i>Les divisions secondaires</i>	209
4. – Approche biogéographique	211
4.1. <i>Rôles des isothermes moyens</i>	211
4.2. <i>Fronts thermiques</i>	212
5. – Point de vue dynamique	214
5.1. <i>Erratiques et migrants</i>	214
5.2. <i>Classement des migrants</i>	215
5.3. <i>Les Gamodromes</i>	215
5.4. <i>Les Thalassobies</i>	215
5.5. <i>Les Agamodromes</i>	216
6. – Quelques cas particuliers	217
6.1. <i>Poissons côtiers</i>	217
6.2. <i>Endogés – Fouisseurs</i>	217
6.3. <i>Sauteurs et poissons-volants</i>	218
7. – Synthèse	218
8. – Répartition différentielle	219
8.1. <i>Aire occupée par les œufs, les larves et les juvéniles</i>	219
8.2. <i>Aire occupée par la phase adulte</i>	220
8.3. <i>Variations à long terme</i>	220
8.4. <i>Applications</i>	221

2^e Partie – LA PRODUCTION BIOLOGIQUE MARINE
MÉCANISMES ET ÉVALUATIONS

CHAPITRE I – GÉNÉRALITÉS	225
1. – Biomasse	225
2. – Production	227
3. – Productivité	228
4. – Mécanismes	228
5. – Fonctionnement d'ensemble	229

CHAPITRE II – LE « CATABOLISME »	231
1. – Processus	231
2. – Modalités	231
2.1. <i>En pleine eau et dans les zones épi- et mésopélagiques</i>	231
2.2. <i>A mesure que la profondeur augmente</i>	232
2.3. <i>Sur le fond</i>	233
3. – Bilan	233

CHAPITRE III – LA PRODUCTION PRIMAIRE	235
1. – Définition	235
2. – La synthèse végétale	235
2.1. Facteurs intervenant dans la photosynthèse	236
2.1.1. La lumière	236
2.1.2. La température	237
2.1.3. Les matières premières	238
2.1.4. Mécanismes de la production	240
2.1.5. Modèle de la production phytoplanctonique	242
2.1.6. Modalités	243
2.2. Approche quantitative, mesures	244
2.3. Estimations chiffrées	248
3. – La production « paraprimaire ». Le matériel organique non vivant et les agrégats particulaires	252
3.1. Ressources nutritives « primaires » non végétales	252
3.2. Leur utilisation	252
3.3. Agrégats particuliers	253
3.4. Bilan et synthèse	254
CHAPITRE IV – LES PHASES DE TRANSFORMATION. LA PRODUCTION ANIMALE	257
1. – Présentation générale	257
2. – Approche analytique	259
2.1. Les enchaînements	259
2.2. Protocole théorique	262
2.3. Les taux de transfert	263
2.4. Résultats	264
3. – Approche globale	265
3.1. Niveaux trophiques successifs	265
3.2. Exemples	266
3.3. Les catégories dimensionnelles	266
4. – Le premier transfert : phytoplancton-zooplancton	268
4.1. Corrélations phytoplancton-zooplancton	269
4.2. Synthèses	271
5. – Les niveaux trophiques supérieurs	274
6. – Premier bilan	275
7. – Domaine benthique	276
7.1. L'approche par la base	276
7.2. Le concept de « richesse du fond »	277
7.3. Relation benthos-pelagos	279
8. – Conclusion, essai de bilan global	280
CHAPITRE V – L'INTERVENTION DE L'HOMME : LA PÊCHE	283
1. – Bases de l'évaluation	283
2. – Les limitations dans le prélèvement	284
2.1. La disponibilité : facteur biologique	284
2.2. L'acceptabilité : facteur humain	285
2.3. L'accessibilité : facteur technique	286
2.4. Prélèvement possible	286
3. – Discussion	286
3.1. Chiffres de production	286
3.2. Niveau de prélèvement	287
3.3. Conclusion	291
ORIENTATIONS BIBLIOGRAPHIQUES	293
INDEX	295

CONTENTS

INTRODUCTION	1
PART ONE – THE ECOSYSTEMS AND THEIR COMMUNITIES	5
CHAPTER I – NOTIONS	7
1. – Terminology	7
2. – Essential concepts	8
3. – The ecosystem	10
4. – Debate: specific aspects of marine ecology	11
5. – Human action and biocenosis evolution	12
CHAPTER II – ECOLOGICAL FACTORS IN THE MARINE ENVIRONMENT ..	15
1. – Abiotic factors	15
2. – Biotic factors	16
3. – The human factor	16
4. – “Time” factor effect	17
5. – Spatial framework of the marine ecology	19
CHAPTER III – THE PELAGIC FIELD – GENERAL OBSERVATIONS AND STUDY METHODS	21
1. – Definitions	21
2. – Planktonological investigation methods	23
3. – The adaptations to the pelagic life	27
CHAPTER IV – THE PELAGIC FIELD – THE PHYTOPLANKTON	31
1. – Phytoplankton composition	31
2. – Phytoplankton distribution: quantitative approach	36
CHAPTER V – THE PELAGIC FIELD. THE ZOOPLANKTON	45
1. – Zoological study	45
2. – Biology of the zooplankton; some specific aspects	83
CHAPTER VI – THE PELAGIC FIELD. THE PLANKTONIC POPULATIONS ...	91
1. – Quantitative microdistribution of plankton	91
2. – Seasonal changes in planktonic communities	93
3. – Long term variations	101
4. – Range in tiers	103
5. – Units of communities	116
CHAPTER VII – THE NEKTON	129
1. – General observations: definition and limits	129
2. – Presentation	131
3. – Mobility and morphological adaptations	133
4. – The schooling	136
5. – Migrations	139

CHAPTER VIII – THE BENTHIC FIELD. GENERAL OBSERVATIONS	147
1. – Definition and content	147
2. – Substratum	149
3. – The role of light	151
4. – The feeding	151
5. – Some aspects concerning reproduction	156
6. – The available space	158
CHAPTER IX – THE BENTHIC FIELD. STUDY METHODS	161
1. – General observations	161
2. – Sampling	161
3. – Treatment of samples	167
4. – Expression of results	168
5. – The population units: methods of approach	169
CHAPTER X – THE BENTHIC FIELD. THE SUCCESSION OF TIERS	175
CHAPTER XI – SUCCINCT REVIEW OF MAIN BENTHIC COMMUNITIES	179
A. – Benthos of the phytal system	179
1. – Supralittoral zone	180
2. – Mediollittoral zone	181
3. – Infralittoral zone	184
4. – Circalittoral zone	189
B. – Benthos of the aphytal system	193
5. – Bathyal zone	195
6. – Abyssal zone	196
7. – Hadal zone	198
CHAPTER XII – HALIEUTICAL APPLICATION: ECOLOGICAL CLASSIFICATION AND AREAS OF EXPLOITED SPECIES	199
1. – Subject limits	199
2. – Recall and discussion about preceding classification	202
3. – Suggested classification	205
4. – Geographical approach	211
5. – Dynamic approach	214
6. – Special cases	217
7. – Synthesis	218
8. – Differential distribution	219
PART TWO – THE MARINE BIOLOGICAL PRODUCTION MECHANICS AND EVALUATIONS	
CHAPTER I – GENERALISATIONS	225
1. – Biomass	225
2. – Production	225
3. – Productivity	227
4. – Process	228
5. – Overall workings	228
CHAPTER II – THE “CATABOLISM”	231
1. – Process	231
2. – Modes	231
3. – Results	233
CHAPTER III – PRIMARY PRODUCTION	235
1. – Definition	235
2. – The plant synthesis	235
3. – The “paraprimary” production. Non-living organic matter and particule aggregates	252
CHAPTER IV – THE TRANSFORMATION PHASES. ANIMAL PRODUCTION	257
1. – General presentation	257
2. – Analytic approach	259

3. – Global approach	265
4. – The first transfer: phytoplankton-zooplankton	268
5. – The higher trophic levels	274
6. – First results	275
7. – Benthic field	276
8. – Conclusion ; inclusive evaluations	280
 CHAPTER V – THE HUMAN ACTION: FISHING	 283
1. – Bases of evaluations	283
2. – Yield limits	284
3. – Discussion	286
 PARTIAL BIBLIOGRAPHY	 293
 INDEX	 295

À la mémoire d'Emile POSTEL,
En hommage à Paul BOUGIS et Jean-Marie PÉRÈS,
... trois professeurs inspireurs de l'enseignement d'où est
issu ce livre.

Introduction

L'objectif de l'halieutique est l'*optimisation de l'exploitation des ressources vivantes des milieux aquatiques* (et en particulier du milieu marin).

Plusieurs voies d'approche sont utilisées à cette fin et des facteurs divers doivent être pris en compte, facteurs biologiques naturellement mais aussi facteurs sociaux et économiques. Il faut en effet bien noter que le rôle de l'halieutique ne se limite pas à la « protection » des espèces marines pour elles-mêmes (et encore moins à la protection des animaux-individus). Son but est de permettre à l'Homme le maintien, ou mieux le développement, dans le long terme (et théoriquement indéfiniment), d'une activité qui lui assure des apports en protéines en aussi grande quantité que possible et à un coût le plus bas possible, donc en protégeant ou en aménageant la ressource à exploiter, ceci en maintenant pour toute la filière, basée sur le pêcheur ou l'aquaculteur, des conditions sociales et économiques satisfaisantes sinon optimales, ce qui implique évidemment la gestion de ladite ressource.

Deux concepts relativement récents découlent de ces points de vue :

– **Zone d'Exploitation Exclusive (Z.E.E.)**, concept politique introduisant la notion de propriété d'une ressource jusqu'à une date récente non appropriée, mais d'où découle la notion de responsabilité.

– **Production Maximale (ou Optimale) Soutenue (P.M.S. ou P.O.S.), Maximum Sustainable Yield (M.S.Y.)** des Anglo-Saxons, notion biologique ou biológico-économique, qui aboutit à fixer des niveaux et des intensités d'exploitation.

L'Océan n'est donc plus un « terrain de chasse » ouvert à tous pour y capturer le plus possible et n'importe comment. On doit en rationaliser l'exploitation si on veut au moins pouvoir continuer à prélever sur des ressources vivantes renouvelables dont la *production biologique* est limitée.

Si les facteurs humains sont plus ou moins maîtrisables, les facteurs concernant la ressource le sont beaucoup moins ; il y a là un certain nombre de données « incontournables » et dont la saisie passe par la

connaissance du milieu et de son peuplement afin d'évaluer ensuite, au moins grossièrement, les limites de sa production utilisable.

En effet, à partir de la biomasse océanique, on ne peut actuellement, en général, que se borner à prélever une part de la production, sans prétendre d'ailleurs respecter les peuplements dans leur état d'équilibre d'origine. (Par définition un milieu naturel vierge ne fournit rien.) Mais on s'efforcera :

— soit de maintenir ces ressources dans un état quantitativement acceptable (on subit),

— soit de les amener à un état optimal plus productif (on agit).

L'exploitation par la pêche des ressources biologiques du domaine marin exige donc, entre autres, la connaissance des éléments de ce milieu et des mécanismes internes de production de matière vivante en vue d'approcher une compréhension globale des différentes interactions qui s'y déroulent, ce qui permettra de s'y adapter ou même éventuellement de les infléchir. Cette connaissance relève de l'**écologie marine**, elle-même s'appuyant sur la **biologie marine**.

On peut aussi espérer améliorer les capacités productives en intervenant sur certains facteurs de l'écosystème, en vue de le modifier favorablement : pacages marins (*sea ranching*), repeuplements et, à la limite, aquaculture en milieu de plus en plus contrôlé qui devrait permettre d'obtenir des rendements très élevés à l'hectare. Ces activités exigent de connaître les besoins des espèces concernées vis-à-vis de leur milieu afin de leur fournir un environnement au moins supportable sinon le plus favorable possible. Là encore, **biologie** et **écologie** apporteront des données et des réponses.

Il est apparu logiquement que biologie et écologie des milieux aquatiques étaient indispensables à l'halieute et devaient faire partie de sa formation de base. C'est pourquoi la biologie et l'écologie marines ont été introduites dans les programmes d'enseignement assurés par le Département halieutique à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. Cet enseignement est à la base du présent travail. Destiné à de futurs ingénieurs agronomes, il ne cherchait pas à couvrir l'écologie marine fondamentale sous tous ses aspects ni dans ses derniers développements. Il s'agissait d'abord d'apporter une base minimale de connaissances, en fonction de leur *cursus* antérieur, aux futurs halieutes (ainsi qu'aux élèves orientés vers la protection et l'aménagement du milieu naturel), et ceci en sélectionnant et en développant les chapitres qui semblaient les plus importants (choix subjectif, toujours criticable), ce qui amenait à en simplifier ou à en négliger d'autres, tout en restant aussi complet que possible.

Il s'agit donc bien « d'éléments » de biologie et d'écologie marines mis en forme et orientés vers l'application halieutique. Il n'était pas question de refaire un traité tel qu'il en existe déjà rédigés par des spécialistes et auxquels il est d'ailleurs fait largement appel dans les pages qui suivent. On en trouvera une liste (non exhaustive) dans l'orientation bibliographique.

Dans la première partie, après un rappel de quelques notions fondamentales, on trouvera une présentation des écosystèmes marins et de leurs peuplements, ce qui amène à mettre en évidence leurs spécificités vis-à-vis des écosystèmes terrestres. Quelques rappels flo-ro-faunistiques ont paru utiles (paragraphes IV.1. et V.1) que botanistes et zoologistes pourront négliger. Un intérêt particulier a été porté au **Necton** du fait

de son importance halieutique et un exemple d'application des notions écologiques à l'exploitation a été développé dans le chapitre IX.

La deuxième partie, très inspirée des idées du Professeur Postel, est une tentative d'approche écologique quantifiée du problème des limites concevables à l'exploitation halieutique en fonction de ce que l'on sait des facteurs biologiques de l'écosystème marin. Alors que la première partie apporte surtout des données acquises, la seconde propose des raisonnements basés sur des évaluations dont la fiabilité est parfois très relative ; ils alimentent un « modèle » susceptible d'interprétations et de larges modifications.

Si ces quelques pages parviennent à montrer l'intérêt de la biologie et du point de vue écologique, pour aborder des problèmes concrets et aussi importants que la nourriture de l'homme ou le maintien de l'activité de certains groupes sociaux tout en apportant quelques idées ou angles de vue nouveaux au lecteur non spécialiste, elles auront rempli leur but.

NOTE À PROPOS DES ILLUSTRATIONS : Cet ouvrage étant en grande partie une compilation, il ne comporte pratiquement pas d'illustrations originales. Les figures ont été reprises de publications antérieures et la plupart d'entre elles proviennent des ouvrages suivants : (V. Bibliographie).

- 1) BOUGIS P., *Ecologie du plancton marin*. Tome 1, 1974, 204 pages,
Tome 2, 1974, 208 pages.
- 2) GRASSÉ P.P., *Précis de zoologie Tome 1 Invertébrés*.
- 3) PERES J.M., 1976, P.U.F.
- 4) RAYMONT John E.G., 1980-1983 (Pergamon Press).
- 5) TREGOUBOFF G. & ROSE M., 1957 (CNRS).
- 6) GRASSÉ P.P. (sous la direction de...), *Traité de zoologie*. Volume V, 1 et 3 (1960 et 1968) et XI (1966) (Masson).

Afin de ne pas alourdir les références des légendes des figures, ces ouvrages y seront simplement cités par les numéros ci-dessus (.)

La plupart des figures originales (non référencées) ont été redessinées par Guy Fontenelle.

PREMIÈRE PARTIE

**LES ÉCOSYSTÈMES MARINS
ET LEURS PEUPEMENTS**

CHAPITRE I

Quelques notions

Dans sa conception classique, l'écologie étudie le fonctionnement de la biosphère en prenant comme objet : — les individus ; — les ensembles d'individus d'une même espèce ; — les groupements d'espèces ; ceci en tenant compte de leur environnement. C'est, d'après Dajoz, la « *science qui étudie les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toutes natures qui existent entre ces êtres vivants et leur milieu* », le mot milieu étant pris ici dans son sens très large d'environnement global et comprend à la fois les aspects abiotiques et biotiques.

De ce fait, biologie des espèces et physico-chimie des milieux sont indispensables à l'écologie. Si on peut faire de la zoologie ou de l'hydrologie sans écologie, l'inverse est faux. *L'Ecologie est une discipline intégratrice.*

1. Terminologie et articulations

On utilise constamment un certain nombre de notions, certaines d'usage général, d'autres particulières à l'écologie marine, qu'il est nécessaire de rappeler en précisant leurs définitions. (On utilisera, sauf cas particuliers, le vocabulaire de Dajoz en se rappelant que ce vocabulaire n'est pas encore parfaitement stabilisé).

L'écologie se subdivise en :

Autoécologie : étude des rapports *d'une seule espèce* ou même de ses individus isolés avec le milieu au sens strict : tolérances et optima de l'espèce vis-à-vis des divers facteurs écologiques abiotiques.

Synécologie : (à peu près synonyme de **biocenotique**), étude des rapports entre *tous* les individus des *diverses* espèces qui cohabitent dans une certaine étendue, rapports des individus entre eux et avec leur milieu, relation prédateurs-proies, compétition spatiale, etc. La synécologie elle-même peut être envisagée selon deux points de vue :

Synécologie descriptive ou statique; description des groupements en fonction du milieu, types de relations entre les individus, le système étant supposé stable ; elle aboutit à la mise en évidence de **biocénoses** (voir plus loin).

Synécologie fonctionnelle ou dynamique : description de l'évolution des groupements. Elle envisage les transferts de matière et d'énergie et introduit les notions plus ou moins quantifiées de chaîne alimentaire, de biomasse, de production, de rendement et de compétition. Elle débouche donc vers l'**écologie quantitative** que l'on utilisera largement dans la deuxième partie.

La Dynamique des populations peut être considérée comme un aspect de la synécologie fonctionnelle et la **théorie des pêches** en sera le prolongement en considérant le pêcheur comme un agent biotique significatif, prépondérant ou non, responsable de la « mortalité due à la pêche » avec ses implications liées à l'*efficacité globale* (intensité) et à la *sélectivité*. Cette sélectivité intervient soit au niveau du choix des espèces, soit par l'intermédiaire du choix des tailles à l'intérieur de chacune d'elles, ce qui a pour conséquence, des modifications dans l'équilibre entre espèces (relations interspécifiques) d'une part, des modifications dans la démographie des espèces concernées d'autre part.

On notera que, en pratique, dynamique des populations et théorie des pêches vont se focaliser sur une ou quelques espèces et supposent un retour préalable vers l'autoécologie et une large exploitation de ses acquis.

2. Concepts essentiels

Trois *concepts biologiques* de base sont utilisés : l'individu isolé ou sous forme de colonie, l'espèce, les groupements d'individus sous leurs différents aspects.

1) La notion d'**individu** ne pose pas de problème particulier lorsqu'il s'agit d'organismes isolés. Par contre dans le cas d'organismes étroitement groupés en *colonies*, celles-ci seront considérées comme des unités, contrairement au point de vue du zoologiste : colonies d'Hydrides, de Bryozoaires, d'Ascidies, de Salpes.

2) On rappellera les définitions de l'**espèce** :

– « *rassemblement d'individus morphologiquement plus ou moins semblables entre eux, ayant un stock commun de gènes et un même genre de vie. Très généralement ils sont interféconds et leur progéniture est également féconde* » (Cuenot, 1951),

– « *groupe de populations naturelles capables potentiellement d'intercroisement, mais qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables* » (Mayr, 1963). C'est l'*espèce polytypique* définie morphologiquement non par rapport à un type mais au moyen de fourchettes de variations morphologiques. Chaque « population naturelle » de Mayr, élément de l'ensemble « espèce », correspondrait plus ou moins au « *stock* » *halieutique*, caractérisé par un brassage génétique interne intense alors que les échanges entre différents stocks ou populations d'une même espèce sont plus réduits ou nuls.

3) Viennent ensuite une série des notions plus spécifiquement écologiques visant à décrire les **groupements floreo-faunistiques** suivant une démarche d'abord analytique qui distinguera à l'intérieur d'un *système* (que l'on définira plus loin), des divisions primaires de grande étendue et des divisions secondaires à faible extension.

a) Divisions primaires

a1) La **biocénose** « *groupement d'êtres vivants correspondant pour sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes du milieu ; groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et se maintiennent en se reproduisant dans un certain espace de façon permanente* » (Möbius). Ce terme est plus ou moins synonyme de celui de **communauté** ou d'**unité de peuplement**. Dans la communauté toutefois, l'aspect quantitatif est prédominant (Petersen), l'aspect interdépendance moins évident. On veillera à ne pas confondre « unité de peuplement » (individualité plus ou moins structurée) et « peuplement » (simple inventaire). La mise en évidence d'un aspect biotique constant sur une superficie (ou dans un volume) « significatif » est un bon indice de l'existence d'une biocénose. Théoriquement, celle-ci inclut la totalité des espèces vivantes du groupement. En pratique, dans sa description, on se limite à certains sous-ensembles comprenant une ou plusieurs unités systématiques.

Certains écologistes adoptent une conception de plus en plus rigide de la biocénose, il s'agit alors d'un véritable super-organisme qui n'est concevable qu'en termes d'inter-relations.

La dénomination d'une biocénose fait appel à un aspect particulier de son environnement abiotique, par exemples :

- Biocénose des sables fins superficiels,
- Biocénose des fonds meubles instables...

a2) La **population** est l'ensemble des individus d'une même espèce ou en tous cas d'une unité systématique bien définie dans un espace précisé. L'halieute on l'a vu entend par « *stock* » un ensemble assez similaire généralement limité à une seule espèce et même à une fraction géographique de celle-ci. Mais il y a des stocks qui s'étendent à plusieurs espèces. C'est une notion très souple qui inclut toujours le facteur géographique.

Plus la « distance » entre deux populations est grande dans l'espace ou en fonction d'un ou plusieurs paramètres physico-chimique, plus il devient difficile d'évaluer leur statut d'espèce l'une par rapport à l'autre ; mais cela devient aussi écologiquement et halieutiquement inutile : les Sardines de Méditerranée ou celles du golfe de Gascogne comme les Germons de l'Atlantique ou ceux du Pacifique sont gérés en entités indépendantes.

a3) Le **peuplement** est l'ensemble des individus appartenant à un groupe systématique d'ordre élevé vivant dans un territoire déterminé (ne pas confondre avec « unité de peuplement »).

Par exemple : on parlera du peuplement en petits Cétacés de la Méditerranée occidentale, et de la population de *Delphinus delphis* de la région de Gibraltar ; ou encore du peuplement en poissons de la Grande Vasière et de la population de Germons de l'Atlantique Nord ou même, à la limite, du peuplement animal d'une zone quelconque.

a4) Le **biotope** est une « *aire géographique soumise à des conditions dont les dominantes sont homogènes* » (Pérès). C'est l'espace occupé par la biocénose. Ce biotope est déterminé par ce que Vibert et Lagler appellent **ambiance** ou environnement : « *totalité des facteurs organiques et inorganiques* »

qui entourent et interfèrent avec un individu, un groupe d'individus ou une communauté d'individus». Si on la limite à ses facteurs abiotiques l'ambiance devient **l'habitat**.

a5) La **niche** introduit la fonction d'une espèce ou d'une population dans la biocénose dont elle fait partie, fonction basée en grande partie sur des interactions prédateur-proie. C'est ainsi que la Morue et l'Eglefin géographiquement largement cohabitants, occupent des niches écologiques distinctes alors que les différentes espèces de Merlus occupent la même niche écologique dans des biocénoses comparables mais géographiquement distinctes.

b) Divisions secondaires

– Une **enclave** est une biocénose locale entièrement incluse topographiquement dans une autre biocénose, généralement pour des raisons microclimatiques.

– Une biocénose présente un **faciès** particulier lorsque la prédominance locale d'un ou plusieurs facteurs entraîne la dominance d'une ou de quelques espèces sans en modifier la composition qualitative générale. Le faciès est désigné par le nom du groupe dominant. Ainsi dans la biocénose des sables vaseux superficiels en mode calme, on distingue (d'après Pères et Picard) :

- faciès à *Cymodocea nodosa*
- faciès à *Zostera nana*, etc.

Dans les biocénoses intertidales de substrat dur, le faciès de la moulière est bien caractérisé.

– Un cas particulier est la **ceinture**, faciès dû à la variation d'humectation en fonction du niveau dans la zone de balancement des marées.

– La **strate**, comparable à la strate en milieu forestier, est une division bien tranchée dans l'épaisseur même du peuplement. Dans la biocénose coralligène, on sépare une strate élevée à Gorgones minces et peu denses et une sous-strate encroûtante (v. p. 190).

– Le terme d'**association** est assez imprécis. On entend par faune ou flore associée à une espèce, le complément biologique lié à cette espèce dans une biocénose donnée.

3. L'écosystème

Dans une première conception, un écosystème était une unité d'ordre très élevé. C'est un ensemble théorique, fermé, sans échanges avec l'extérieur. En toute rigueur, un tel système n'existe pratiquement pas, mais certains milieux relativement fermés ou très homogènes peuvent en être considérés comme une approximation (baie, champ d'algues, masse d'eau) à condition d'en préciser le niveau de fuites ou d'introductions c'est-à-dire de *perméabilité*.

Progressivement, le sens d'écosystème a dérivé, on a admis qu'il pouvait être ouvert et souvent on peut écrire : **écosystème** = **biocénose plus biotope**.

4. Discussion : aspects particuliers à l'écologie marine

En réaction à la conception à tendance rigide de certains écologistes évoquée plus haut, et du fait que dans le domaine marin les gradients de variations sont faibles, les notions d'écosystème et de biocénose ont été contestées et on a cherché à raisonner en terme de **continuum** dans lequel les différents facteurs varient de façon indépendante. (Il n'y a d'ailleurs aucune raison a priori pour qu'il en soit autrement.)

Dans cet esprit, on suppose que les différentes espèces en cohabitation réagissent indépendamment les unes des autres, chacune satisfaisant ses exigences écologiques propres. Flore et faune d'une zone maritime ne seraient que la résultante de deux facteurs : le hasard de l'apport de larves ou spores et leurs réactions devant les fluctuations de l'environnement ; l'aspect du peuplement est alors une coïncidence probable mais qui reste plus ou moins aléatoire.

Le milieu marin serait un continuum présentant des modifications lentes et indépendantes de chacun de ses facteurs et la notion d'individu d'association floreo-faunistique concret est remplacée par des états d'équilibre plus ou moins stables et plus ou moins étendus, passant plus ou moins vite à d'autres états d'équilibres ; les réseaux d'interactions n'étant pas limités de façon précise, interfèrent de proche en proche. Les répartitions individuelles des espèces ne coïncident pas et les peuplements évoluent de façon continue ou aléatoire sans qu'il soit possible d'y placer des coupures objectives (absence d'unités discrètes discernables). L'évolution avec la profondeur de la macrofaune vagile du talus continental en est un exemple (figure 1).

Certains adeptes du « concept du continuum » acceptent de distinguer des unités de peuplement, au moins dans un but pratique, et reconnaissent la commodité de ces unités, par exemple en cartographie (ce qui, bien sûr, ne prouve pas leur existence intrinsèque). Inversement, la plupart des partisans des biocénoses ne nient pas l'existence de zones de transition très progressives, les **écotones** entre ces biocénoses, tout en considérant que ces transitions jouent un rôle secondaire sans commune mesure avec celui des biocénoses-types.

Une position moyenne consisterait à dire que si le volume océanique est effectivement occupé par une mosaïque de biocénoses cela n'implique pas l'existence de discontinuités fondamentales entre ces biocénoses. Celles-ci s'interpénètrent plus ou moins profondément le long de leurs zones de contact dont l'importance est variable selon les cas. On peut considérer qu'une communauté n'est rien de plus qu'une *relative continuité limitée par de relatives discontinuités*, et on décrira tout le système marin comme un « continuum » au sein duquel se différencient des « *points nodaux* » où on identifiera des communautés-types bien caractérisées, les communautés réelles étant d'autant plus modifiées que l'on s'éloigne du point nodal. Lorsque la modification est très faible sur une grande zone, on a mis en évidence une biocénose !

Une biocénose marine n'est pas un édifice aussi unitaire qu'un organisme biologique, c'est l'évidence ; mais, dans certains cas, c'est tout de même un phénomène suffisamment intégré pour pouvoir être décrit en fonction

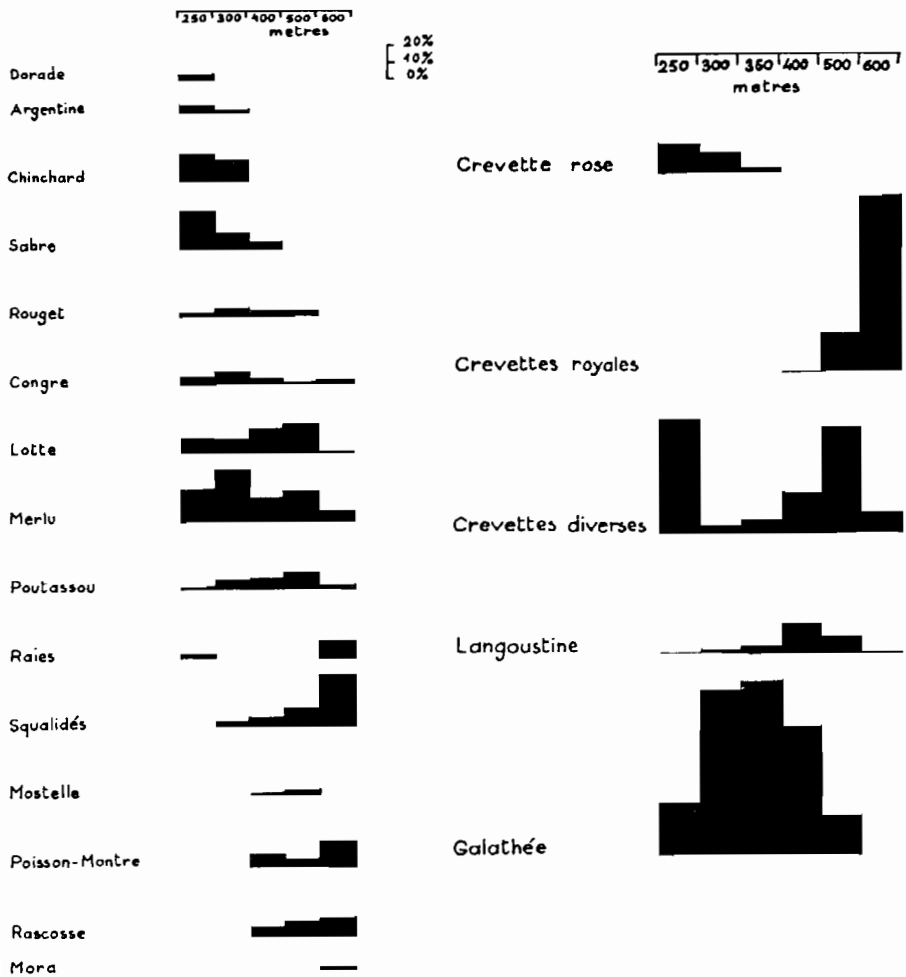


FIGURE 1: Exemple de continuum écologique :
la macrofaune vagile sur le talus continental atlantique marocain
entre les isobathes 250 et 600 mètres.

A gauche les Poissons, à droite les Crustacés. La hauteur des histogrammes représente l'importance en % de la biomasse de chaque espèce (ou groupe d'espèces) aux différentes profondeurs. Moyennes sur plusieurs chalutages.

des capacités de l'esprit humain à l'appréhender intellectuellement. Pour les auteurs modernes, la biocénose (ou communauté) n'a donc plus grand chose à voir, au moins dans le domaine marin, avec ce qu'on en faisait il y a quelques décennies et leur identification est moins une fin en soi qu'un effort pour clarifier une réalité complexe.

5. Intervention humaine et évolution des biocénoses

On distingue classiquement, en prenant en compte le « facteur humain » sous toutes ses formes :

- la *biocénose originelle* : ce qu'elle a été avant toute intervention humaine ou ce qu'elle est, là où l'homme n'intervient que très peu,
- la *biocénose réelle* observable actuellement,
- la *biocénose potentielle* : ce que redeviendrait la biocénose réelle si l'action humaine cessait.

Dans le domaine marin, du fait de son étendue et de sa résistance, il n'est pas rare que des biocénoses originelles soient encore observables et très souvent on peut admettre que la biocénose potentielle serait très peu différente de la biocénose originelle.

A noter que la **gestion halieutique** est la recherche d'une biocénose réelle à l'intérieur de laquelle certaines espèces auront une production biologique telle que le prédateur-homme pourra y opérer des prélèvements importants et *continus*. Ces prélèvements constituent la « **production halieutique** » ou **produit** (*Yield* des Anglo-Saxons) de la biocénose. Cette biocénose réelle peut être fort éloignée de la biocénose originelle dont la « production halieutique » était nulle (par définition) les flux de productions biologiques des différentes espèces étant tous utilisés à l'intérieur de l'écosystème.

CHAPITRE II

Les facteurs écologiques du milieu marin

On trouvera leur description ainsi que celle de leur rôle dans tous les ouvrages classiques avec, d'une part la méthodologie d'étude et d'analyse, d'autre part la description de leurs modalités. C'est en grande partie la base de l'autoécologie qui ne sera pas traitée ici. On rappellera seulement la liste des « facteurs » *les plus évidents*.

1. Facteurs abiotiques

1.1 Facteurs hydrologiques (ou facteurs d'ambiance) :

1) **Température**, qui joue un rôle essentiel et permet de définir les zones biogéographiques (voir plus loin figure 3).

2) **Salinité**, qui joue un rôle primordial dans les différents milieux saumâtres. (Une zone saumâtre [estuaire, lagune] est-elle un écotone ou un biotope spécifique ?)

3) **Eclairement**, sur la base duquel on distingue le système phytal et le système aphytal.

4) **Durée relative d'humectation**, dont l'action déterminante est limitée à la ceinture intertidale.

Par rapport à ces 4 facteurs (et à d'autres éventuellement) et en fonction de leur comportement vis-à-vis de chacun d'eux, on distinguera les espèces ou les formes :

- **-philes** (qui aiment) opposées à **-phobes** (qui fuient),
- **eury-** (peu sensibles) opposées à **sténo-** (très sensibles).

1.2. Facteurs édaphiques (en rapport avec le support mécanique) :

1) **Distance** au support (au contenant), c'est-à-dire au fond et à la côte, sur la base de laquelle on distingue le *Pelagos* et le *Benthos* et les *Provinces* concentriques de chaque océan (voir plus loin 5. Cadre spatial).

2) **Nature** du support : sur la base de laquelle reposent les grandes coupures du Benthos.

3) **Hydrodynamisme** : qui a une action sur le Benthos intertidal et côtier, mais aussi un rôle dans la dispersion, donc le dynamisme spatial des espèces.

4) **Pollutions** au sens le plus large par leur influence sur les autres facteurs édaphiques ou hydrologiques.

2. Facteurs biotiques

Ce sont *tous les éléments de la biosphère* dont l'inventaire est du domaine de la floro-faunistique : végétaux et animaux. On estime le nombre *d'espèces* marines différentes à plusieurs millions. La **systématique** et la **taxonomie** cherchent à mettre de l'ordre dans ce foisonnement. Sans ces deux disciplines, le tableau serait indéchiffrable. Mais, compte tenu des divergences de détail dans l'avis des spécialistes en ces domaines, il faudra pour l'utilisateur être pragmatique dans l'utilisation de ces *outils indispensables*. Les *grands types* d'organisation et les regroupements par affinités sont toutefois bien définis :

a) Les **Végétaux** marins se répartissent dans les deux embranchements : *Thallophytes* largement dominants et *Spermaphytes*, très secondaires (inverse du système continental).

b) Les **Animaux** marins se répartissent dans les treize embranchements essentiels, plus une série de groupes *incertae sedis*. (Seuls groupes animaux absents : Insectes et Amphibiens.)

Les dimensions métriques et les corrélations taille-poids des éléments vivants ou agents biotiques individualisés et leur dénombrement constituent des données importantes débouchant sur la notion de **biomasse**. On va des *Cocci* de l'ordre du micromètre aux *Macrocystis* de plusieurs dizaines de mètres dans le Végétal et à la Baleine bleue de plus de 30 mètres dans l'Animal.

L'importance numérique ou pondérale de certains peuplements mono-ou pauci-spécifiques est un aspect particulier de certains « faciès ».

3. Le facteur humain

En tant qu'agent intervenant sur une communauté, il occupe une place à part puisque, *a priori* étranger au milieu marin, il y intervient par :

1) *des prélèvements* ; c'est alors un prédateur, marginal ou prépondérant, étant entendu que cette prédation se présente selon des modalités très particulières, différentes de celles de ses « concurrents » ;

2) *des modifications* de certains autres facteurs; lorsqu'il agit en aménagiste ou en pollueur.

4. Intervention du facteur temps

Dans une première approche, on décrit une biocénose comme une entité stable. En fait, une biocénose n'est pas forcément permanente. Au contraire, on peut observer que l'évolution des biocénoses est un phénomène général.

— Elle peut être régulièrement *cyclique* ; cas simple des interrelations prédateurs-proies ou des variations saisonnières de facteurs (agents cosmiques et atmosphériques, apparition saisonnière de larves, etc.).

— Elle peut être *orientée*. Dans ce cas, on peut distinguer en fonction des causes de cette évolution :

a) *Modification des données climatiques*. Elle peut être rapide, profonde et importante et porter en général sur de grandes étendues simultanément. Un cas typique est l'action de l'hiver très froid de 1962-1963 qui a profondément perturbé tous les peuplements littoraux de l'Atlantique Nord-Est. Il peut s'agir de cycles à longues périodes dont un exemple commence à être étudié : variations des upwellings en relation avec les alizés. C'est aussi à une autre échelle, le cas des glaciations.

b) *Intervention brutale d'agents édaphiques ou de facteurs chimiques*. C'est le cas général des phénomènes de pollutions locales ou de modifications naturelles (éruption volcanique) ou dues à l'action humaine sur certains facteurs abiotiques (constructions, travaux). La modification écologique est, là aussi, brutale et rapide, mais son étendue géographique est plus limitée.

c) *Modification plus ou moins discrète* d'un ou plusieurs agents biotiques ou des interactions biocénose-habitat. Dans ce cas, l'évolution est plus lente. On assiste à une succession écologique. Entrent aussi dans cette catégorie le développement d'une épidémie, la mise en place et le développement d'une nouvelle pêcherie, etc.

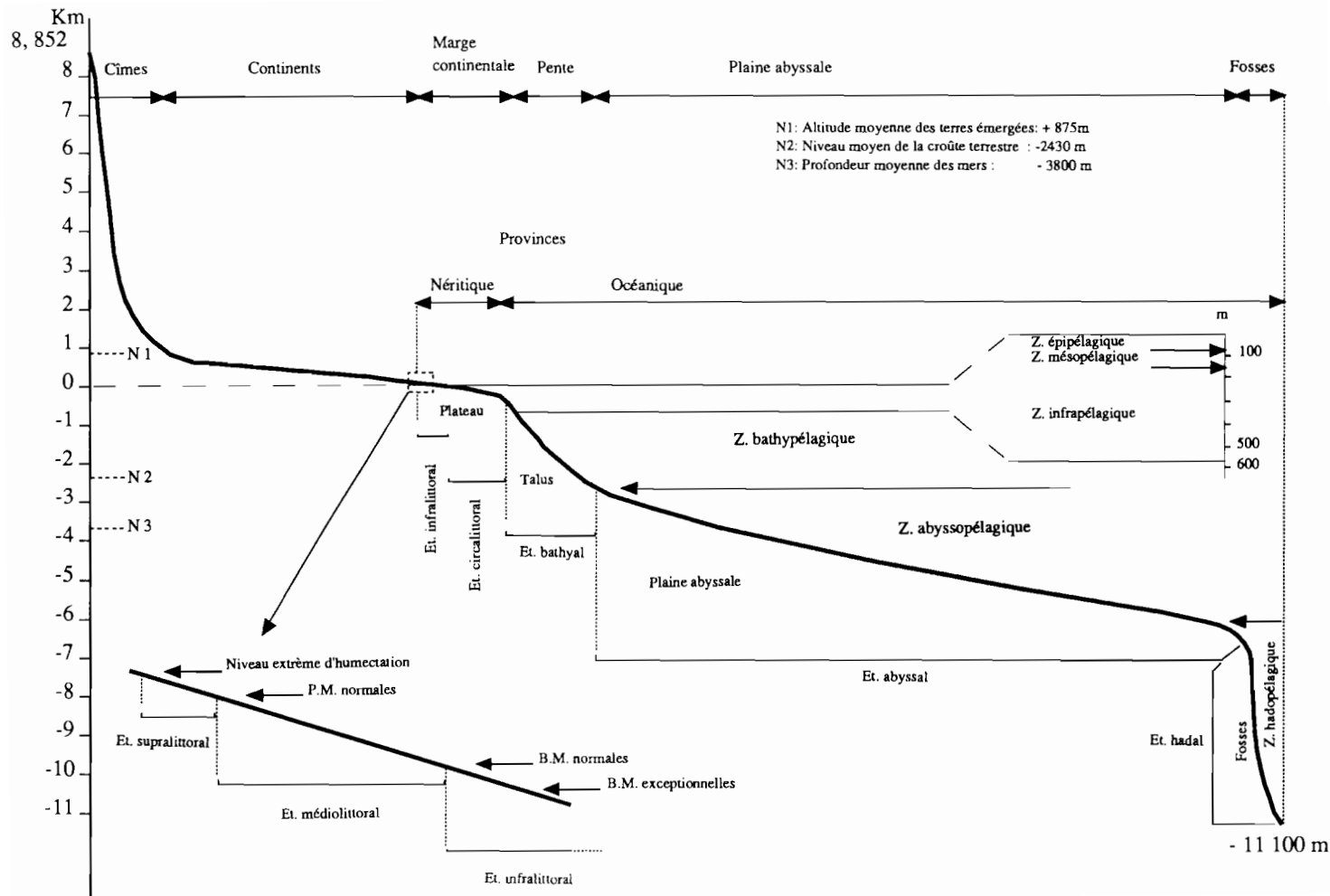
Un cas particulier, la colonisation d'un territoire vierge a pu faire l'objet d'approches expérimentales. En gros, on distingue *trois stades* classiques d'occupation :

— Un stade de développement des **espèces pionnières** qui s'installent et se multiplient selon le mode « explosif ».

— Puis une évolution de la communauté dans laquelle une série d'espèces dominant successivement, cette succession de dominances permettant d'identifier des **séries**.

— Enfin une période d'équilibre relatif avec l'existence d'une biocénose qualitativement stable à base d'espèces caractéristiques capables de se reproduire et de prospérer indéfiniment (à l'échelle humaine) dans le biotope, avec en général des oscillations quantitatives, tant que ce biotope ne subira pas de transformation importante. Cet état d'équilibre est le **climax** des biogéographes.

On notera que, dans certains cas, le déterminisme de l'expansion plus ou moins brutale de certaines espèces est mal compris : Sardine au large de la Mauritanie, Balistes dans le golfe de Guinée...



5. Cadre spatial de l'écologie marine (figure 2)

— La notion primordiale et spécifique du milieu marin est son extension dans *trois dimensions*. Les dimensions verticales, même si elles ne sont pas du même ordre de grandeur, ne sont plus négligeables devant les dimensions horizontales comme c'est le cas dans les milieux terrestres.

— La seconde spécificité c'est *l'homogénéité* relative du milieu ou, en tout cas, les faibles gradients de variation des facteurs écologiques (sauf dans les régions limites). Cette caractéristique dérive de la forte inertie de l'eau-support :

Température : amplitude des variations en mer ouverte, -2° à $+31^{\circ}$.

Salinité : comprise entre 33 et 36,5 ‰ pour 99 % du volume océanique.

pH : entre 7 et 8.

Eclairement : nul pour 90 % du volume.

Ces deux remarques vont dominer toute l'écologie marine.

Par ailleurs, en prenant en compte, comme donnée spatiale essentielle, l'étroitesse plus ou moins accusée des rapports des organismes avec le fond, tous les auteurs distinguent deux grands ensembles :

1 — **Le Benthos** constitué par les êtres vivants en liaison intime avec le fond, soit fixés sur un support, soit enfouis dans le sédiment, soit simplement vivant à son contact ou à proximité. Ces organismes sont dits « *benthiques* » ou « *démersaux* » (domaine benthodémersal). La distinction benthos/démersal n'intéresse guère que l'halieutique, on y reviendra (*chapitre XII*).

2 — **Le Pelagos** constitué par les êtres vivant en pleine eau, libres de tout contact avec le fond et ne dépendant pas (ou pas significativement) du benthos pour leur nourriture. Ces organismes sont dits « *pélagiques* ».

A partir de cette distinction fondamentale, le domaine marin a été découpé verticalement en un certain nombre de niveaux : **zones** empilées les unes sur les autres dans le domaine pélagique et **étages** successifs dans le domaine benthique. Ces divisions sont schématisées dans un croquis général (figure 2) donnant d'autre part une première approximation sur leur étendue verticale et horizontale relative, à l'échelle planétaire. (On détaillera tout cela plus loin.)

Sur ce découpage vertical se superpose le découpage horizontal en *régions biogéographiques* (figure 3), régions dont la distinction devient très « floue » en profondeur.

On situera les biocénoses dans ce cadre général.

FIGURE 2 : Les grandes divisions verticales du milieu océanique et leur extension relative sur l'ensemble de la croûte terrestre.

En bas à gauche, détail de la zone de balancement des marées ; au milieu à droite, détail de la couche superficielle. Les cotes sont rapportées au niveau moyen de la mer. Ces divisions seront définies et précisées dans les Chapitres ultérieurs.

Et. : Etage ; Z. : Zone ; P.M. : Pleine Mer ; B.M. : Basse Mer.

D'après PERES, 1976, modifié.

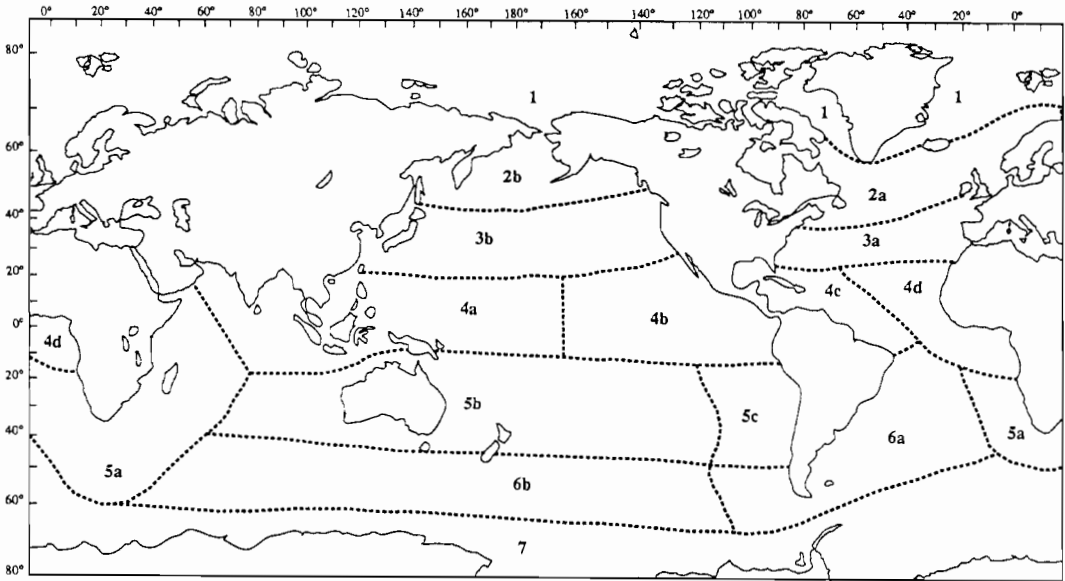


FIGURE 3 : Régions biogéographiques marines

1. Ensemble Arctique. 2. Ensemble boréal : 2a. Région boréo-Atlantique ; 2b. Région boréo-Pacifique. 3. Ensemble tempéré chaud du Nord : 3a. Région centrale Nord-Atlantique ; 3b. Région centrale Nord-Pacifique. 4. Ensemble tropical : 4a. Région Indo-Ouest-Pacifique ; 4b. Région Est-Pacifique ; 4c. Région tropicale atlanto-américaine ; 4d. Région tropicale atlanto-africaine. 5. Ensemble tempéré chaud du Sud : 5a. Région Ouest et Sud-africaine ; 5b. Région australienne ; 5c. Région Chilo-péruvienne. 6. Ensemble antitropical : 6a. Région Sud-américaine ; 6b. Région Australo-insulaire. 7. Ensemble Antarctique.

CHAPITRE III

Le domaine pélagique Généralités et méthodes d'étude

1. Définitions

1.1. Plancton et Necton

Les éléments vivants du domaine pélagique, organismes peuplant la pleine eau *sans contact avec le fond*, constituent le **Pelagos**. On les répartit dans deux ensembles, le **Plancton** et le **Necton** en fonction de leur degré d'indépendance par rapport aux déplacements de leur support, c'est-à-dire en fonction de leur mobilité propre.

Mais il existe, aussi en suspension dans l'eau, un important matériel particulaire organique non vivant que l'on désigne globalement sous le nom de **Tripton**, le terme **Plancton** étant strictement réservé aux organismes vivants. Le mélange Tripton + Plancton, constitue le **Seston** tel qu'on le récolte par filtration de l'eau.

Le **Plancton** est constitué par les êtres planctoniques, ou **planctontes**, caractérisés par leur relative passivité vis-à-vis des mouvements des masses d'eaux en dehors de certains déplacements verticaux le plus souvent ajustés sur l'alternance des jours et des nuits ou plus rarement de caractère saisonnier (voir plus loin). On y range tous les Végétaux pélagiques et de nombreux Animaux. (*chapitres IV, V et VI*).

Au contraire le **Necton** est constitué par l'ensemble des êtres nectoniques, tous animaux évidemment, qui possèdent des possibilités de déplacement actif leur permettant de s'affranchir de l'entraînement des courants. On y range des Crustacés Décapodes, des Céphalopodes, des Poissons, les Tortues et les Mammifères marins (*chapitre VII*).

On extrapole d'ailleurs cette notion de necton dans le domaine benthique en parlant de **faune necto-benthique** opposée aux espèces fixées ou simplement peu mobiles, sédentaires sur le fond.

1.2. Les catégories au sein du plancton

a) Au sein du grand ensemble constitué par le plancton, on isole un sous-ensemble bien caractérisé, le **Neuston**. C'est le peuplement de la

mince couche superficielle, interface océan-atmosphère, qui habite les premiers décimètres d'eau. La couche neustonique, a des caractères physico-chimiques et biochimiques très particuliers : phénomènes de tension superficielle, action du rayonnement U.V., concentration des substances lipidiques, etc. ; elle abrite un peuplement animal riche et partiellement endémique avec notamment de nombreux Copépodes Pontellidés, ainsi que d'assez nombreux stades larvaires d'Invertébrés, des œufs (riches en lipides et dont la densité est inférieure à celle de l'eau) et des larves de certains Poissons, etc. Certaines espèces sont hyponeustoniques en permanence (**holoneuston**) ; d'autres à l'état larvaire seulement, ou encore la nuit.

On désigne sous le nom de **Pleiston**, les quelques Invertébrés dont une partie du corps dépasse la surface de l'eau ; leurs déplacements, strictement passifs, sont la résultante de la dérive des courants et de l'action des vents ; c'est le cas de Siphonophores, des Physalies, des Prosobranches du genre *Janthina*.

b) Au sein du plancton, on distingue évidemment une fraction végétale, le **Phytoplancton** et une fraction animale, le **Zooplancton**.

c) Par ailleurs on groupe sous le nom d'**Holoplancton**, l'ensemble des organismes dont la totalité du cycle vital se déroule au sein de la masse d'eau, tandis que l'on appelle **Meroplancton** (ou plancton temporaire) les phases pélagiques d'espèces dont une partie du cycle vital est benthique ; en général, c'est le stade larvaire (mais pas toujours, certaines Méduses ont un cycle inverse) qui est planctonique. Ici apparaît une notion fondamentale : une même espèce peut se situer dans diverses catégories écologiques en fonction de son stade de développement.

d) Le plancton est principalement échantillonné, on le verra, à l'aide de filets à mailles plus ou moins serrées qui n'arrêtent, en principe, que les organismes dont la taille est supérieure à celle de la maille. De ce fait, on utilise couramment dans les études du plancton, une *classification dimensionnelle* dont les catégories les plus généralement admises sont les suivantes :

– **L'ultraplancton**, organismes de taille inférieure à 5 μ . Il comprend surtout des Bactéries et les plus petites espèces de Flagellés.

– **Le nano-plancton**, organismes de 5 à 50 μ , comprend la plupart des Flagellés nus et Coccolithophorides (Flagellés à squelette calcaire), les plus petites formes de Diatomées et de Dinoflagellés, des Infusoires Ciliés, les plus petites larves d'Invertébrés.

– **Le microplancton**, de 50 μ à 1 millimètre ne renferme plus guère comme végétaux, que des Diatomées, on y trouve une bonne part des populations de Copépodes de petite taille et la majorité des formes méroplanctoniques.

– **Le mésoplancton**, de 1 à 5 millimètres, comprend la plupart des grands groupes holoplanctoniques, Copépodes, Chaetognathes, Pteropodes et les œufs de Poissons.

– **Le macropiancton**, de 5 millimètres à 5 centimètres où on va trouver de nombreuses larves de Poissons et quelques Invertébrés (petites Méduses, petits Tuniciers).

– **Le mégaplancton**, de plus de 5 centimètres jusqu'aux grandes espèces comme les Méduses, les Hétéropodes, etc.

On remarque que les limites de ces catégories ne sont pas régulièrement réparties, non plus que les fourchettes ; elles se situent en fonction de pics dans la courbe de fréquence de dimensions des planctontes. Ces résultats, acquis par affinements successifs, enlèvent à cette classification un peu de son caractère artificiel.

2. Méthodes d'étude du plancton

2.1. Recherches qualitatives ou quantitatives

Les recherches sur le plancton peuvent être envisagées selon *deux points de vue* :

– Recherches *qualitatives* orientées vers l'étude de l'individu ou de l'espèce. Elles ne nécessitent pas l'emploi de méthodes fournissant un échantillon de population. On observera et capturera au mieux, en notant les facteurs abiotiques de l'environnement. C'est de la zoologie, de la botanique, de l'autoécologie.

– Recherches *quantitatives* ou de *synécologie*, orientées vers des observations sur les peuplements et les biomasses et devant s'appuyer sur l'analyse d'échantillons aussi *représentatifs* que possible de ces peuplements. Les méthodes d'échantillonnage et leur fiabilité revêtent dans ce cas une importance considérable, le but recherché étant l'obtention de listes faunistiques quantifiées accompagnées toujours d'informations sur l'environnement biotique et abiotique. D'une manière générale cet échantillonnage du plancton consiste à séparer (à *partir* d'un *volume d'eau* connu considéré comme volume échantillon représentatif d'un biotope, donc d'une masse d'eau homogène déterminée) les êtres vivants planctoniques, du milieu où ils se trouvent. La réalisation de cette opération dépend de 2 facteurs :

1) *La concentration* (ou densité) des peuplements planctoniques dans la masse d'eau considérée (cette concentration conditionne les limites du volume-échantillon).

2) *La dimension* des individus qui forment ces peuplements. Ces dimensions conditionnent les maillages des filets ou filtres employés ainsi que les modalités du tri.

Or ces deux facteurs, varient dans une très large échelle. De là l'emploi d'engins et de méthodes variées. Le Conseil international pour l'exploration de la mer a, dès 1924, proposé une standardisation. La dernière tentative revient à l'UNESCO : *Zooplankton Sampling* – Monographs on Oceanographic Methodology – UNESCO – 1968.

2.2. L'observation directe

Les planctonologistes utilisent peu le scaphandre autonome et autres engins de plongée ; le repérage, l'identification et le comptage des animaux dépendent de leurs dimensions, ce qui limite pratiquement l'observation aux groupes appartenant aux *méso* ou au *macroplancton* toujours très dispersés. En outre, l'identification est souvent difficile sinon impossible au niveau spécifique, du fait des difficultés de capture ; les animaux même peu mobiles échappent à l'observation précise et leur comptage devient illusoire ; les nombreuses espèces très transparentes (Cnidaires, Ctenaires, certains Crustacés et Mollusques) sont évidemment indétectables.

2.3. Le prélèvement d'échantillon

On revient donc au *prélèvement effectif d'échantillon* et à son analyse ultérieure. Deux possibilités sont à envisager :

– ou bien on procède au prélèvement d'un échantillon d'eau avec son plancton au moyen de bouteilles télécommandées ou par pompage, la séparation du plancton étant réalisée *après* prélèvement,

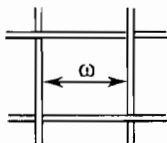
— ou bien la séparation par filtrage a lieu directement *in situ*. On prélève dans ce cas un échantillon de peuplement au moyen d'échantillonneurs qui travaillent par *filtration*. Le classique filet à plancton en constitue l'exemple type et l'Annexe 1 ci-après en donne les principales caractéristiques.

A partir de ce modèle de base, on a imaginé de nombreux engins. On distingue en gros les échantillonneurs lents et les échantillonneurs rapides qui peuvent être munis de divers accessoires, systèmes assurant leur fermeture en fin d'opération ou leur ouverture en début d'opération. On peut y adjoindre un *débit-mètre* (mesureur de flux) ou un *bathy-mètre*. Les modèles lents sont trainés, soit horizontalement à profondeur donnée, soit verticalement sur une tranche d'eau précise, soit obliquement pour explorer une colonne d'eau sur une plus grande longueur. La vitesse de traîne n'excède jamais 2 nœuds et la durée d'un trait est de l'ordre d'une dizaine de minutes, soit 500 mètres de parcours, souvent moins. Plusieurs traits courts sont plus représentatifs et plus efficaces qu'un trait prolongé.

Annexe 1

Caractéristiques des tissus filtrants

A l'origine, ils étaient en soie. Actuellement, on tend à utiliser de plus en plus du tissu filtrant en nylon ou autre matière synthétique ou même en métal (bronze) à cause de leur résistance à l'abrasion et à l'usure, meilleure que celle de la soie, d'où un maintien assuré de la constance des caractéristiques. Les modes des tissages sont variés (nouage, tissage, soudure). Deux paramètres interviennent pour caractériser le tissu :



Ouverture de maille : C'est la distance laissée libre entre 2 fils consécutifs délimitant une maille qui, en position de travail, doit se rapprocher du carré. On la désigne par ω en μ .

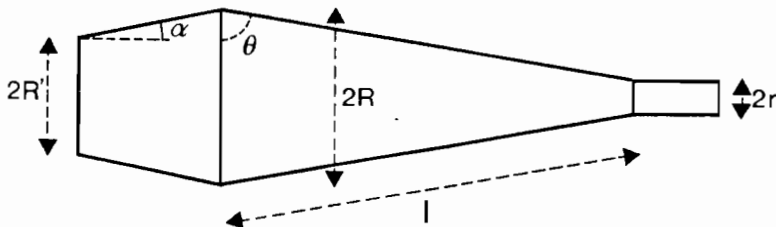
Porosité : Pour un morceau de tissu filtrant de surface totale a , comportant n mailles d'ouverture ω , la porosité se définit par la fraction :

$$\frac{n \omega^2}{a} = \beta$$

Elle représente la surface des vide $n \omega^2$ rapportée à la surface totale a .

Caractéristiques des échantillonneurs

Ce sont des caractéristiques dimensionnelles.



- Ouverture : $A = \pi R^2$
 - Angle d'expansion : α
 - Angle du filet : θ
 - Rapport des surfaces ouvertes = Rapport entre le vide filtrant et la surface d'entrée (ouverture)
- (a = surface totale de la nappe filtrante)
- $$R_s = \frac{a \beta}{A} = \frac{\pi (R + r) l}{A}$$

2.4. Le traitement des échantillons

2.4.1. Echantillons d'eau

Ils sont réservés à l'étude du nanoplancton et du petit microplancton. Les techniques d'analyses ont été mises au point essentiellement par les phytoplanctonologistes : fixation, concentration par centrifugation, filtration (en général sur membrane) ou sédimentation, évaluations quantitatives par comptages au microscope inversé ou par numération au compteur particulaire.

Pour le nanoplancton en particulier, collecte et numération sont assez difficiles. La centrifugation très ménagée reste la meilleure méthode; on obtient une très bonne sélectivité dimensionnelle et on voit apparaître un phénomène général dans tout le plancton : diminution de l'abondance numérique avec l'augmentation de la taille :

Spectre du *nanoplancton* (Plymouth, 10-12-52)
en nombre de cellules/mm³ (repris de Bougis, 1974) :

Total	<2μ	2-5μ	5-10μ	>10μ
17,6	9,9	4,5	2,3	0,9

2.4.2. Echantillons de populations, récoltes des filets

L'échantillon extrait du collecteur, grossièrement sédimenté, est immédiatement fixé ou congelé, en vue d'études ultérieures. On procède généralement à un sous-échantillonnage ce qui permet de procéder à des approches diverses et comparatives.

a) **Dénombrement avec identification** : l'identification spécifique, le comptage et éventuellement la mesure de la taille des divers individus d'un échantillon (ou d'un sous-échantillon) constituent un travail long et fastidieux. Mais, on obtient ainsi des informations qu'aucune autre méthode ne peut fournir, en particulier pour distinguer dans la masse totale du plancton, l'importance respective des diverses espèces ou même celle du Zoo — par rapport au Phytoplancton ou pour suivre dans le temps les cycles d'abondance d'espèces particulières.

b) **Volume de l'échantillon** : la mesure du volume peut être réalisée facilement et le matériel réutilisé à d'autres fins. Malgré son imprécision, ce type d'évaluation quantitative reste très apprécié. On procède par sédimentation, par déplacement d'eau ou par comptage de particules à l'aide de compteurs électroniques qui évaluent le volume de chaque particule.

c) **Biomasse, poids sec et poids de matière organique** : un comité réuni en 1957 par le C.I.E.M. a recommandé d'adopter pour ces termes les définitions suivantes :

— *Biomasse ou Poids humide* : poids des organismes de l'échantillon séparés de l'eau par simple égouttage. Cette biomasse est donc le poids correspondant au volume de l'échantillon mesuré par sédimentation ou déplacement.

— *Poids sec* : c'est le poids de l'échantillon après dessiccation poussée jusqu'à poids constant (après lavage à l'eau douce et dessiccation à froid sous vide).

— *Poids de matière organique* : c'est la différence entre le poids sec et le poids obtenu après incinération de l'échantillon.

d) Enfin on peut *analyser certains constituants* de la matière vivante : la chlorophylle spécifique du Phytoplancton, le carbone organique particulaire, l'azote organique particulaire, les protéines ou glucides particuliers, etc. Mais dans ces 4 derniers dosages, le matériel organique non vivant du tripton intervient. C'est pourquoi on a proposé le dosage de l'A.T.P. (adénosine triphosphate) qui disparaît très rapidement du matériel mort. C'est un dosage très sensible mais d'interprétation difficile, le taux d'A.T.P. étant très variable dans l'extrait sec des différentes espèces.

Remarque : lorsqu'on filtre un échantillon toutes les particules de dimensions supérieures aux pores ou aux mailles du filtre sont retenues quelle que soit leur nature : animaux, végétaux, débris organiques (agrégats). Cet ensemble, on l'a vu, constitue le *Seston* et le *Plancton* en est la partie vivante. Il est très difficile d'isoler les différents constituants de ce seston, et c'est sur

cet ensemble que l'on opère. C'est pourquoi une analyse taxonomique quantifiée sur un sous-échantillon est souhaitable, si on veut raisonner sur une tranche particulière : Plancton in toto, Zooplankton ou Phytoplankton, etc.

2.5. Planctologie synoptique quantitative : C.P.R.

Le rôle du plancton dans le trophisme général des océans et pour leur exploitation est tel qu'on a cherché à étudier (et à cartographier) sa composition et sa densité sur de très grands espaces océaniques, et également à en noter les variations. Ceci suppose :

- 1) des appareils capables de *prélever* le plancton d'une façon continue depuis un bateau en marche,
- 2) des méthodes capables de *restituer* les prélèvements en temps et en lieu,
- 3) la mobilisation de moyens considérables pour *quadriller* de larges étendues.

Le problème a été en partie résolu grâce à la mise au point du « *Continuous plankton recorder* » (C.P.R.). Cet appareil a été employé depuis 1930 en mer du Nord, et depuis 1939 dans tout l'Atlantique Nord pour établir des relevés synoptiques du plancton, étudier sa distribution, son abondance, sa composition et les variations à long terme de ces facteurs (figure 4).

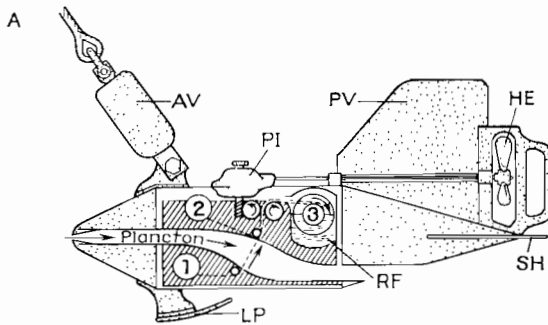


FIGURE 4 : Le *Continuous Plankton Recorder* (C.P.R.) d'après HARDY, 1939 (1)

L'hélice (HE) entraînée par le passage dans l'eau de l'appareil remorqué, déroule par l'intermédiaire d'un pignon (PI) deux bandes de soie (24 mailles au cm) d'environ 15 cm de large ; la bande inférieure (1) traverse le canal où passe l'eau de mer et filtre le plancton ; la bande supérieure (2) s'applique sur la première et maintient en place le plancton ; les deux bandes sont ensuite enroulées (3) dans un réservoir d'eau formolée (RF). L'appareil comprend par ailleurs un amortisseur de vibrations (AV), un plan vertical de guidage en direction (PV), un stabilisateur horizontal (SH) et une lame de plongée (LP). Traîné entre 12 et 18 nœuds avec 18 à 24 mètres de câble, il se maintient à une profondeur constante de 10 m.

Les relevés synoptiques ont commencé en 1930. La figure 5 montre l'ampleur actuelle de la couverture océanique. Un relevé est fait tous les mois sur chacune des routes indiquées. L'opération est devenue internationale. En 1975, plus de 30 bateaux marchands et bateaux météo appartenant à 8 pays y participaient. On a observé jusqu'à maintenant des relevés correspondant à plus de 4 millions de km de route.

Résultats : un atlas du plancton de l'Atlantique Nord a été publié par le *Bull. of Marine Ecology* (11 volumes). Remis périodiquement à jour, il contient les cartes de répartition d'environ 250 organismes. Un résumé est publié chaque année dans les *Annales biologiques* du C.I.E.M. Exemples : distribution des larves de *Sebastes* et de *Gadus poutassou* ; biomasse du Zooplankton, etc.

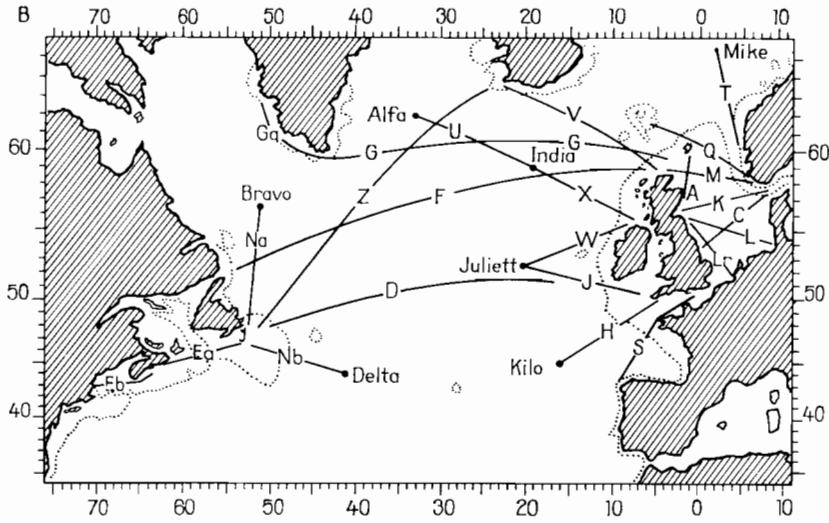


FIGURE 5: L'utilisation du Continuous Plankton Recorder dans l'Atlantique Nord.

Tracé des routes sur lesquelles est utilisé une fois par mois l'enregistreur. Les routes portent une lettre de code. Les stations météorologiques sont indiquées par leurs noms. En pointillé courbe des 100 brasses (180 m).

Réf.: Glover, 1967 (1).

Les observations permettent de mettre également en évidence des variations saisonnières et même des variations significatives dans l'abondance des larves de poisson d'une année sur l'autre, laissant prévoir dans certains cas des cycles à long terme. Cet aspect est devenu un des éléments utilisés dans la gestion des pêcheries pour les prévisions d'abondance (prospection du Groupe O+), et pour les évaluations de stocks (biomasse féconde reliée au nombre d'œufs pondus). On trouvera plus loin d'autres exemples.

3. Les adaptations à la vie planctonique

Malgré la très grande diversité du plancton, certains caractères généraux donnent une physionomie particulière aux organismes planctoniques (voir les figures du chapitre V).

3.1. La coloration

Les organismes planctoniques sont en général peu pigmentés et tendent même à la transparence ; la pigmentation est limitée à certains organes précis (plastés, organes de la vision...). Les macroplanctontes en particulier sont difficilement visibles en pleine eau ; certains Cténares y sont pratiquement indétectables. Deux exceptions :

- les grands organismes du pleiston sont parfois d'un bleu intense (Velelles – Physalies) ;

— les planctontes des grandes profondeurs sont souvent bruns ou rouges.

3.2. La taille

Elle est généralement réduite, à part quelques exceptions comme les Méduses acalèphes et des organismes coloniaux (Pyrosomes, Salpes) qui peuvent atteindre quelques décimètres à 1 mètre :

— la plupart des algues du phytoplancton mesurent entre 0,05 et 1 millimètre,

— les organismes du méso- et du macroplancton (essentiel de la biomasse zooplanctonique), mesurent entre 1 et 50 millimètres.

3.3. La flottabilité

Les organismes planctoniques sont évidemment adaptés à la vie en pleine eau dans laquelle ils doivent se maintenir aussi « économiquement » que possible puisque, on l'a vu, ils sont par définition incapables d'avoir une activité physique intense.

Dans l'idéal, leur vitesse de chute libre V devrait être nulle ; elle reste très faible, mais devra être compensée par une activité musculaire réduite.

D'après la loi de Stokes, cette vitesse, pour un organite sphérique inerte de rayon r s'exprime par la relation :

$$V = F/6 \pi \eta r$$

η : viscosité ; F : résultante du poids et de la force d'Archimède.

a) La diminution de F sera souvent liée à la *diminution de la densité de l'organisme* :

— *augmentation de la teneur en eau* avec développement de substances gélatineuses (*jelly-like organisms*). Les macroplanctontes, en particulier ont toujours une teneur en eau supérieure à 95 %. Même chez les Crustacés, relativement minéralisés, les formes planctoniques renferment 85 % d'eau contre 75 % pour les formes benthiques,

— *réduction des formations squelettiques* qui sont moins lourdes, mais moins résistantes, chez les formes pélagiques que chez les formes benthiques :

- frustule siliceuse plus mince chez les *Diatomées* pélagiques,
- chitine des *Crustacés* planctoniques fine et peu calcifiée,
- coquille des *Gastropodes* pélagiques fine, peu minéralisée (Ptéropodes) et pouvant même disparaître (Hétéropode du genre *Firola*),
- squelette axial des larves et poissons planctoniques décalcifié, tandis que la musculature s'affaiblit.

— *allègement au niveau cellulaire* par une vacuolisation élevée du cytoplasme (Noctiluque) et même par une modification de la balance ionique : diminution de la proportion des ions lourds (SO_4 , Mg) au profit d'ions plus léger (Cl, K), l'isotonie avec l'eau de mer étant respectée ;

— *allègement au niveau macroscopique* par la présence de flotteurs à lipides ou à gaz, ces derniers pouvant atteindre un degré d'évolution

élevé chez certains Siphonophores qui peuvent en modifier le volume « volontairement ».

b) La diminution de F pourra provenir d'une *diminution de la taille*. En effet F peut s'écrire : Kl^3 (l : dimension linéaire), d'où :

$$V = Kl^3/6 \pi \eta l \quad \text{ou} \quad V = Kl^2/6 \pi \eta$$

c) F , *toujours dirigée vers le bas*, augmente comme le carré de l ou comme le carré du rapport S/V . Or, la diminution de l est, on l'a vu, une tendance général des organismes planctoniques, mais avec des limites. Des modifications du rapport S/V seront très efficaces, car l'augmentation relative de la surface augmente le frottement donc freine la chute :

- Diatomées munies de longs filaments.
- Copépodes disposant leurs antennes en croix.
- Ptéropodes étalant des expansions aliformes.
- Formation de colonies importantes à formes portantes (Spirales de Salpes).

d) *L'augmentation de la viscosité du milieu* freine aussi la vitesse de chute ; or la température diminue, donc la viscosité augmente, avec la profondeur, le coefficient de viscosité passant de 10 milipoises à 20° à 18 milipoises à 0°.

A noter que la plupart de ces adaptations ne peuvent que freiner la chute libre, qui se poursuivra inéluctablement ou au mieux sera stoppée en équilibre. La plupart des organismes, pour pouvoir y échapper, devront compléter leurs adaptations par une dépense d'énergie motrice : flagelles, cils, nageoires, palettes, contractions d'ensemble, etc.

CHAPITRE IV

Le domaine pélagique Le phytoplancton

(en très grande partie d'après BOUGIS, 1974)

DÉFINITION : Le Phytoplancton est le plancton de nature végétale capable de synthétiser sa propre substance par photosynthèse à partir de l'eau, du CO², des nutriments minéraux et de l'énergie lumineuse. Le Phytoplancton est donc à l'origine de l'essentiel de la production en matière organique de l'écosystème marin avec le faible appoint des algues benthiques. Du fait que la lumière est vite arrêtée dans sa pénétration en profondeur, le Phytoplancton sera limité à *une couche* épaisse de 150 mètres maximum et de 50 mètres en moyenne sous toute la surface des mers libres.

1. Constitution du Phytoplancton

Dans sa presque totalité, il s'agit d'algues unicellulaires isolées ou réunies en chaînes de façon très lâche. Il s'en suit un rapport S/V nettement plus élevé que dans le cas d'organismes pluricellulaires, avec deux conséquences :

- meilleure flottabilité,
- augmentation de la surface d'absorption des matières nutritives.

Composition floristique (voir figures 6 à 8). Trois groupes d'algues jouent un rôle quantitativement essentiel : Diatomées, Péridiniens et Coccolithophoridés. Les autres groupes beaucoup moins abondants, peuvent être négligés au moins au point de vue quantitatif.

1.1. Les Diatomées ou Bacillariophycées (*figure 6*)

Cette classe joue le premier rôle dans la production végétale marine. Ce sont des algues unicellulaires munies d'une enveloppe siliceuse bivalve externe à structure très particulière, la *frustule*. La classe se subdivise en deux ordres : les *Centriques* à symétrie généralement radiale et les *Pennées* à symétrie bilatérale. On identifie actuellement entre 5 000 et 10 000 espèces réparties en 150 à 200 genres.

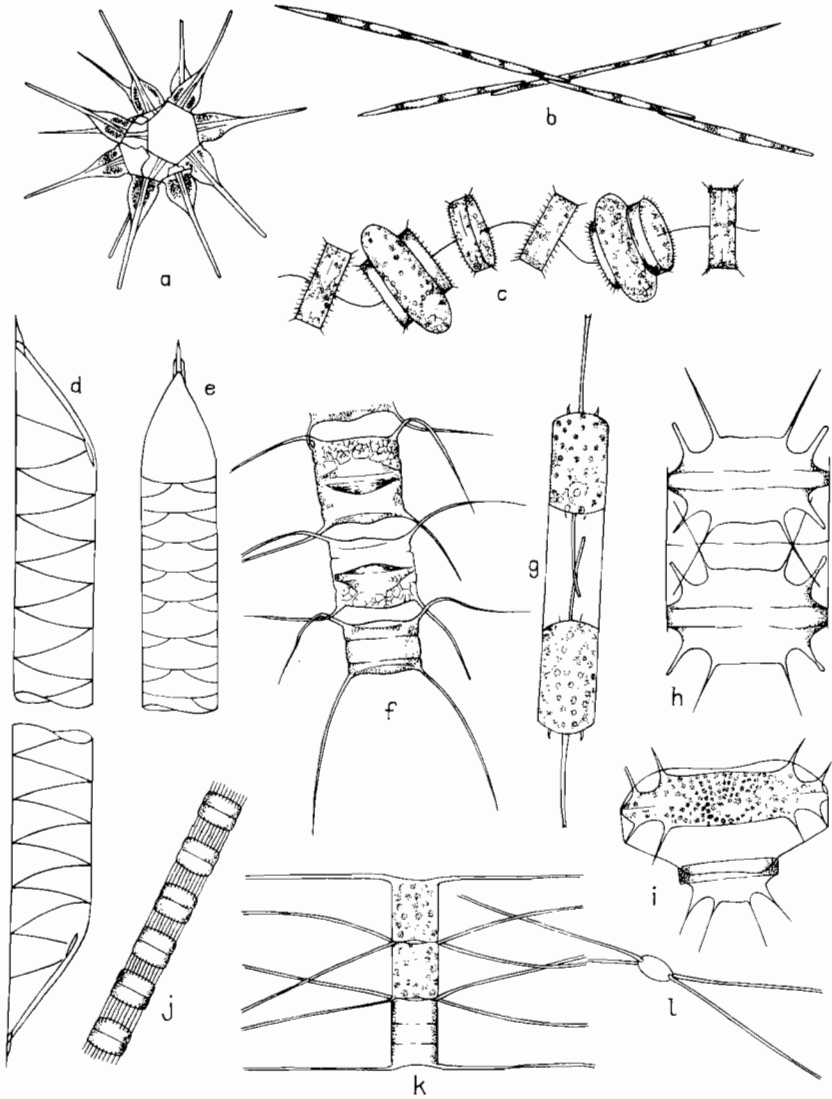


FIGURE 6 : Diatomées planctoniques

a : *Asterionella japonica*, cellules disposées en colonie hélicoïdale, montrant les chromatophores (longueur d'une cellule : 50-90 μ) – b : *Nitzschia seriata*, cellules en chaîne (longueur d'une cellule : 90-100 μ) – c : *Thalassiosira gravida*, chaîne de cellules avec deux auxospores (diamètre : 20-60 μ) – d : *Rhizosolenia styliformis*, vue latérale des deux extrémités (diamètre : 40-100 μ , longueur : jusqu'à 1,5 mm) – e : *Rhizosolenia styliformis*, vue dorsale d'une extrémité – f : *Chaetoceros diadema*, avec deux endospores (grand diamètre : 12-46 μ) – g : *Ditylum brightwellii*, cellule venant de se diviser, avec chromatophores (diamètre : 28-46 μ) – h : *Biddulphia mobiliensis*, cellules récemment divisées (grande longueur : 60-200 μ) – i : *Biddulphia mobiliensis*, auxospore venant de se former, avec chromatophores – j : *Skeletonema costatum*, cellules en chaîne (diamètre : 8-15 μ) – k : *Chaetoceros danicum*, cellules en chaîne, avec chromatophores (grand diamètre : 16-20 μ) – l : *Chaetoceros danicum*, cellule en vue valvaire.

Réf. : HENDEY, 1964 (1).

Les Diatomées se rencontrent partout mais ce sont plutôt des organismes d'eaux tempérées et froides et les océans Arctique et Antarctique en sont particulièrement riches. Leurs plastes, presque toujours pariétaux, jaune très pâle à brun, renferment des chlorophylles *a* et *c* masquées par une quantité importante de pigments caroténoïdes. Ils ne contiennent ni ne produisent jamais d'amidon.

Reproduction : Elle se fait par bipartition. Le plan de division est parallèle aux valves. Chaque cellule fille conserve une valve de la cellule mère et en sécrète une seconde emboîtée, donc plus petite que la première. La taille des cellules diminue ainsi légèrement lors de chaque division. Au-dessous d'une dimension-limite intervient un phénomène compensateur, l'*auxosporulation*, qui est une reproduction sexuelle donnant naissance à un *zygote*, cellule nue qui grossit considérablement ; appelée encore *cellule primaire*, elle s'entoure de valves dont les dimensions sont trois ou quatre fois celles des valves des cellules-mères.

Certaines espèces de Diatomées planctoniques semblent disparaître entre leurs périodes de développement intense. Elles subsistent à l'état de *spores durables* enkystées, plus denses que les cellules normales et qui se maintiennent dans les couches profondes. La germination de ces spores s'accompagne parfois d'un réajustement de la taille cellulaire.

Les Diatomées Centriques sont les plus abondantes du Phytoplancton et parmi elles le genre *Chaetoceros*, ubiquiste, est le plus fréquent et souvent dominant en nombre d'individus. Ce serait le genre numériquement le mieux représenté du monde vivant (Bactéries exclues).

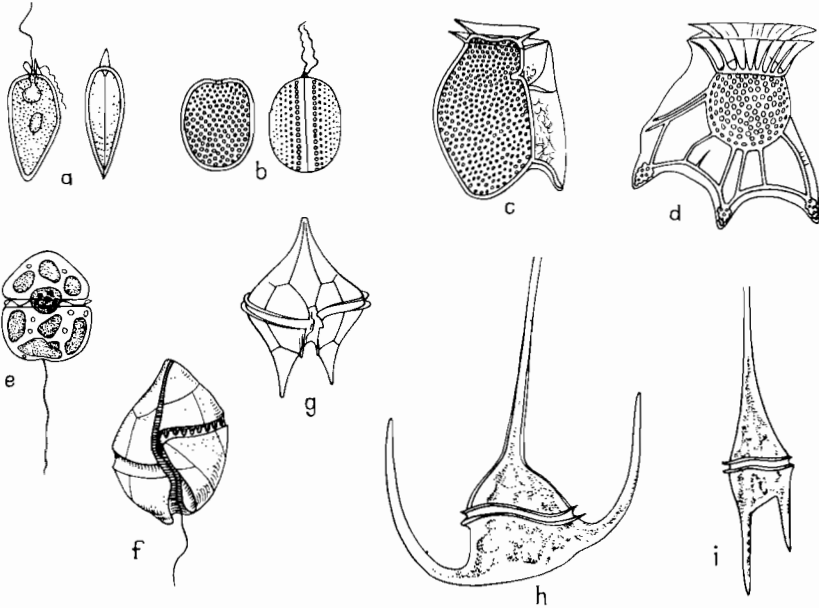
1.2. Les Dinophycées ou Péridiniens

Ils constituent aussi une classe isolée avec 130 genres et 1 300 (?) espèces (figure 7).

Ce sont des *Protistes Flagellés* typiquement munis de plastes, donc des végétaux qui se classent dans les *Pyrophytophytes* du fait de leurs caractères biochimiques (équipement pigmentaire, matières de réserve), morphologiques (corps physoïdes, trichocystes) et de leurs flagelles dissemblables. Mais certaines formes sont plus ou moins autotrophes et même aplastidiées ; si pour ces raisons, on les situe dans le règne animal, ce sont des *Flagellés* de la classe des *Dinoflagellés*.

Ce groupe, globalement euryhalin, se rencontre de l'eau douce à des milieux sursalés. En zone tropicale où ils sont très abondants et très variés, ils peuvent localement représenter 50 % de la biomasse phytoplanctonique. Dans certains milieux particuliers, ils arrivent à pulluler (jusqu'à plusieurs millions d'individus par litre d'eau), provoquant des « *marées rouges* » à peuplement pauci- ou même mono-spécifique. Certaines espèces sont toxiques.

Morphologie : Forme typique : unicellulaire, biflagellée. La cellule est nue ou enfermée entre 2 valves celluloseuses ou recouverte de plaques ornementées. Elle est munie de deux flagelles orthogonaux à insertion ventrale au fond de *puits flagellaires*. Dans ce (ou ces) puits débouche une vacuole non pulsatile, toujours ouverte vers l'extérieur, la *pusule*. Le noyau est caractéristique (dinocaryon) volumineux avec des chromosomes

FIGURE 7: *Peridiniens planctoniques*

a: *Prorocentrum micans*, face et profil (30-40 μ) – b: *Exuviella marina*, face et profil (20-30 μ) – c: *Dinophysis schroederi* (70 μ) – d: *Ornithocercus magnificus* (90 μ) – e: *Gymnodinium veneficum* (10 μ), vue dorsale avec le noyau granulaire au centre, six chromatophores et les deux flagelles – f: *Gonyaulax* (50 μ), vue ventrale avec les deux sillons et les deux flagelles – g: *Peridinium oblongum* (100 μ) – h: *Ceratium tripos* (300 μ) – i: *Ceratium furca* (150 μ).

Réf. : a & b gauche : LEBOUR, 1925 ; b droite : SCHUTT in MASSUTI & MARGALEF, 1950 ; c & d : MASSUTI & MARGALEF, 1950 ; e : BALLATINE, 1956 ; f & g : MARGALEF, 1967 ; h & i : HARDY, 1958. Repris de (1).

toujours visibles sous forme de granules plus ou moins alignés. La mitose est elle aussi caractéristique (dinomitose).

Reproduction par division cellulaire et libération de *dinospores* à morphologie péridinienne simplifiée.

Le genre le plus fréquent est le genre *Ceratium*.

1.3. Les Coccolithophoridés

Ce sont des Flagellés minuscules qui jouent dans la biologie des océans un rôle considérable dans le nanoplancton. Ils se distinguent par la possession d'une *coque externe* complexe formée d'éléments *calcaires*, les *Coccolithes*. (Figure 8, d à g)

Morphologie : Cellule peu ou pas déformable ovoïde, dont la membrane gélifiée, très épaisse, renferme les coccolithes. Deux flagelles égaux ou subégaux sortent au même pôle.

La reproduction a lieu :

– soit par simple *division longitudinale*, sans perte de flagelles ; la bipartition est totale y compris la membrane,

— soit par *schizogamie* ou *sporulation* en 2 ou 16 zoopores égales avec reconstitution des flagelles et sécrétion d'une nouvelle enveloppe, — soit par formation de *kystes* de différents types qui sont des formes de résistance.

Aucun phénomène de sexualité n'a été signalé. Ce sont des flagellés typiquement autotrophes, liés en principe aux couches suffisamment éclairées pour permettre la photosynthèse. Mais il en existe des populations abondantes à des profondeurs de 1 000 à 4 000 mètres, ce qui doit faire admettre une nutrition hétérotrophe à partir du matériel dissous. De nombreux Coccolithes profonds se trouvent en Saprophytes sur des carapaces de Crustacés en décomposition. Ils participent à la constitution des « *agrégats particuliers* » où les exploitent (voire 2^e partie).

Les Coccolithes peuvent être extrêmement abondants : quelques 100 000 cellules au l. est un chiffre courant ; quelques millions au l. n'est pas rare ; 30 millions au l. est le record observé au large du Sénégal.

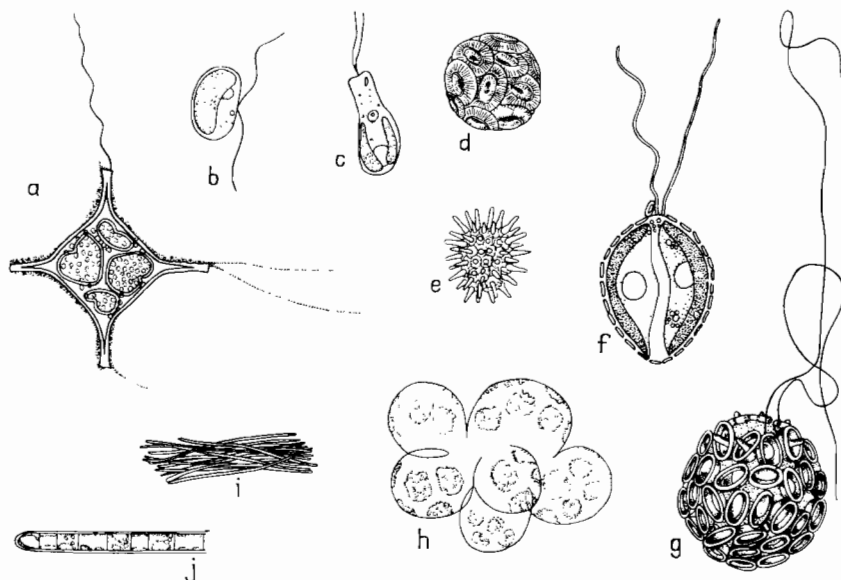


FIGURE 8 : *Phytoplanktontes divers*

a : Silicoflagellé *Dictyocha fibula* (50-70 μ) avec flagelle (en haut), pseudopodes (à droite), squelette siliceux et nombreux petits chromatophores — b : Cryptophycée *Hemiselmis rufescens* (4 μ) avec un gros chromatophore — c : Haptophycée *Isochrysis galbana* (6 μ) avec deux chromatophores — d : Coccolithophoride *Coccolithus pelagicus* (20 μ) — e : Coccolithophoride *Rhabdosphaera subopaca* (20 μ) — f : coupe optique du Coccolithophoride *Pontosphaera roscoffensis* (15 μ) avec coccolithes périphériques et deux grands chromatophores pariétaux — g : Coccolithophoride *Syracosphaera mediterranea* (20-30 μ) — h : Haptophycée coloniale *Phaeocystis* (0,5-1 mm) — i : Cyanophycée *Oscillatoria*, paquet de filaments (3-4 mm) — j : Cyanophycée *Oscillatoria*, détail d'un filament (50 μ).

Réf. : a : MARSHALL ; d : MURRAY & BLACKMAN ; e : BERNARD ; f : CHADEFAUD & FELDMANN ; g : LECAL-SCHLAUDER ; (tous in GRASSE, 1952) ; b & c : PARKE, 1949 ; h : GRAN in RAYMONT, 1963 ; i : MASSUTI & MARGALEF, 1950 ; j : DANGEARD in MASSUTI & MARGALEF, 1950 — Repris de (1).

En général, on considère les Coccolithes comme surtout liés aux eaux tempérées et chaudes, oligotrophes. Certaines espèces se rencontrent pourtant en eaux froides.

2. Approche quantitative de la répartition du Phytoplancton

2.1. Méthodes

Seul un inventaire exhaustif peut fournir des données élémentaires précisant, pour des volumes d'eau connus, l'identification de différentes espèces végétales, le nombre d'individus de chacune d'elles, et, ceci selon un réseau dense dans l'espace et dans le temps. Echantillonnage, identification et comptage, représentent un travail long et fastidieux, mais qui fournit des informations irremplaçables. Toutefois, si on considère le Phytoplancton, en tant que source de production primaire, une approche quantitative directe de la biomasse végétale est utilisée, qui se réfère au principe du dosage d'un constituant. Il s'agit généralement du dosage des pigments et plus particulièrement de la **chlorophylle a**, dans un extrait acétonique à partir d'un échantillon d'eau passé sur un filtre à pores de quelques microns. On obtient ainsi une estimation rapide d'un indice se rapportant à la presque totalité du Phytoplancton, sans correctif dimensionnel. Il n'échappe qu'une très faible partie du nanoplancton.

Une autre méthode utilise la fluorescence de la chlorophylle, ce qui permet de travailler *in situ*, sans extraction ni filtrage. On peut même mesurer en continu sur une coupe verticale.

Connaissant la quantité de chlorophylle **a**, on a cherché à en déduire la quantité de Carbone phytoplanctonique et la biomasse du Phytoplancton en place (*standing crop*). Mais l'*indice de corrélation I* est très variable, entre 10 et 100, soit un ordre de grandeur. Des variations sensibles interviennent en moins de 24 h dans une population homogène et monospécifique. On considère 35 comme une valeur moyenne dans un Phytoplancton sain en croissance. On atteint 50 dans un upwelling en période de croissance.

La teneur en chlorophylle **a** est toutefois un bon indice de la *productivité primaire potentielle*, et pour l'évaluation de la *production* on dispose d'autres méthodes (voir 2^e partie, chap. I et III où ces termes seront précisés).

2.2. Répartition verticale du phytoplancton

En général, l'observation des différentes couches d'eau montre de grandes variations dans la répartition verticale du Phytoplancton et évidemment sa raréfaction vers les couches profondes, raréfaction directement liée à la diminution de la lumière (*Figure 9*). Cette diminution est bien illustrée par le nombre de *Coccolithophoridés* trouvés en Méditerranée. (Coupe devant Syracuse, mai 1901).

Profondeur en mètres	0	20	50	77	155	230	431	631
Nombre de cell./l.	176	308	2 980	368	16	50	2	0

De façon tout à fait générale, ce n'est pas dans la couche superficielle que se situe le maximum de densité, mais un peu plus bas. Cette répartition peut être due à 2 causes :

— Aux fortes intensités d'éclairement, la photosynthèse diminue et peut être perturbée.

— Beaucoup d'organismes du Phytoplancton, et en particulier les Diatomées, sont peu mobiles. Elles auront tendance à s'enfoncer en chute très ralentie et les fortes densités se tiendront à la base des couches de forte production. *Les turbulences* entraînent des irrégularités dans ce schéma de base tendant à homogénéiser toute la couche superficielle perturbée.

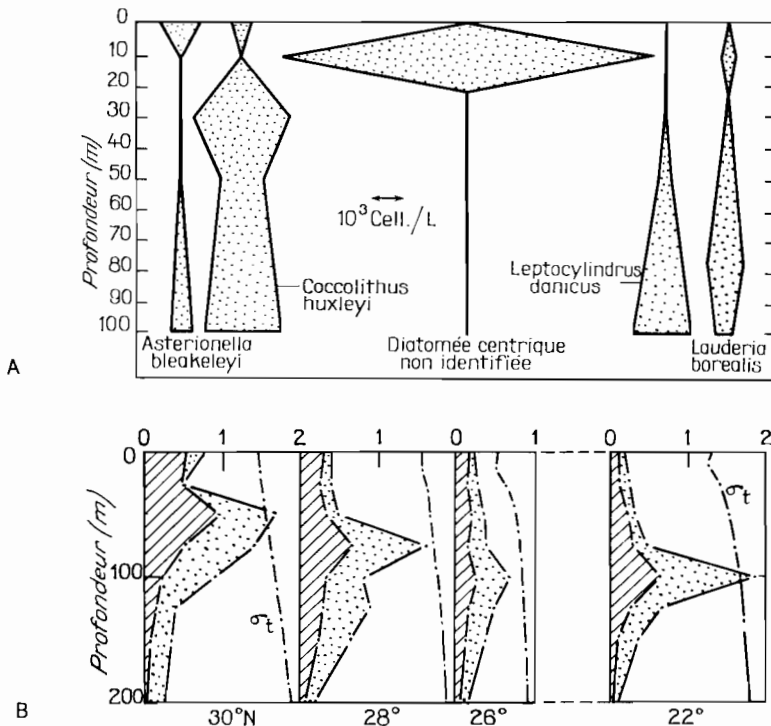


FIGURE 9 : Distribution verticale du Phytoplancton : exemples mettant en évidence la variabilité de cette distribution.

A : Distribution verticale des 5 espèces les plus abondantes du Phytoplancton à la station 136 du Crawford, le 27 mars 1957 (environ 100 milles au large de New-York) ; température, salinité, oxygène, phosphates, nitrites, nitrates dans les eaux de cette station étaient absolument homogènes.

D'après RYTHER & HULBURT, 1960, (1).

B : Distribution verticale de la chlorophylle a (en hachures), de la phéophytine (en pointillé) et de la densité (t), suivant une coupe Nord-Sud, sur le méridien 132° E, au sud du Japon, en mai-juin 1968.

D'après SAJIO, IJSUKA & ASAOKA, 1969, (1).

Le niveau du maximum d'abondance est variable suivant les régions, descendant jusqu'à 100 mètres (déroit de Floride très turbulent ou mer des Sargasses très calme et très claire). En fait de nombreux facteurs doivent intervenir, y compris les données floristiques, les différentes espèces ayant des optima photiques de développement différents.

Il faut remarquer de plus qu'une part importante (mais rarement prépondérante) du Phytoplancton, les Périдиниens, est capable d'une certaine mobilité et présente de véritables micro-migrations verticales bien observées chez *Gonyaulax polyedra*, dont le maximum d'abondance, en surface le jour, descend jusqu'à 10-15 mètres la nuit (La Jolla - Californie).

2.3. Fluctuations saisonnières

D'une façon générale, des observations régulières en un même lieu montrent des variations d'abondance de grande amplitude au cours de l'année et qui se répètent grossièrement suivant un même cycle d'une année à l'autre, ce qui était prévisible au moins en zones tempérées.

Un aspect simplifié de ces variations ressort de l'étude du cycle annuel d'abondance du genre *Chaetoceros* dans la baie de Port-Erin dans l'île de Man (figure 10) (pêches régulières, plusieurs fois par semaine).

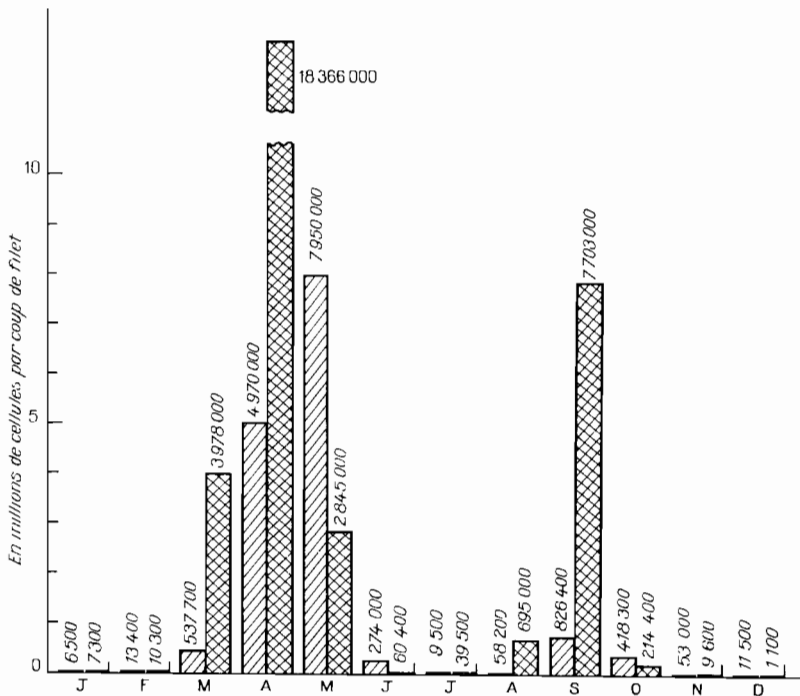


FIGURE 10: Nombre moyen de cellules de *Chaetoceros* par coup de filet

A gauche (hachuré), moyenne des années 1907-1920. A droite (quadrillé), année 1912. Baie de Port-Erin.

D'après JOHNSTONE, SCOTT & CHADWICK, 1924, (1).

De mars à mai, développement considérable, culminant en mai. En juillet et août la densité redevient très faible, mais en septembre-octobre se produit une nouvelle poussée suivie par 4 mois à un niveau très bas. A partir de ces moyennes sur 14 ans, on a un rapport entre les densités maximales et minimales de 1/1 000, mais si on prend les valeurs absolues, l'amplitude des variations est beaucoup plus forte : en 1912, année particulièrement contrastée, on a observé : un rapport de 1/18 000. Dans cette région, on observe l'existence de 2 poussées, une printanière et une automnale (2.4. ci-dessous).

Cet exemple peut être généralisé à la répartition saisonnière du Phytoplancton qui présente des cycles marqués par des différences considérables de densité au cours de l'année. Il peut exister 2 maxima égaux ou nettement différents ou un seul maximum : 1 pic annuel en Méditerranée, 2 pics en Manche ; cycles variables en zone intertropicale selon la distance à la côte (figures 11).

Ces cycles étant liés aux variations saisonnières importantes des facteurs physico-chimiques dans les eaux tempérées ou froides, on pouvait croire qu'ils s'estomperaient dans les régions tropicales. Mais on a mis aussi en évidence dans ces régions, l'existence de cycles liés, au moins dans les zones côtières, à des variations cycliques des conditions hydrologiques ou climatiques générales : upwelling, courants, mousson, etc. (figure 11c).

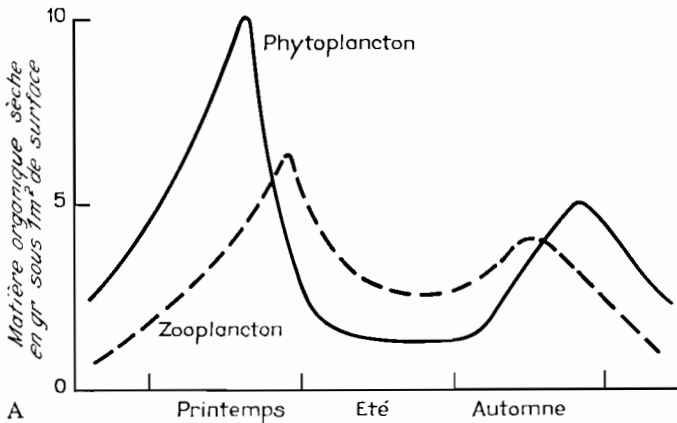


FIGURE 11 : Exemples de variations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique

A : Variation saisonnière de la biomasse du Phytoplancton, constituée surtout de Diatomées (et du zooplancton) au cours de l'année, dans la Manche, à 4 milles de la côte.

D'après HARVEY, 1955, (1).

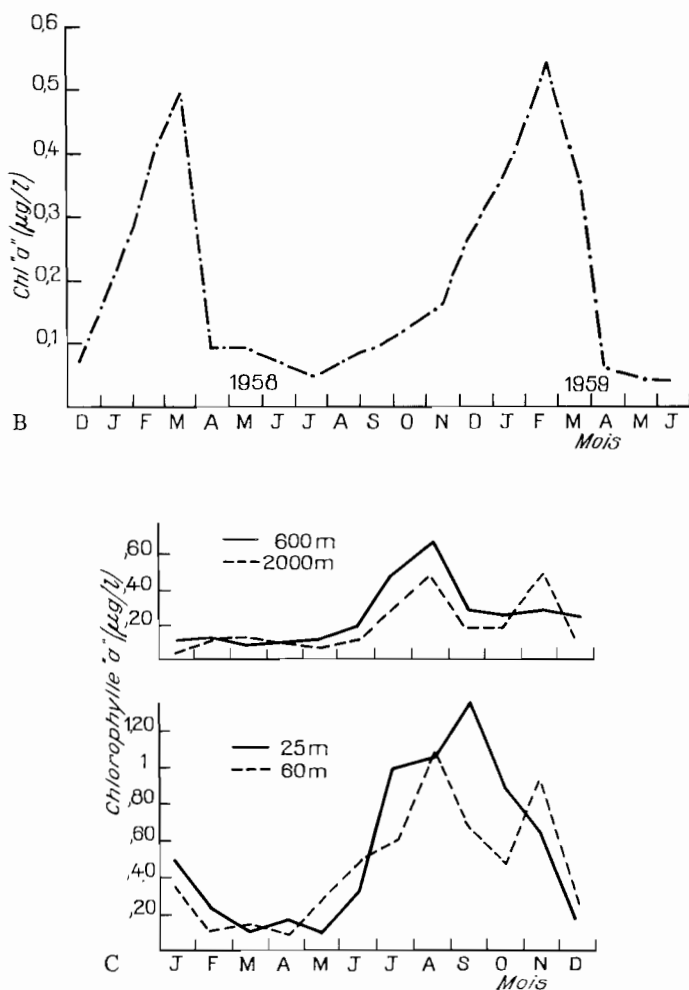


FIGURE 11 : Exemples de variations saisonnières de la biomasse phytoplanktonique

B : Variation du Phytoplancton exprimé en microgrammes de chlorophylle a par litre, à Castellon (Méditerranée, Espagne).

D'après HERRERA & MARGALEF, 1961, (1).

C : Variations saisonnières des teneurs en chlorophylle a dans les eaux de surface en 4 stations situées au large d'Abidjan, au-dessus des fonds de 25, 60, 600 et 2 000 m ; moyennes mensuelles établies de Juin 1964 à Juin 1967.

D'après REYSSAC, 1970, (1).

2.4. Successions de populations

Le dépouillement des relevés numériques spécifiques a montré que les cycles saisonniers individuels ne se recouvraient pas et des changements importants dans la composition spécifique relative des populations sont eux aussi cycliques. Le travail effectué devant Roscoff est très démonstratif. Il met en valeur des dominances successives (non la variation des biomasses) (figure 12). On notera aussi la variabilité d'une année à l'autre.

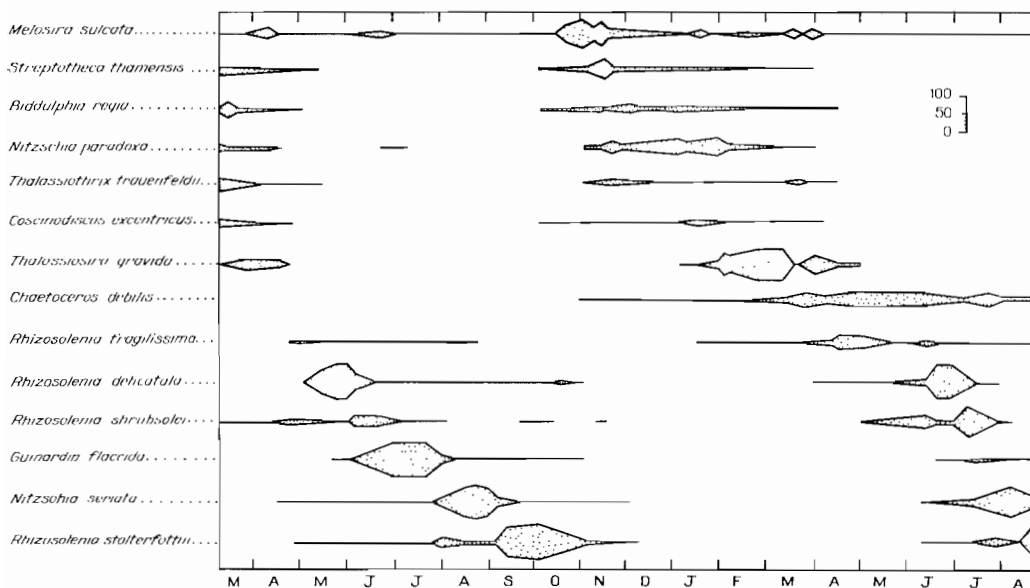


FIGURE 12 : Succession des principales espèces phytoplanctoniques prises au filet (en % du nombre total) au point « b » devant Roscoff, de mars 1962 à août 1963.

D'après GRALL & JACQUES, 1964, (1).

Plusieurs facteurs qui présentent une évolution temporelle interviennent dans ce phénomène : la température, la durée et l'intensité de l'éclairage, la teneur en sels nutritifs, l'enrichissement ou l'appauvrissement du milieu en **métabolites** d'origine biologique.

Margaleff a établi la succession suivante, très simple, qui paraît avoir une valeur très générale :

- 1) Les petites Diatomées à multiplication rapide (1 ou 3 par jour) prolifèrent.
- 2) Des Diatomées plus grosses mais à multiplication plus lente leurs succèdent.
- 3) La proportion des cellules mobiles (des Péridiniens) augmente pouvant aboutir à des peuplements monospécifiques.

Même lorsqu'une succession spécifique nette ne peut pas être mise en évidence, on relève une variation cyclique des indices de diversité.

2.5. Variations spatiales (à un moment donné)

3 échelles doivent être distinguées.

2.5.1. A l'échelle locale

a) Margaleff a suivi la distribution de la Diatomée *Skeletonema costatum* dans la baie de Vigo (*figure 13*). On voit que :

1) La densité est extrêmement variable à une échelle de temps et d'espace faible entre juillet et septembre ; sur 50 milles carrés, on peut passer de 0,5 à 205 cellules/ml., soit un facteur voisin de 400.

2) Deux stations très proches l'une de l'autre peuvent donner des résultats très différents. (Nous sommes ici dans une baie très fermée et peu brassée où des microbiotopes peuvent se stabiliser.)

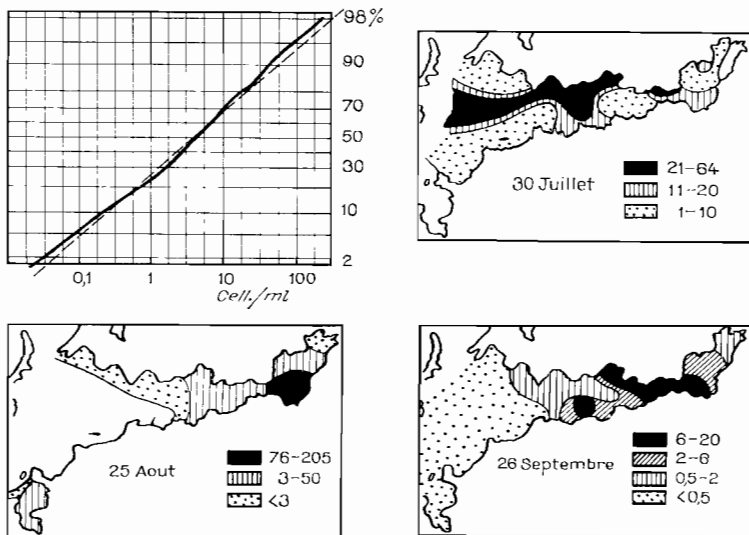


FIGURE 13 : Distribution de la diatomée *Skeletonema costatum* dans les eaux superficielles de la ria de Vigo, pour trois jours différents de l'année 1955 (27 stations : longueur de la ria : environ 20 milles)

Le nombre de cellules au millilitre, obtenu en filtrant 200 litres d'eau sur une soie à bluter à très petites mailles, est une estimation minimale (la perte éventuelle est supposée proportionnelle à la densité en cellules).

En haut, à gauche, distribution cumulative de l'ensemble des échantillons (abscisses logarithmiques, ordonnées en échelle de probabilité) : la courbe correspond à la distribution des échantillons (24 % de ceux-ci, par exemple, sont inférieurs ou égaux à 1 cell./ml; 70 % à 10 cell./ml) ; la ligne discontinue est une droite interpolée à l'œil ; la bonne coïncidence de ces deux lignes vérifie que la transformation logarithmique a normalisé les données.

D'après MARGALEF, 1963, (1).

b) Une coupe très fine a été effectuée au Canada (baie de Sainte-Marguerite). Distance entre prélèvement : 0,1 mille ; nombre de prélèvements : 80 ; mesure la chlorophylle a (*figure 14*). On observe :

– Une variation régulière à large échelle en chlorophylle. Il y a une tendance.

– Une corrélation statistiquement positive entre stations proches (< 0,2 mille), négative entre stations plus distances (0,3 - 0,6 mille), et de nouveau positive entre stations lointaines (\approx 0,7 mille) selon un certain module.

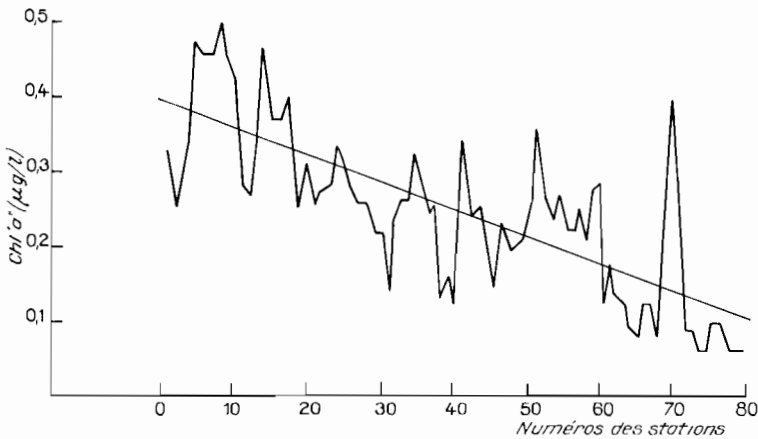


FIGURE 14 : Variation de la concentration de la chlorophylle a, à 10 m de profondeur, suivant une coupe de 8 milles marins de longueur dans l'axe de la baie de Sainte-Marguerite (Canada, N.E.), effectuée le 27 juin 1968.

La distance entre deux stations successives est de 0,1 mille marin. La droite représente la ligne de régression de la chlorophylle en fonction des numéros croissants des stations.

D'après PLATT, DICKIE & TRITES, 1970, (1).

Ces exemples illustrent un caractère très général de la distribution spatiale du Phytoplancton : répartition homogène en aires successivement riches et pauvres c'est-à-dire en taches (*patches*) dont la dimension serait (dans le cas de b) de l'ordre de 1/2 mille. Une compilation de diverses observations amène à la notion d'une répartition en taches qui, en général, sont de forme allongée elliptique ou rubanée (leur longueur représentant entre 3 et 100 fois leur largeur !) de quelques milles à plusieurs dizaines de milles.

Par ailleurs, on a montré que les pics de densité totale correspondent à des diminutions de la diversité spécifique. Dans le cas du Phytoplancton, une faible concurrence interspécifique entraînerait une production instantanée plus forte.

La conséquence immédiate est que toute étude quantitative approfondie d'une région devra, pour réaliser un échantillonnage correct, se préoccuper de déterminer le module de l'hétérogénéité.

2.5.2. A l'échelle de la région

Au niveau de la centaine de milles, on peut distinguer des régions caractérisées tant par la densité moyenne que par le taux de diversité et la densité spécifique (composition floristique). On pourra établir des cartes de distribution significatives.

Mais si ces caractéristiques régionales sont bien apparentes sur une série dense et rapide (sinon synchrone) d'observations, elles paraissent essentiellement labiles dans le temps et très mobiles dans l'espace et rarement reproduites identiques d'une année à l'autre (ce qui est une opposition fondamentale avec le milieu benthique).

2.5.3. Au niveau des grandes unités géographiques (ou hydrologiques)

Il doit exister un certain nombre de caractéristiques phytoplanctoniques constantes, mais, dans l'état actuel de nos connaissances assez difficiles à mettre en évidence :

a) **Aspect qualitatif** — A partir de l'identification d'**espèces caractéristiques**, on peut reconnaître 4 grands ensembles floristiques :

— **Un groupe antarctique** caractérisé par la Diatomée *Thalassiosira antarctica* à distribution circumpolaire. Température maximum de récolte : 3°,5. Elle est limitée au nord par la convergence Antarctique. Elle est accompagnée par d'autres Diatomées, quelques Dinoflagellés, mais pas de Coccolithes.

— **Un groupe arctique** caractérisée par la Diatomée *Thalassiosira hyalina* circumpolaire. Température maximum de récolte : 9°. D'une façon générale, le milieu Arctique du fait des incursions des eaux de la Dérive Nord Atlantique, est moins uniforme, donc moins bien caractérisée que le milieu Antarctique.

L'indice de diversité spécifique (nombre d'espèces) permet d'y distinguer des *eaux polaires* jusqu'à 84° nord (Diatomées 92 % des espèces; Péridiniens 7 %, Silicoflagellés 1 %) et des *eaux Subarctiques* plus au sud (Diatomées 50 % des espèces; Péridiniens 40 %). Mais en biomasse, les Diatomées sont toujours très largement dominantes.

— **Un groupe tropical** caractérisé par la Diatomée *Planktoniella sol* et des espèces accompagnatrices plus ou moins fidèles. Cette espèce est présente dans tous les grands systèmes des courants tropicaux jusqu'aux régions subtropicales ; elle suit les eaux du Gulf-Stream, entre autres, jusqu'à 60° Nord, donc pénètre même en mer de Norvège. Mais si elle y survit, elle devient stérile et cesse toute croissance en dessous de 15°. Elle est accompagnée par quelques autres Diatomées, de nombreux Péridiniens et des Coccolithes.

— **Un groupe des cosmopolites** avec la Diatomée *Thalassionema nitzschioides* eurytherme et euryhaline, que l'on rencontre et qui reste fertile, du golfe de Guinée à la mer de Barentz.

b) **Aspect quantitatif** — De très larges calculs de densité moyenne ont montré que : sous les tropiques le nombre de Phytoplanctontes par litre peut s'exprimer en milliers toute l'année; dans les eaux océaniques tempérées saisonnièrement par 10 000 ; dans les eaux côtières tempérées saisonnièrement pour 100 000.

On retrouvera toutes ces notions plus développées à propos des peuplements planctoniques globaux (*chapitre VI*).

CHAPITRE V

Le domaine pélagique Le zooplancton

1. Composition zoologique du zooplancton (dans l'ordre systématique)

Le **Zooplancton** ou plancton animal est constitué par l'ensemble des organismes hétérotrophes du plancton c'est-à-dire ceux qui, ne pouvant synthétiser la substance organique, l'obtiennent du milieu extérieur par absorption de matériels organiques vivants ou non (animaux, végétaux, détritiques, matériel particulaire, colloïdal ou dissous).

La plupart des groupes animaux marins sont représentés dans le Zooplancton, que ce soit au sein de l'holo- ou du méroplancton ; le méroplancton larvaire en particulier y joue un rôle considérable. La plupart des organismes du Zooplancton se situent entre le micro- et le macroplancton. On ne trouve dans le nanoplancton ($< 50\mu$), que quelques protozoaires très mal connus et le mégaloplancton est *numériquement* peu abondant.

On trouvera ci-dessous, sous forme de rappels zoologiques et biologiques extrêmement succincts une revue des divers groupes qui renferment des espèces zooplanctoniques. On traitera d'abord les groupes où se rencontrent des espèces holoplanctoniques ou planctoniques au moins au stade adulte et un dernier paragraphe envisagera le méroplancton larvaire. Pour des informations complémentaires ou plus détaillées, on pourra se reporter aux Traités ou Précis de Zoologie d'où a d'ailleurs été extraite la quasi-totalité de ce qui suit.

1.1. Les Protozoaires, animaux unicellulaires

a) Une mention particulière doit être faite concernant certains Flagellés qui appartiennent indubitablement à des groupes déjà évoqués à propos du Phytoplancton mais qui, soit en permanence, soit à l'occasion de circonstances particulières, sont dépourvus de pigment photosynthétique. Ayant alors un comportement trophique hétérotrophe, ils font (biologiquement) partie du Zooplancton. C'est le cas de certains Péridiniens

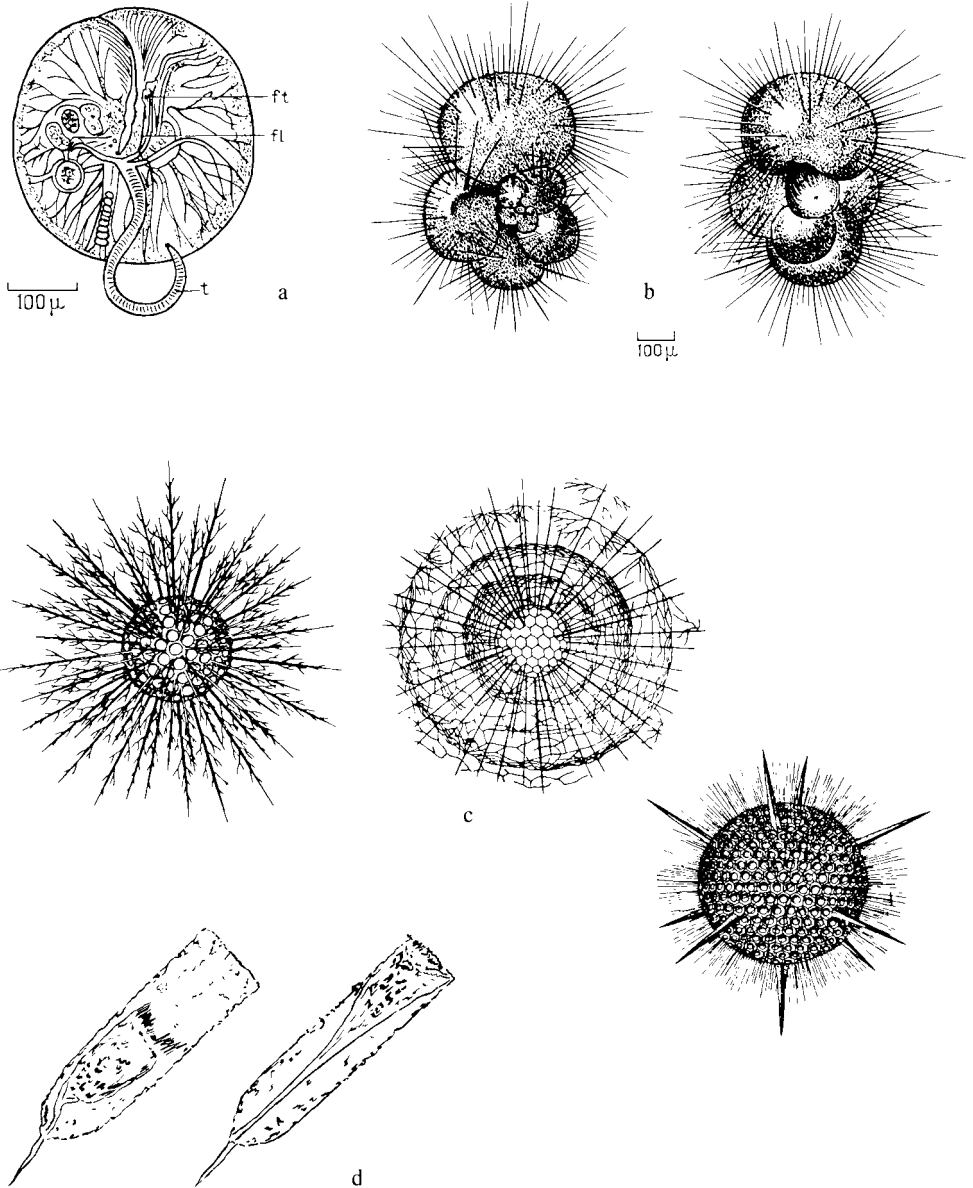


FIGURE 15 : Protistes du zooplancton

a : *Noctiluca miliaris*, Noctiluque, péridinien dépourvu de plante chlorophyllien, mais muni de deux flagelles (ft et fl) caractéristiques bien que très déformées, le flagelle transversal (ft) rigide en crête dentiforme. Une formation tentaculiforme (t) — b : *Globigerinella acquilateralis*, Foraminifère planctonique — c : 3 schémas de tests de Radiolaires avec une capsule sphérique perforée et des spicules rayonnants — d : *Tintinnopsis platensis*, Cilié Tintinnides, représenté rétracté et en extension dans sa thèque (longueur 1/10 mm environ).

Réf. : a : ROBIN in GRASSE, 1953, (1) ; b : BE, 1967, (1) ; c : (5) ; d : GOLD, 1970 (1).

« animalisés » (on ne dira pas ici = Dinophycées) comme la Noctiluque (fig. 15, a).

b) Le groupe des **Rhizopodes**, unicellulaires capables d'émettre des pseudopodes lobés utilisés pour la préhension des particules alimentaires, n'est représenté dans le Zooplancton que par les **Globigérines** (fig. 15, b) formes flottantes de **Foraminifères** qui peuvent être extrêmement abondantes en haute mer ; leurs tests calcaires accumulés sur certains fonds constituent l'essentiel des boues dites « à Globigérines ».

c) Les **Actinopodes** sont, eux, pratiquement tous pélagiques. De forme généralement globuleuse, ils possèdent souvent un squelette constitué par des spicules rayonnants chez les **Acanthaires** et par une coque munie ou non de fins spicules radiaires ou tangentiels chez les **Radiolaires** où il peut avoir une structure très complexe (fig. 15, c). Tous se nourrissent de petites proies vivantes qu'ils capturent en émettant des pseudopodes filiformes rayonnants ou en réseau. Certains Radiolaires s'agglutinent en « colonies » gélatineuses de plusieurs centimètres. Les Radiolaires peuvent, comme les Globigérines, être parfois assez abondants pour que leurs tests siliceux, accumulés sur le fond, constituent les boues « à Radiolaires ».

d) Les **Ciliés** sont des Protozoaires très évolués à structure complexe, prédateurs très actifs, dont le corps porte de nombreux cils vibratiles.

Parmi les Ciliés, les **Tintinnides** forment un groupe homogène strictement pélagique. Ils sont caractérisés, entre autres, par la possession d'une thèque légère ou **lorica**, en tube ou en cloche (fig. 15, d), membrane organique agglutinant des débris minuscules, à l'intérieur de laquelle l'animal peut se rétracter. Les Tintinnides peuvent être très abondants en haute mer tropicale ou subtropicale. Ce sont des prédateurs d'autres Protistes animaux ou végétaux.

Il existe aussi de nombreux très petits Ciliés planctoniques variés, mal connus qui peuvent, localement, être dominants dans le microzooplancton.

Les Protozoaires dans leur ensemble, numériquement très abondants, ne constituent, du fait de leur petite taille (microplancton), qu'une biomasse au total assez faible. Consommateurs de particules organiques vivantes ou mortes de très petites dimensions, et, dans le cas de petits Ciliés, de Bactéries, ils jouent toutefois un rôle trophique significatif dans le recyclage du matériel organique mort.

1.2. Les Cnidaires

Métazoaires diploblastiques à symétrie radiaire. Leur corps est creusé d'une seule grande cavité « gastrovasculaire » ouverte sur l'extérieur par un orifice unique central (« bouche »). Les deux couches cellulaires, feuillet ectodermique externe et paroi digestive interne, sont séparées par une substance gélatineuse, la **mésoglée**. L'ectoderme est muni de cellules urticantes inocultrices de substances venimeuses, caractéristiques du groupe, les **cnidoblastes**.

On rencontre des Cnidaires dans le plancton de toutes les mers et à toutes les profondeurs. Ils sont représentés par trois ensembles, deux types de **Méduses** : **Hydroméduses** et **Scyphoméduses** et par des organismes coloniaux, les **Siphonophores**. Tous sont des carnivores micro- ou

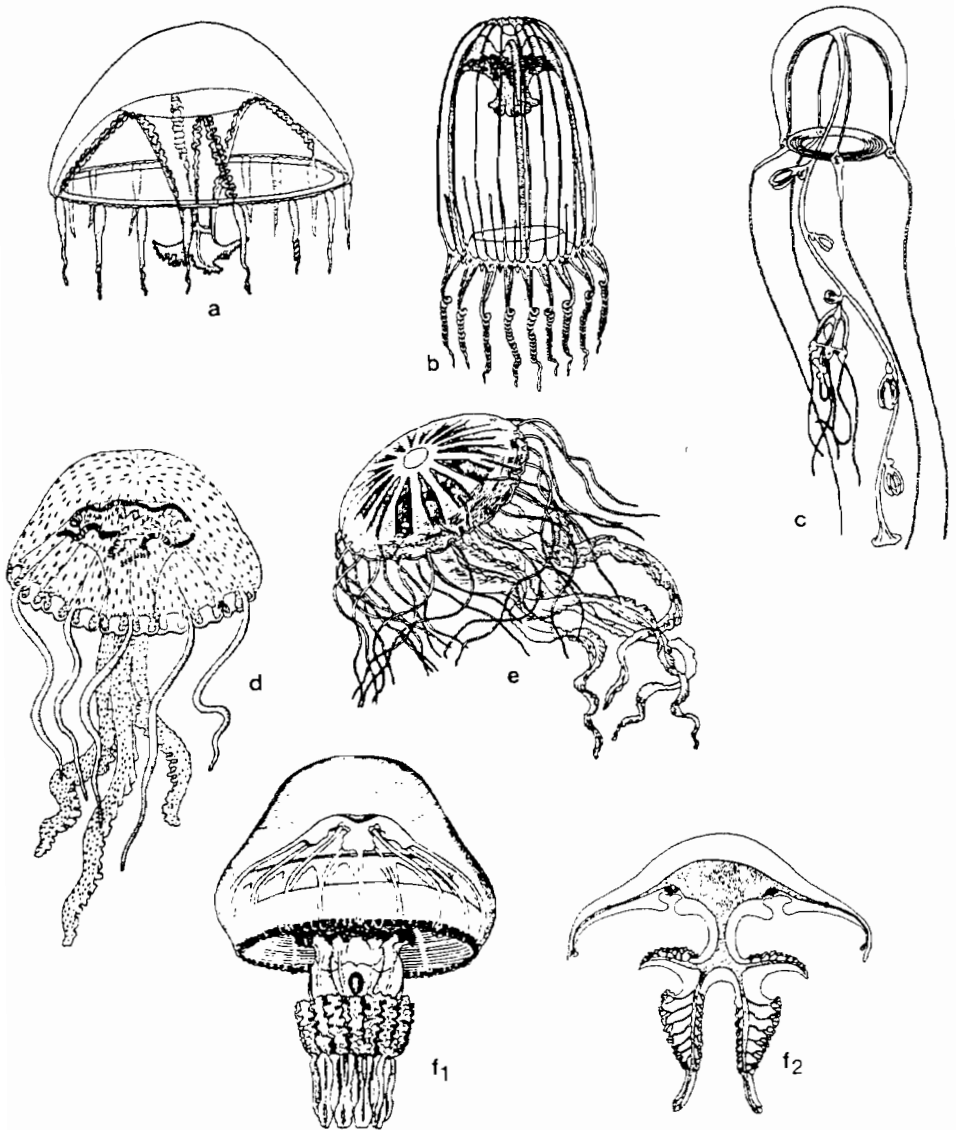


FIGURE 16: Méduses

Hydroméduses : a : *Tima luculluna*, les cordons génitaux radiaires sont mûrs, le vélum est étroit, le manubrium long – b : *Pandeia conica*, vélum plus large et manubrium court – c : *Sarsia gemmifera* montrant une multiplication par bourgeonnement sur le manubrium qui joue le rôle de stolon.

Scyphoméduses : d : *Pelagia noctiluca* – e : *Chrysaora hysocella* ; on remarque le bord ombrelle festonné et les longs bras buccaux souples – f1 : *Rhizostoma pulmo* en coupe schématique en f2 montrant la prolongation de la cavité gastrique à l'intérieur des bras buccaux où elle se termine par de nombreux pores.

Réf. : RUSSEL (5) ; b, d, e : MAYER (5) ; c : CHUN (5).

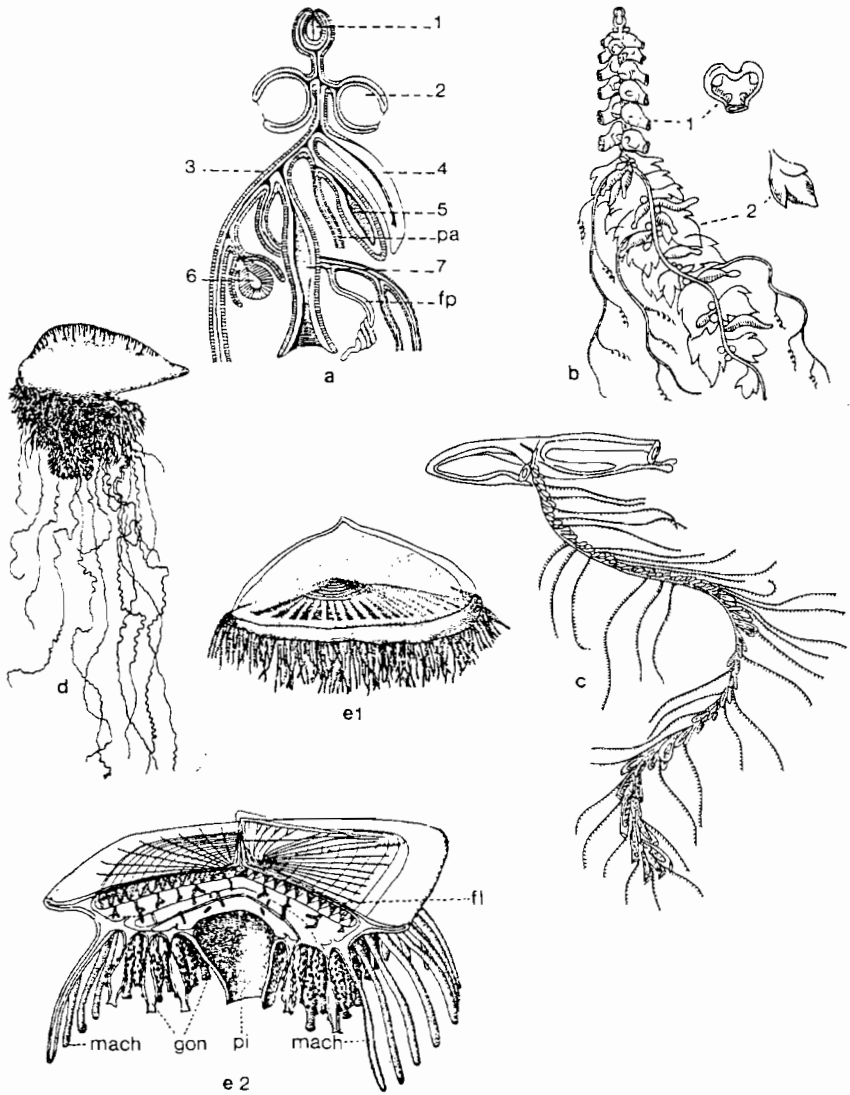
macrophages ; les proies sont immobilisées et paralysées par les tentacules et amenées à la bouche.

a) **Les Méduses**. Individus libres, isolés dont le corps ou **ombrelle** est en forme de calotte sphérique plus ou moins aplatie et parfois anguleuse. La face aborale, convexe, est orientée vers le haut ; au centre de la face inférieure concave pend le **manubrium** terminé par la bouche. Le bord ombrellaire porte des tentacules riches en cnidoblastes. De consistance ferme, à mésoglée épaisse, et particulièrement riche en eaux, les Méduses sont des « organismes gélatineux » typiques. Elles se déplacent par des contractions de l'ombrelle.

a1) **Les Hydroméduses** (*fig. 16 a, b et c*). Chez ces Méduses, l'espace sous-ombrellaire est fermé par un diaphragme plus ou moins large, le **vélum**, ouvert au centre en face du manubrium. Les Hydroméduses, toujours de petite taille (quelques mm. à quelques cm.) appartiennent au méso- et au macroplancton. Ce sont pour la plupart les phases libres, sexuées et disséminatrices, d'Hydrides dont l'autre phase est benthique, fixée et coloniale. Ces Hydrides étant surtout abondants sur les plateaux continentaux, les Hydroméduses seront en conséquence fréquentes dans le plancton (méroplancton) néritique. Toutefois quelques espèces, les **Trachylides**, n'ont pas de phase benthique. Ce sont des « Auto-méduses » holoplanctoniques qui vivent aussi en haute mer et dans les zones profondes.

a2) **Les Scyphoméduses** ou **Méduses acalèphes** (*fig. 16, d et e*). Ces Méduses sont dépourvues de vélum ; leur bouche est bordée d'appendices ou bras buccaux parfois très développés et la cavité gastrique est complexe ; le bord ombrellaire, plus ou moins festonné, porte des organes sensoriels. A côté de petites formes, certaines espèces atteignent une grande taille (jusqu'à 50 cm), aussi ce groupe constitue-t-il un élément important du macro et du mégalo-plancton. Leur régime est généralement macrophage, sauf les formes à petites bouches comme les **Rhizostomes** (*fig. 16, f*). Leur développement peut être indirect avec une phase benthique fixée toujours très discrète : il s'agit alors d'espèces à tendance néritique (leur longévité et leur activité les emmenant parfois loin au large). Certaines espèces holoplanctoniques à développement direct se rencontrent en haute mer.

b) **Les Siphonophores** (*fig. 17*). Ce sont des colonies flottantes dans lesquelles les différents individus composants sont interprétables à partir d'une forme Méduse fixée par son pôle aboral. Morphologiquement et physiologiquement très différents les uns des autres, ils assurent ensemble les différentes fonctions nécessaires à la vie de ce qui constitue un organisme autonome où apparaît une tendance à la symétrie bilatérale (*fig. 17 a, b et c*). Un **stolon**, cordon creux, parfois issu d'un premier individu transformé en flotteur, sert d'axe de croissance et assure la communication et les échanges entre tous les composants de la colonie. Les premiers individus évoluent en cloches natatoires dont les contractions assurent la mobilité de l'ensemble. Puis se succèdent le long du stolon des **cormidies** sous-unités toutes semblables groupant quelques individus adaptés aux diverses fonctions : *protecteurs* en forme de plaques ou de boucliers ; *excréteurs* dont la « bouche » devient un pore ; *reproducteurs* qui portent des gonades et rejettent les gamètes ; *nourriciers* avec une

FIGURE 17: *Siphonophores*

a: Structure d'un Siphonophore; 1: flotteur ou pneumatophore; 2: cloche natatoire; 3: stolon; 4: bouclier ou aspidozoïde; 5: individu excréteur ou cystozoïde avec un palpe à la base; 6: individus reproducteurs ou gonozoïdes; 7: individu nourricier ou gastrozoïde et son filament pêcheur; - b: Siphonophore physonectide (muni d'un flotteur): *Nanomia cara*; 1: cloche natatoire; 2: bouclier ou aspidozoïde - c: Siphonophore calycophore (sans flotteur) *Sulculeolaria biloba*; noter la dimension des cloches natatoires - d: la Physalie, *Physalia physalis* - e1 & e2: La Vellelle, *Veella veella*; 1: vue d'ensemble montrant la «voile» triangulaire et la disposition des Hydriaires; 2: Schéma de structure avec le grand gastrozoïde nourricier central (pi), la ceinture de gonozoïdes reproducteurs (gon) et l'anneau de boucliers protecteurs (mach), noter la structure alvéolaire du flotteur(fl).

Réf.: a: HERTWIG (2); b: HARDY, 1958 (1); c: DELAP *in* TOTTON, 1965 (1); d: AGASSIZ (5); e: STEUER (5).

vaste cavité gastrique et portant à leur base un long « filament pêcheur » riche en cnidoblastes, souple et mobile, servant à la capture des proies.

A partir de ce schéma-type, on rencontre de grandes variations dans la réalisation des colonies. Une forme particulièrement évoluée est la *Physalie* (fig. 17, d) constituée par un gros (jusqu'à 30 cm de long) flotteur émergé sous lequel sont fixés en verticilles plus ou moins concentriques, les différents éléments de la colonie. La *Physalie* fait partie du pleiston.

Les Siphonophores sont largement répandus dans toutes les mers et à toutes les profondeurs. Holoplanctoniques, ils participent au macro- et au mégaloplancton. Ce sont eux aussi des « organismes gélatineux ». Carnassiers, prédateurs actifs, ils jouent un rôle trophique significatif et leurs proies se situent dans une large gamme dimensionnelle.

c) **Les Véléelles** (fig. 17, e). Organismes du mégaloplancton et du pleiston, ils évoquent beaucoup les *Physalies*, les zoologistes les en séparent et les interprètent maintenant comme une colonie flottante d'Hydraires.

1.3. Les Ctenaires

Métazoaires diploblastiques à symétrie bilatérale (fig. 18, a). Le corps est creusé d'une cavité unique ouverte sur l'extérieur par un seul orifice (« bouche »), aplati en fente dont le grand axe définit le plan de symétrie de l'animal. La cavité, de forme complexe, présente un vaste espace stomacal comprimé dans le même plan que la bouche ; elle est prolongée par un ensemble de canaux en caecums qui jouent le rôle d'appareil vasculaire irriguant les régions différenciées (organes) de l'animal. Le tout est enrobé dans une mésoglée abondante.

Des rangées de **palettes natatoires** constituées de cils agglomérés sont disposés symétriquement et assurent par leurs battements, la motilité de l'animal.

Des **tentacules** (2 en général) très longs, rétractiles dans des gaines creusées dans la mésoglée, servent à la capture des proies. Ils portent des cellules adhésives ou **colloblastes** surtout abondantes sur des petites ramifications, les **tentilles**. Ces tentacules, fragiles, s'accroissent en permanence par leur base.

Un organe sensoriel d'équilibration, le **statocyste**, est situé à l'opposé de la bouche.

La majorité des Ctenaires sont pélagiques. On en trouve dans toutes les mers. C'est un groupe holoplanctonique du macro- ou du mégaloplancton. Comme les Méduses leur texture riche en eau les inclut dans les « organismes gélatineux ». Souvent transparents, ils sont difficiles à voir en pleine eau, mais un certain nombre, surtout en mers chaudes, sont bioluminescents. La plupart sont microphages à l'exception des *Beroë* (voir plus bas). Ils se nourrissent de petites proies animales capturées et amenées à la bouche par les tentacules. Parfois abondants localement, ce sont alors des prédateurs non négligeables.

La morphologie générale des Ctenaires est très variable :

- formes globuleuses comme les *Cydippes* de 1 à 3 cm de diamètre, avec de longs tentacules (fig. 18, b).

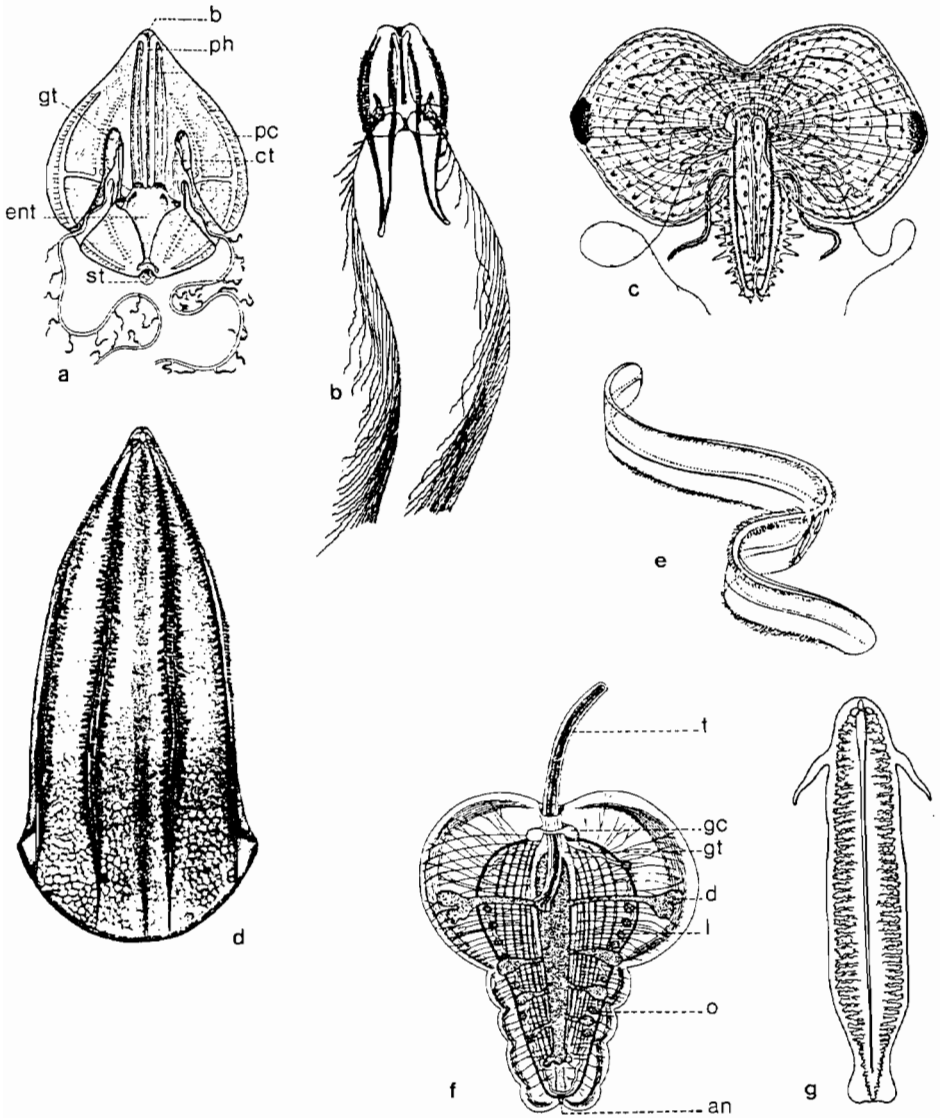


FIGURE 18 : Cténaires ; Némertes planctoniques

a : Coupe longitudinale d'un Cnétaire de type globuleux (diamètre, 2 cm) ; b : bouche ; ct : canal tentaculaire irrigant la gaine et le tentacule ; ent : cavité gastro-vasculaire ; gt : gaine tentaculaire ; ph : pharynx ; pc : palette ciliée ; st : statocyte – b : Cydippide, *Calianira bialata* – c : Lobifère, *Leucothea ochracea* (l. = 40 mm) – d : *Beroe forskali*, le bord inférieur en demicercle est le profil de la bouche, en haut le statocyste – e : Ceinture de Vénus, *Cestus veneris* – f : Némerte bathypélagique, *Pelagonemertes* femelle adulte. an : anus ; d : caecum intestinal. gc : ganglions cérébroïdes. gt : gaine de la trompe ; i : intestin. o : ovaire. t : trompe – g : *Mectonemertes mirabilis* montrant la large cavité intestinale lobée et la longue gaine de la trompe.

Réf. : a : DELAGE & HEROUARD (2) ; b & d : CHUN (5) ; c : MAYER, 1912 (4) ; e : (3) ; f : (2) ; g : COE (4).

- formes ovoïdes munies de grands lobes latéraux comprimés comme le genre *Leucothea* de 4 à 5 cm (fig. 18, c).
- formes rubanées au corps comprimé et allongé comme la Ceinture de Vénus qui peut dépasser 1 m de long (fig. 18, e).
- formes pyramidales chez les *Beroë* qui n'ont pas d'appareil tentaculaire. La bouche très large, dilatable, débouche dans une vaste cavité gastrique qui occupe la quasi-totalité du corps. Ce sont des macrophages capables d'ingérer de grosses proies (fig. 18, d).

1.4. Les Némertes

Groupe essentiellement benthique, avec quelques espèces seulement du plancton profond. Métazoaires acéломates à symétrie bilatérale, de forme allongée avec un tube digestif muni d'un anus. Longue **trompe** dévaginable, organe de capture de proies, située au-dessus de l'intestin. Le corps de Némertes pélagiques est relativement court et large, foliacé, déprimé dorso-ventralement (fig. 18, f et g), de consistance gélatineuse. Leur trompe est armée de stylets. Taille allant en général de quelques mm à 4-5 et jusqu'à 10 cm.

Peu musclées, ces *Pélagonémertes* flottent plus ou moins passivement ; carnivores, elles se nourrissent sur le méso- et la macroplancton en particulier sur les Crustacés. On les capture (rarement) dans la zone bathypélagique entre 500 et 3 000 m où elles jouent un rôle très secondaire.

1.5. Les Annélides polychètes

Métazoaires céломates à symétrie bilatérale, dont le corps est formé de segments successifs ou **métamères** fondamentalement identiques les uns aux autres. Une seule classe d'Annélides celle des *Polychètes* est (pauvrement) représentée à l'état adulte dans le plancton selon deux modalités :

– Des espèces holoplanctoniques appartiennent essentiellement à deux familles : les *Alciopidés* et surtout les *Tomopteridés* ; ces dernières bien adaptées à la vie pélagique ont un corps aplati et de longs parapodes transformés en palettes natatoires (fig. 19, a). On les rencontre surtout dans les mers chaudes. Ce sont des carnassiers prédateurs, mais, peu abondants, ils ne jouent qu'un rôle anecdotique.

– De nombreuses espèces benthiques présentent, au moment de la maturité sexuelle, des phénomènes de métamorphose plus ou moins intenses qui les rendent aptes à la vie pélagique ; c'est l'**épitoquie**. Les individus mûrs (ou parfois une portion seulement de l'individu qui alors se coupe), bourrés de produits génitaux, mènent une vie pélagique brève qui aboutit à la libération des ovules et des spermatozoïdes. Ces phénomènes se traduisent dans le plancton par une apparition brutale et transitoire d'une biomasse qui peut être localement élevée. (Cas bien connu du « Palolo » dans certaines régions du Pacifique). Il s'agit là d'un méroplancton très particulier non prédateur.

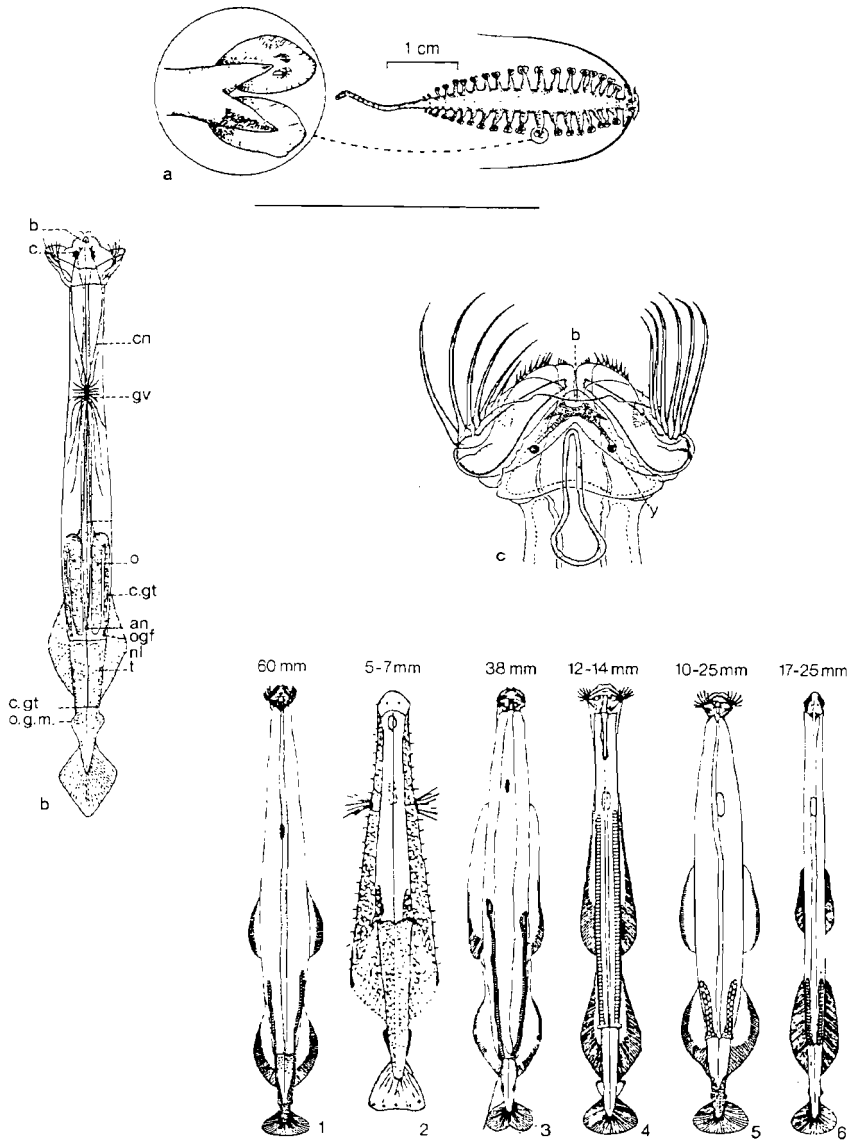


FIGURE 19: Annélides pélagiques — Chétognathes

a: L'Annélide Polychète *Tomopteris helgolandica* et détail d'un parapode bilobé — b: Le Chétognathe *Spadella* sp., organisation; an: anus; b: bouche; c: cerveau; c.gt: conduits génitaux; cn: collier nerveux; gv: ganglion nerveux central; o: ovaire; t: testicule; nl: nageoire latérale; ogf et ogm: orifices génitaux — c: id., détail de la tête montrant la bouche b, les soies en crochet et les yeux y — 1 à 6: quelques silhouettes de Chétognathes des eaux chaudes et tempérées, 1: *Sagitta hexaptera*, 2: *Pterosagitta draco*, 3: *Sagitta lyra*, 4: *S. bedoti*, 5: *S. enflata*, 6: *S. elegans*.

Réf. a: RRASER, 1962 (4); b: DELAGE & HEROUARD (2); c: de BEAUCHAMP (2); 1 à 6: YAMAJI, 1973 (4).

1.6. Les Chétognathes

Métazoaires cœlomates deutérostomiens à symétrie bilatérale dont le corps, non métamérisé, comprend trois parties, tête, tronc et queue, chacune ayant son propre cœlome.

C'est un petit groupe (30 espèces) très homogène (6 genres), zoologiquement isolé, sans affinités précises avec d'autres phylums. Pratiquement toutes les espèces sont holoplanctoniques et le groupe pris dans son ensemble est présent partout. Morphologiquement peu varié (*fig. 19, 1 à 6*), de taille comprise entre 1 et 8 cm, ils ont un corps allongé en fuseau muni de 2 nageoires latérales et d'une nageoire caudale triangulaire (*fig. 19, b*). La tête, courte, avec une bouche terminale, est munie à sa base de grands crochets mobiles qui peuvent s'écarter ou se rabattre en avant de la bouche pour saisir et immobiliser les proies. Elle porte aussi 2 taches oculaires (*fig. 19, c*). Le système nerveux est très évolué avec entre autres un gros ganglion céphalique complexe. La musculature est bien différenciée, aussi les Chétognathes sont-ils très mobiles, se déplaçant par petits « bonds » rapides ce qui leur donne une remarquable agilité pour capturer leurs proies. Tous les Chétognathes sont hermaphrodites ; en générale il y a accouplement et fécondation croisée ; l'autofécondation est rare.

Raymont (1983) note combien « *il est étonnant qu'un petit groupe isolé puisse prendre une telle importance dans le plancton ; non seulement les Chétognathes se trouvent dans tous les océans, (mais) ils sont généralement relativement abondants, souvent se rangeant en deuxième ou troisième en fréquence après les Copépodes ubiquistes. En biomasse, ils constituent une contribution significative au zooplancton total* ».

Les Chétognathes sont prédateurs sur le méso- et le petit macroplancton, s'attaquant en particulier aux petits Crustacés et aux alevins de poissons. Ils constituent des proies pour de nombreux organismes du macro-plancton et jouent ainsi un rôle de premier plan dans les transferts énergétiques des écosystèmes pélagiques.

1.7. Les Crustacés

Groupe d'Arthropodes extrêmement abondant et absolument ubiquiste dans le milieu marin. On en rencontre en grand nombre dans le plancton :

- soit comme espèces holoplanctoniques appartenant alors aux groupes suivants : Cladocères, Ostracodes, Copépodes, Amphipodes, Mysidacés, Euphasiacés, Décapodes ; parmi eux, seul les Euphasiacés constituent un groupe intégralement pélagique, les autres ayant aussi des représentants benthiques,

- soit sous forme de stades larvaires (méroplancton) d'espèces benthiques appartenant à peu près à tous les groupes.

Arthropodes : Métazoaires cœlomates protostomiens à symétrie bilatérale ; corps métamérisé à segmentation hétéronome, recouvert d'une cuticule chitineuse d'origine épidermique. Chaque segment porte fondamentalement une paire d'appendices articulés. Développement

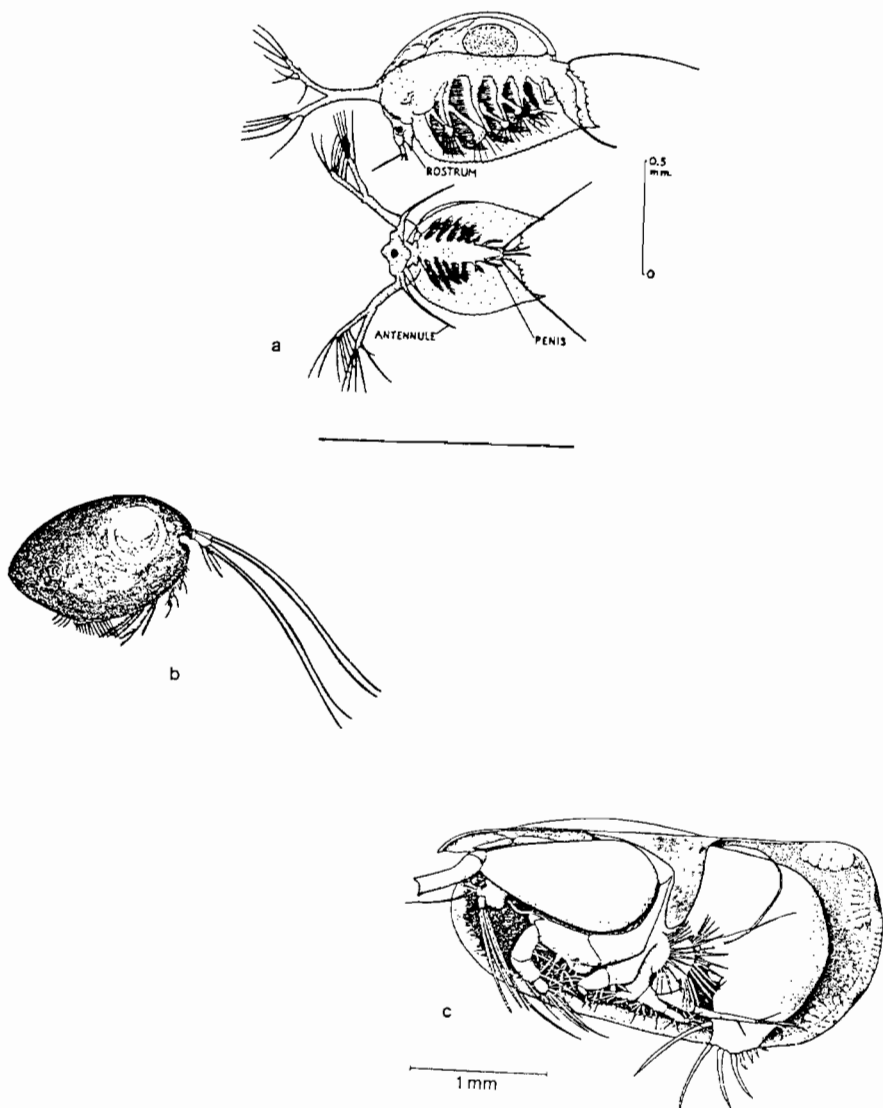


FIGURE 20 : Cladocères et Ostracodes planctoniques

a : Le Cladocère *Penilia avirostri* ; en haut, femelle mûre avec un œuf dans la chambre d'incubation dorsale, en bas, mâle en vue ventrale ; œil unique, grandes antennes natatoires et carapace enveloppante.

b : Un Ostracode en vue latérale ; grande carapace bivalve ne laissant dépasser que les extrémités natatoires des appendices et les longues antennes.

c : L'Ostracode *Conchoecia borealis* femelle avec la valve gauche enlevée ; noter l'aspect massif du corps.

Réf. : a : LOCHHEAD, 1954 (4) ; b : BARNES, 1974 (4) ; c : ISLES, 1961 (4).

comportant souvent des stades larvaires (métamorphoses). Croissance par mues successives. Absence de cils vibratiles.

Crustacés : Arthropodes munis de 2 paires d'antennes (métamères 2 et 3) et d'une paire de mandibules (métamère 4). Respiration souvent branchiale. Organes excréteurs segmentaires; orifices génitaux ne s'ouvrant pas sur le dernier segment. Forme larvaire fondamentale du type *Nauplius*.

Compte tenu de la variété de l'ensemble nous évoquerons successivement les différents groupes holoplanctoniques selon un classement simplifié qui ne concerne que les formes du plancton et qui vise simplement à une répartition pratique; la classification zoologique rationnelle qui prend aussi en compte les formes benthiques, plus satisfaisante, mais plus complexe, n'a pas sa place ici.

1.7.1. Les Cladocères

Les Cladocères sont les seuls dans le groupe très primitif des **Branchiopodes** à avoir quelques représentants dans le plancton marin.

Corps enfermé dans une large carapace, servant à la femelle de chambre d'incubation dorsale. La tête reste libre; elle porte une tache oculaire unique et deux grandes antennes biramées transformées en organe natatoire qui permet une nage saccadée rapide (fig. 20, a).

Deux aspects de la biologie des Cladocères sont intéressants :

- périodes de reproduction parthénogénétique intense pendant lesquelles ils peuvent très rapidement pulluler localement.
- production d'œufs de résistance benthiques qui assurent la survie de l'espèce lorsque les circonstances (en général thermiques) sont défavorables.

Il en résulte une biomasse extrêmement variable en fonction de la saison et qui pourrait, en toute rigueur, être incluse dans le méroplancton adulte. Élément essentiel du plancton d'eau douce avec les Daphnies (ou Pucés d'eau), les Cladocères occupent une place très restreinte en mer, avec 3 genres seulement mais très largement répandus bien que strictement limités à la province néritique. Ils peuvent toutefois, localement et saisonnièrement, atteindre de très fortes densités, dépassant les Copépodes. Situés en taille à la limite du micro- et du mésoplancton, ce sont des phytophages, consommateurs directs de phytoplancton.

1.7.2. Les Ostracodes

Petits Crustacés dont le corps, comprimé latéralement, est entièrement enveloppé par une carapace bivalve articulée dorsalement et fermée par un muscle adducteur, comparable à la coquille d'un Mollusque lamellibranche. La segmentation du corps est peu marquée. Les deux paires d'antennes, dont les secondes biramées ont un rôle natatoire, sont bien développées; elles émergent de la carapace par une échancrure. Les appendices thoraciques sont courts et en nombre plus ou moins réduits (fig. 20, b et c).

Les Ostracodes, en général de petite taille, entre 0,5 et 5 mm (avec quelques formes « géantes » comme *Gigantocypris* de plus de 2 cm !), sont

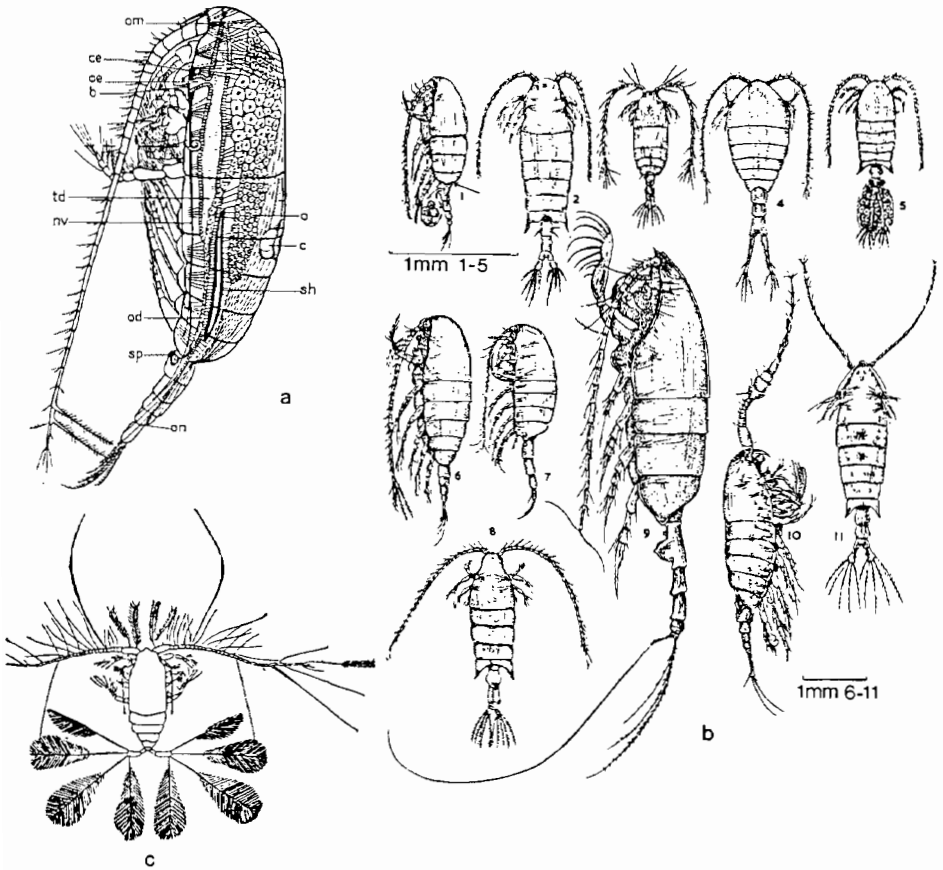


FIGURE 21 : Copépodes libres planctoniques

a : Copépode du type *Calanus* en vue latérale. an : anus ; b : bouche ; c : cœur ; ce : cerveau ; nv : nerf ventral ; o : ovaire ; od : oviducte ; oe : œsophage ; om : œil médian ; sh : sac à huile ; sp : sac spermatique ; td : tube digestif.

b1 à 11 : quelques Copépodes Calanoïdes : 1 : *Pseudo-calanus elongatus*, 2 : *Centropages typicus*, 3 : *Acartia longiremis*, 4 : *Temora longicornis*, 5 : *Eurytemora hirundoïdes*, 6 : *Calanus finmarchicus*, 7 : *Metridia lucens*, 8 : *Candacia armata*, 9 : *Pacrucaeta norvegica*, 10 : *Anomalocera patersoni* mâle, 11 : A.p. femelle.

c : *Calocalanus pavo* Copépode du plancton munis d'appendices « natatoires » hypertéliques.

Réf. : a : MARSHALL & ORR, 1955 (1) ; 1 à 11 : FRASER, 1962 (4) ; c : GIESBRECH (Beaumont et Cassier).

des microphages, mangeurs de microplancton et de particules. Ils sont en majorité benthiques, mais une famille, les **Conchæciidés**, constitue avec quelques autres espèces, en particulier des **Cyprididés**, un ensemble holoplanctonique non négligeable. En effet, si les formes épipelagiques sont en général peu abondantes, on rencontre plus profondément, à tous les niveaux jusqu'aux plus grandes profondeurs, et parfois en abondance, des espèces ayant une remarquable extension horizontale, ce qui fait de ce groupe un composant significatif du plancton profond.

1.7.3. Les Copépodes

Les Copépodes constituent un groupe ubiquiste de petits Crustacés libres ou parasites, très abondants dans tous les milieux aquatiques et en particulier dans le zooplancton marin où, globalement, ils représentent 2/3 au moins de la biomasse et sont à peu près partout et toujours (sauf dans les zones abyssales) dominants. Compte tenu seulement de l'étendue des volumes pélagiques, ils sont donc probablement parmi les Métazoaires les plus nombreux de la Biosphère.

Extrêmement polymorphes du fait de la variété de leurs modes de vie, ils sont difficiles à bien cerner dans leur ensemble par une définition morphologique simple et générale. Toutefois la plupart des espèces planctoniques se situent dans trois ordres : **Calanoïdes**, **Cyclopoïdes** et **Harpacticoïdes** comptant chacun plus d'un millier d'espèces identifiées. Comme, de plus, seuls les Calanoïdes sont à peu près tous holoplanctoniques marins alors que chez les deux autres ordres les espèces benthiques et (ou) dulçaquicoles dominant largement, on trouvera ci-dessous les caractères descriptifs du type *Calanus* (fig. 21) :

Le corps allongé est dépourvu de carapace enveloppante. Il est divisé en deux zones :

- une zone antérieure formée par la tête unie et fusionnée avec le premier segment thoracique et en continuité avec les cinq segments thoraciques suivants ; tous ces segments portent des appendices ;
- une zone postérieure ou abdomen avec fondamentalement 5 segments sans appendice, le dernier étant terminé par une **furca** caudale.

Les premières antennes sont très développées et ont un rôle natatoire essentiel ; tous les autres appendices céphaliques et thoraciques, plus courts, portent des articles pourvus de soies et, en plus de leurs rôles propres, participent ainsi plus ou moins à la natation, ce qui assure à l'animal une très grande mobilité. La tête porte en général un seul œil médian. Les orifices génitaux s'ouvrent ventralement sous le premier segment abdominal et l'anus dorsalement sur le dernier.

Chez les Cyclopoïdes et les Harpacticoïdes la limite entre les deux régions du corps se situe avant le dernier segment thoracique, celui-ci étant intégré dans la zone postérieure.

La taille des Copépodes pélagiques étant au plus de quelques mm, ils font partie du mésoplancton. Ils se nourrissent essentiellement de phytoplancton et un peu de microzooplancton et, grâce à leur mobilité, sont des « brouteurs » efficaces sur la « prairie » marine. Ils servent des proies (parfois préférentielles) à la plupart des organismes du macro- et du mégalo-plancton ainsi qu'à de nombreux poissons pélagiques. Du fait de leur abondance et de leur ubiquité, ils constituent un des maillons essentiels des chaînes trophiques marines.

Les Crustacés cités jusqu'ici étaient autrefois situés dans le grand ensemble hétérogène, aujourd'hui démembré, des **Entomostracés**, où le nombre de segments des différentes parties du corps est variable selon les groupes, la carapace, lorsqu'elle existe, se présente sous des modalités diverses, non homologues ; la larve *Nauplius* libre est presque toujours observable. Les groupes qui suivent sont réunis dans l'ensemble plus homogène des **Malacostracés** ; le nombre de segments du corps et leur

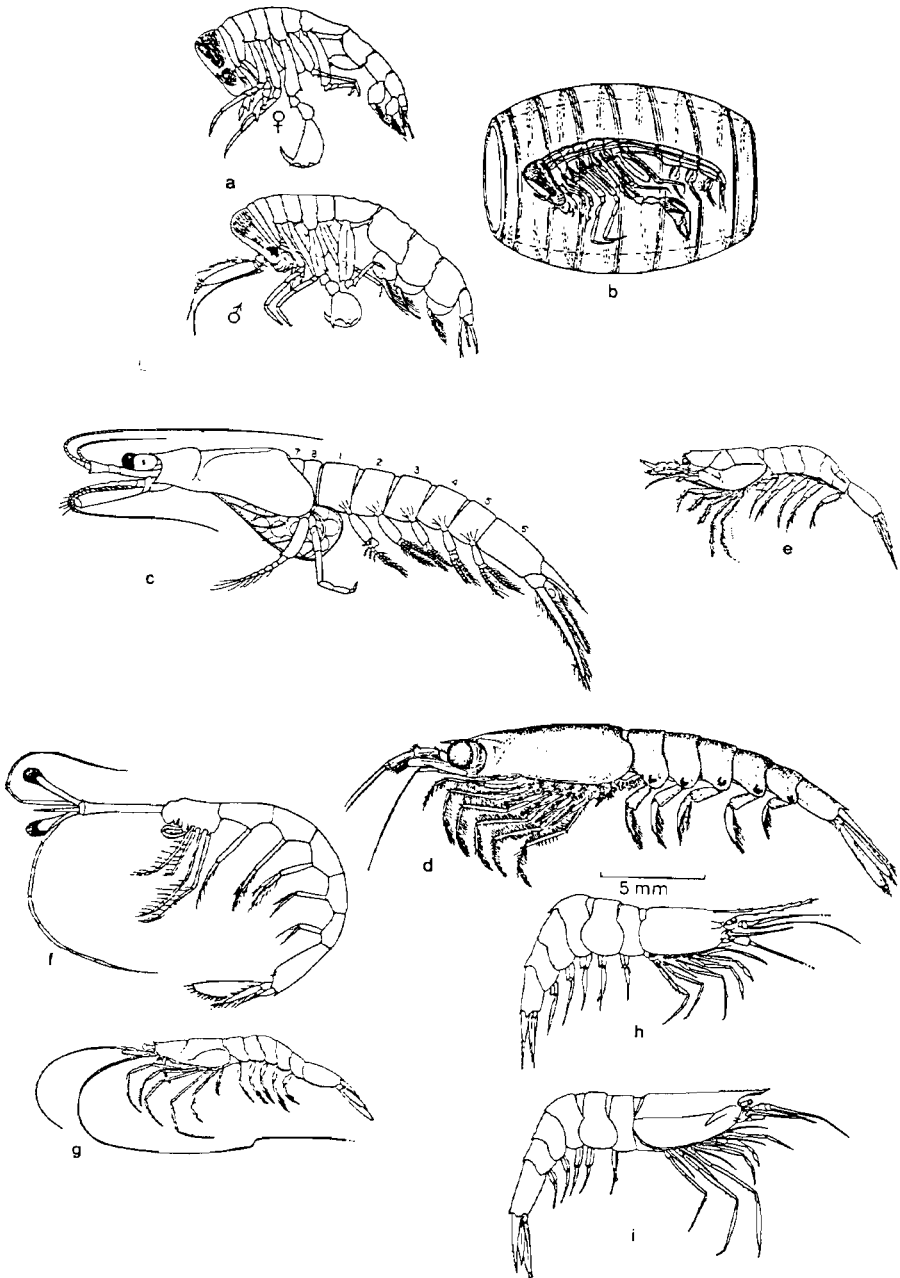


FIGURE 22 : Malacostracés planctoniques

a : Un Amphipode, *Phronima* sp., noter la dimension des péreiopodes préhenseurs –
 b : *Phronima sedentaria* à l'abri dans une tunique de Doliolle – c : Schéma d'un Mysidacé
 femelle ; 1 à 6 : segments abdominaux ; 7 et 8 : derniers segments thoraciques ; d : L'Euphausiacé
Thysanoessa inermis, femelle adulte ; branchies bien apparentes le long du bord inférieur de la
 carapace et petits organes lumineux sur les segments abdominaux – e, f, g : Crevette

répartition sont à peu près fixes et tous portent une paire d'appendices : tête avec 6 ou 7 segments, thorax ou **péréion** avec 8 segments portant des **péréiopodes**, abdomen ou **pléon** avec 6 ou 7 segments portant des **pléopodes** et un **telson**. Sauf chez les Amphipodes, les yeux pairs sont pédonculés et une carapace plus ou moins étendue, annexe du péréion, recouvre la tête et le thorax en les enveloppant plus ou moins. La forme larvaire *Nauplius* est rarement observable, les larves étant émises à des stades plus avancés.

1.7.4. Les Amphipodes

La majorité des Amphipodes sont benthiques ou (et) dulçaquicoles (Gammares, Talitres, etc.). Seul le petit sous-ordre des **Hypériens** est exclusivement planctonique.

Corps de forme générale assez massive, comprimé latéralement et toujours plus ou moins arqué à profil dorsal convexe. La tête et les premiers segments thoraciques forment un ensemble compact portant des yeux latéraux non pédonculés qui peuvent être de grandes dimensions. Les antennes sont souvent rabattues ventralement. Certains péréiopodes sont préhenseurs, terminés par des griffes ou des pinces (fig. 22, a).

Les Hypériens paraissent étroitement liés aux « organismes gélatineux » du macro- et du mégaloplancton : Méduses, Siphonophores, Tuniciers pélagiques. De nombreuses espèces s'abritent sous les ombrelles de Méduses qu'elles rongent progressivement ; d'autres vivent dans les cloches natatoires de Siphonophores ; le cas extrême est celui des *Phronima* (fig. 22, b) qui se nourrissent de la chair des Salpes puis s'installent à l'abri dans la tunique cellulosique vide.

La taille des Hypériens (quelques cm) les situe dans le petit microplancton. Ils ne représentent qu'une faible composante du zooplancton total, mais, présents surtout à partir de la zone bathypélagique et jusqu'aux plus grandes profondeurs, leur biomasse peut devenir significative dans un zooplancton très dilué (maximum relatif vers 4 000-5 000 m). De plus, un aspect de leur régime alimentaire, « médusophage » (au sens large), leur donne une place à part dans les réseaux trophiques.

La famille des **Gammaridés**, essentiellement benthique, renferme quelques espèces pélagiques presque toutes des zones profondes et liées aux couches relativement proches du fond, en particulier dans les grandes fosses où elles peuvent constituer une part significative d'un plancton hadopélagique très dispersé.

▲
Pénéidiennes pélagiques ; (e) *Gennadas elegans*, 45 mm ; (f) *Lucifer acaestus*, 28 mm ; (g) *Segestes arcticus*, 65 mm — h, i : Crevettes Caridiennes pélagiques ; (h) *Acanthephyra prupurea*, 147 mm ; (i) *Meningodora vesca*, 140 mm.

Réf. : a : BOWMAN & GRUNER, 1973 (4) ; b : BARNES, 1974 (4) ; c : TATTESALL & T., 1951 (4) ; d : EINARSSON, 1945 (1) ; e, f & g : LAGARDERE, 1958, ROSE, 1957 (4) ; h & i : RICE, 1967 (4).

1.7.5. Les Mysidacés

Groupe à dominance benthique avec un certain nombre d'espèces pélagiques holoplanctoniques et d'autres à comportement « semi-pélagique ».

Les Mysidacés ont un aspect général de petite Crevette (*fig. 22, c*) ; leur carapace fine et souple est soudée à la tête et à la partie antérieure seulement du thorax dont les segments postérieurs sont libres ce qui donne au corps une grande souplesse. Les yeux sont pédonculés. Les pléopodes postérieurs très développés, et qui portent parfois des **statocystes**, forment avec le telson une large palette natatoire qui assure à l'animal une nage rapide. Chez les femelles une large poche incubatrice sous-thoracique, le **marsupium** est formée à partir des péréiopodes.

Les Mysidacés pélagiques, avec des tailles allant de 5 à 25 mm (parfois plus) appartiennent au macroplancton et cela selon deux modalités :

- Holoplanctoniques océaniques, plutôt localisés dans les zones profondes, à partir du bathypélagique.
- Planctoniques temporaires : de nombreuses espèces, benthiques le jour, ont un comportement pélagique la nuit. Il s'agit là d'un méroplancton (individus de tous âges) bien particulier, lié évidemment aux provinces côtières et néritiques.

La plupart des Mysidacés sont omnivores, se nourrissant de détritiques et de particules vivantes ou mortes, animales et surtout végétales, d'assez grande dimension, ce qui les amène à jouer localement un rôle trophique notable entre autres dans les zones d'estuaire riches en tels débris surtout végétaux, et où ils abondent. Les espèces holoplanctoniques ont tendance à former des petits bancs denses exploités par les Poissons océaniques. Au total, si leur biomasse reste faible, leur rôle trophique peut être localement significatif.

1.7.6. Les Euphausiacés

Les Euphausiacés constituent une composante importante du zooplancton, surtout dans les mers froides où certaines espèces peuvent se présenter en populations innombrables sur de grandes surfaces avec un comportement grégaire intense constituant le « **Krill** ».

Comme les Mysidacés, les Euphausiacés ont un aspect général de Crevette (*fig. 22, d*). Avec des tailles adultes allant de 0,6 à 10 cm, ils sont en majorité inclus dans le macroplancton. Leur carapace, soudée dorsalement à tous les segments thoraciques, couvre l'ensemble du céphalothorax ; relativement courte latéralement, elle laisse à découvert et bien visibles, les branchies qui se présentent comme des appendices de la base des péréiopodes. Les péréiopodes et surtout les pléopodes sont fortement frangés de soies et le telson porte de larges uropodes qui constituent une forte nageoire caudale, ce qui fait des Euphausiacés de bons nageurs. La tête porte des yeux courtement pédonculés et des organes luminescents sont situés sur la base de certaines pattes. Il n'y a pas de protection des œufs qui sont directement émis dans le milieu et donnent naissance à une larve de type *Nauplius* (ce qui est exceptionnel chez les Malacostracés).

Les Euphausiacés, petit groupe zoologique (80 espèces) très homogène, strictement et intégralement holoplanctonique, font partie du plancton océanique des couches épi- à bathypélagique, essentiellement dans les 500 premiers mètres (les espèces néritiques ou abyssales sont très peu nombreuses). On les rencontre dispersés en haute mer ou en bancs dont le volume peut atteindre plusieurs centaines de milliers de mètres cube ; ils peuvent effectuer des migrations verticales journalières d'assez grande amplitude (100 m) et sont soumis à des déplacements horizontaux plus ou moins passifs.

Le régime alimentaire des Euphausiacés est varié dans son ensemble. Certains sont de filtreurs, en particulier principaux utilisateurs du phytoplancton océanique des mers australes, d'autres sont prédateurs actifs du plancton animal. Ils constituent eux-mêmes un élément significatif du macro-plancton océanique et jouent dans les chaînes trophiques un rôle notable, qui devient prépondérant dans les mers froides. Utilisateurs du micro- et du mésoplancton, ce sont en particulier des proies appréciées et recherchées par tous les grands prédateurs des mers australes, Céphalopodes, Poissons, Cétacés (et... Oiseaux), ainsi que par les grands Thonidés océaniques intertropicaux. Enfin, l'utilisation du Krill par l'homme est maintenant une réalité (*Voir 2^e partie*).

1.7.7. Les Décapodes

Groupe de Crustacés prépondérant et ubiquiste dans le domaine benthique, les Décapodes comptent relativement peu d'espèces holoplanctoniques (200 environ) ; toutes sont des **Macroures natantia**, c'est-à-dire des **Crevettes**, dont la morphologie est bien connue (*fig. 22, e à i*). Quelques espèces appartiennent à des familles par ailleurs majoritairement benthiques et il n'y a que deux familles exclusivement holoplanctoniques : les **Oplophoridés** (Caridiennes) et surtout les **Sergestidés** (Pénéidiennes).

Chez toutes les Crevettes pélagiques, la carapace est peu calcifiée. Leurs pattes sont conformées en appendices natatoires efficaces qui leur assurent une certaine autonomie de déplacement permettant à la plupart d'effectuer des migrations verticales de plusieurs centaines de mètres (formes océaniques) ou de se regrouper activement (formes néritiques). Leur taille adulte va de 1 à 10 et jusqu'à 18 cm. Toutes sont détritivores ou prédatrices. De tels animaux se situent à la limite plancton-necton.

Certaines Sergestidés, (en particulier les genres *Sergestes* et *Acetes*), sont des formes côtières intertropicales à comportement très grégaire qui, localement, peuvent représenter des biomasses suffisantes pour être exploitées par l'homme ; mais, en général, les Décapodes du plancton, espèces océaniques méso- ou bathypélagiques, jouent un rôle très effacé.

1.8. Les Mollusques

Cet embranchement renferme essentiellement des espèces benthiques ou nectoniques. Seuls trois petits groupes de Gastropodes très spécialisés sont intégralement holoplanctoniques : Hétéropodes, Thécosomes et

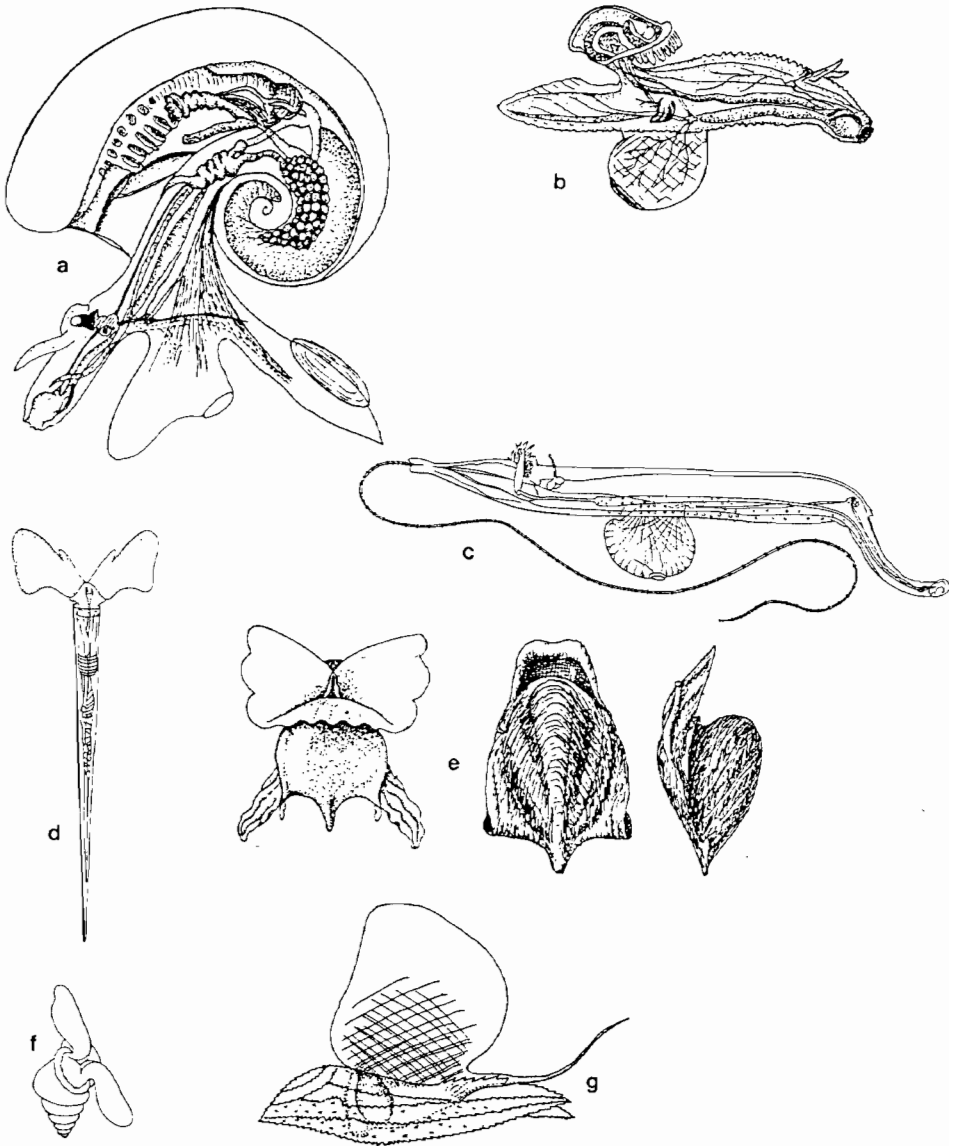


FIGURE 23 : Mollusques Hétéropodes et Thécosomes

a : *Atlanta peroni* — b : *Carinaria mediterranea* — c : *Pterotrachea coronata*. Trois schémas d'Hétéropodes (à diverses échelles) montrant l'évolution des organes spécialisés et la réduction de la coquille — d : *Creseis* sp., Cavoliniidé à coquille conique longue — e : *Cavolinia tridentata*, Cavoliniidé à coquille courte et large, à gauche l'animal dans sa coquille, à droite la coquille vide — f : *Limacina* sp., à coquille spiralée — g : *Pseudothecosoma*, *Cymbula peroni* vu de profil, animal dans sa pseudoconque. (de d à g, les parapodies sont bien apparentes).

Réf: a, b, e & g: (5); c: FRANC (6); d: MEISENHEIMER (6); f: (5).

Gymnosomes, les deux derniers étant autrefois réunis sous le nom de Ptéropodes.

Mollusques Gastropodes : Métazoaires coelomates protostomiens, à corps mou, non segmenté, à symétrie fondamentalement bilatérale mais secondairement asymétriques par torsion et enroulement. « Pied » élargi. Tête portant des yeux et des tentacules. Masse viscérale enveloppée dans un « manteau ». Coquille protectrice externe, conique ou spiralée.

1.8.1. Les Hétéropodes

Petit groupe d'une vingtaine d'espèces appartenant au plancton épipélagique océanique des mers tièdes et chaudes. Leur morphologie dénote une adaptation plus ou moins poussée à la vie pélagique à partir du type Gastropode Prosobranché par : — la transformation du pied en une « **quille** » comprimée natatoire ; — la réduction jusqu'à l'absence de la coquille toujours très mince ; — l'allongement de la bouche en un « **muffle** » proéminent muni d'un pharynx musculueux plus ou moins dilatable ; — le perfectionnement des organes sensoriels : yeux, tentacules, otocystes... Ces évolutions apparaissant de plus en plus accentuées dans les genres successifs : *Atlanta*, *Carinaria*, *Pterotrachea* (= *Firola*) (fig. 23, a, b, c).

Tous appartiennent au macro- ou au mégaloplancton ; ce sont des carnassiers, prédateurs actifs qui recherchent, choisissent et saisissent leurs proies : Cténaïres, Tuniciers, Crustacés, Chétognathes, c'est-à-dire animaux du méso- et surtout du macroplancton. Toujours relativement peu abondants bien que montrant une tendance à la grégarité, ils jouent un rôle quantitativement effacé.

1.8.2. Les Thécosomes

Groupe de petits Gastropodes Opisthobranches tous parfaitement adaptés à la vie pélagique et extrêmement abondants. La grande majorité des Gastropodes du plancton sont des Thécosomes.

Une coquille calcaire, mince mais rigide et résistante protège l'animal qui peut s'y rétracter. Elle est spiralée chez les *Limaciniidés* (fig. 23, f), conique chez les *Cavoliniidés* (les plus abondants) où elle peut être courte et large ou longue et parfois plus ou moins incurvée (fig. 23, d, e). Le pied s'est transformé en deux grands lobes symétriques, aliformes, à rôle natatoire, les **parapodies**. La bouche s'ouvre à leur base au pied d'un troisième lobe cilié ventral qui joue un rôle de collecteur de nourriture. Leur taille généralement comprise entre 2 et 10 mm, les situe dans le méso- et le petit macroplancton.

Un petit groupe, les *Pseudothécosomes* dont la taille atteint quelques cm, n'ont plus de coquille au stade adulte ; ils sécrètent alors une enveloppe cornée externe la **pseudoconque** (ou « Sabot de Vénus »), dont ils se séparent d'ailleurs facilement. Les parapodies, très développées se soudent plus ou moins en une nageoire unique (fig. 23, g).

Les Thécosomes sont essentiellement des consommateurs de phytoplancton et de microzooplancton (Protozoaires), en fait de tout le

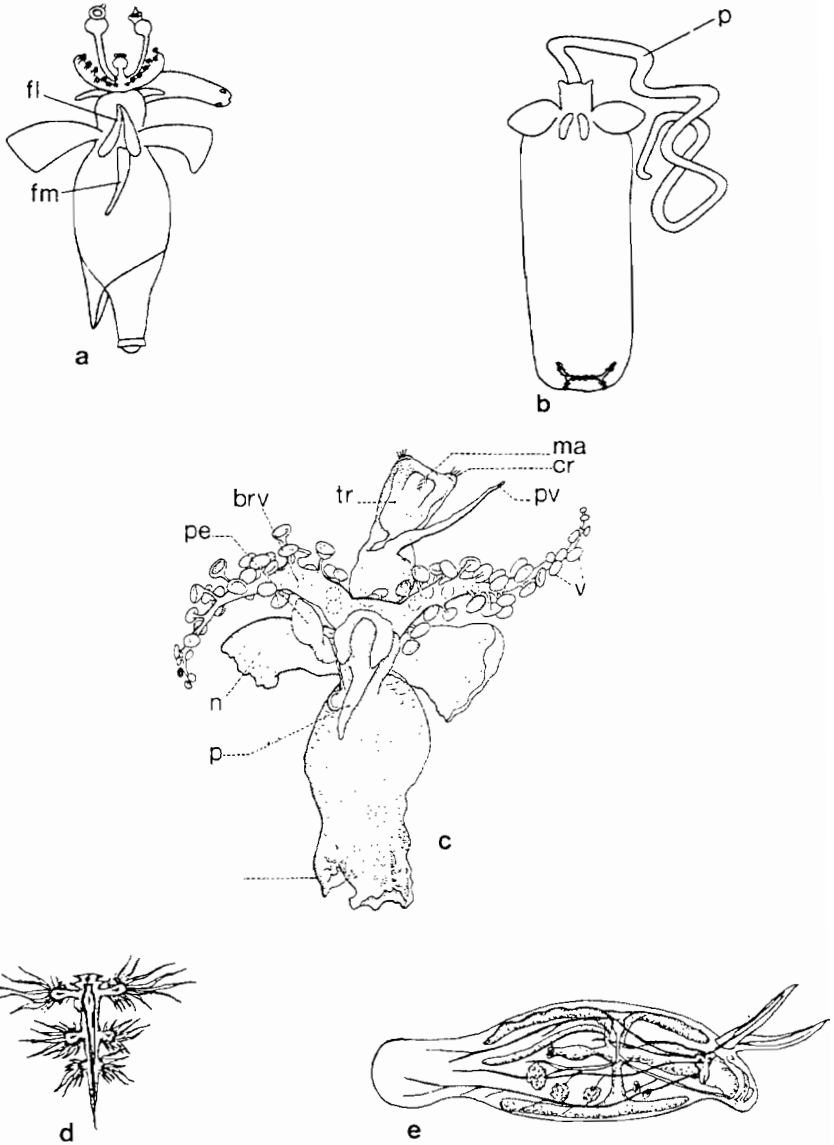


FIGURE 24 : Mollusques Gymnosomes et Gastropodes planctoniques divers

a : Le Gymnosome *Pneumodermopsis ciliata*. Lobe latéral (fl) et lobe médian (fm) du pied —
 b : Le Gymnosome *Cliopsis krohni*. p : trompe dévaginée — c : Le Gymnosome *Pneumoderma atlanticum* avec toutes les annexes buccales dévaginées. brv : bras à ventouses ; cr : crochets ; ma : mâchoires ; n : nageoire ; p : pied ; pe : pénis ; pv : papille ventrale de la trompe ; tr : trompe ; v : ventouses. — d : Le Nudibranche *Glaucus atlanticus*, muni de 6 larges lobes latéraux (nageoires ?) — e : Le Nudibranche *Phillirhoe bucephalum*, transparent, foliacé avec sa bouche en muflle.

Réf : a & b : MORTON, 1957 (4) ; c : PRUVOT-FOL (6) ; e & f : (5).

matériel particulière situé en-dessous d'une certaine limite dimensionnelle. Ce sont surtout des épi- et mésopélagiques, effectuant des migrations verticales journalières dans les 300 à 400 premiers mètres. La plupart des espèces se rencontrent dans les mers chaudes, en haute mer, où ils peuvent atteindre des densités assez élevées pour jouer un rôle de premier plan dans les chaînes trophiques. Quelques espèces seulement vivent en mers froides où elles peuvent, elles aussi, pulluler. Dans certaines régions, les coquilles vides accumulées dans les sédiments, constituent les « boues à Ptéropodes ».

1.8.3. Les *Gymnosomes*

Autre groupe de Gastropodes Opisthobranches pélagiques, très différents et beaucoup moins abondants que le Thécosomes (moins de 50 espèces). Ils sont morphologiquement très évolués ; leur corps est ovoïde allongé, nu, sans coquille ni manteau donc sans cavité palléale. Le pied ventral est plus ou moins lobé ; les parapodies sont situées comme des ailes de part et d'autre de la base de la « tête », bien en arrière de la bouche. Celle-ci débouche dans un vestibule buccal, susceptible de se dévagner en une forte **trompe** munie de mâchoires et de crochets, avec à sa base des bras protractiles portant des ventouses (fig. 24, a, b et c).

La taille des *Gymnosomes* va de quelques mm à 6-7 cm. Pour la plupart, ce sont des espèces épi- ou mésopélagiques. Carnassiers, prédateurs, ils s'attaquent en particulier aux Thécosomes. La plupart des espèces vivent dans les mers chaudes où elles sont, sauf exceptions, rarement abondantes, au contraire d'une espèce d'eau froide, *Clione limacina*, qui se présente parfois en telle densité qu'elle entre de façon significative dans l'alimentation de certains poissons. Mais, globalement, les *Gymnosomes* forment un groupe de faible importance.

1.8.4. *Gastropodes divers*

On citera comme des cas un peu aberrants, presque des curiosités zoologiques, quelques autres Gastropodes pélagiques appartenant à des groupes essentiellement benthiques :

- Un *Prosobranche*, la *Janthine* à coquille mince, sécrète un flotteur allongé qui porte ses œufs. Elle dérive ainsi en surface, participant du Pleiston.
- Quelques *Nudibranches* mènent une vie pélagique : *Fiona* et *Glaucus* (fig. 25, d) qui vivent en parasites sur les Véléelles, *Phyllirhoe*, au corps comprimé et luminescent (fig. 24, e).

1.9. Les Tuniciers

Métazoaires deutérostomiens épineuriens ayant une **corde** dorsale dans la région caudale (celle-ci disparaît dans les stades adultes caractérisés). Cavités cœlomiques très régressées. Pharynx vaste, perforé latéralement

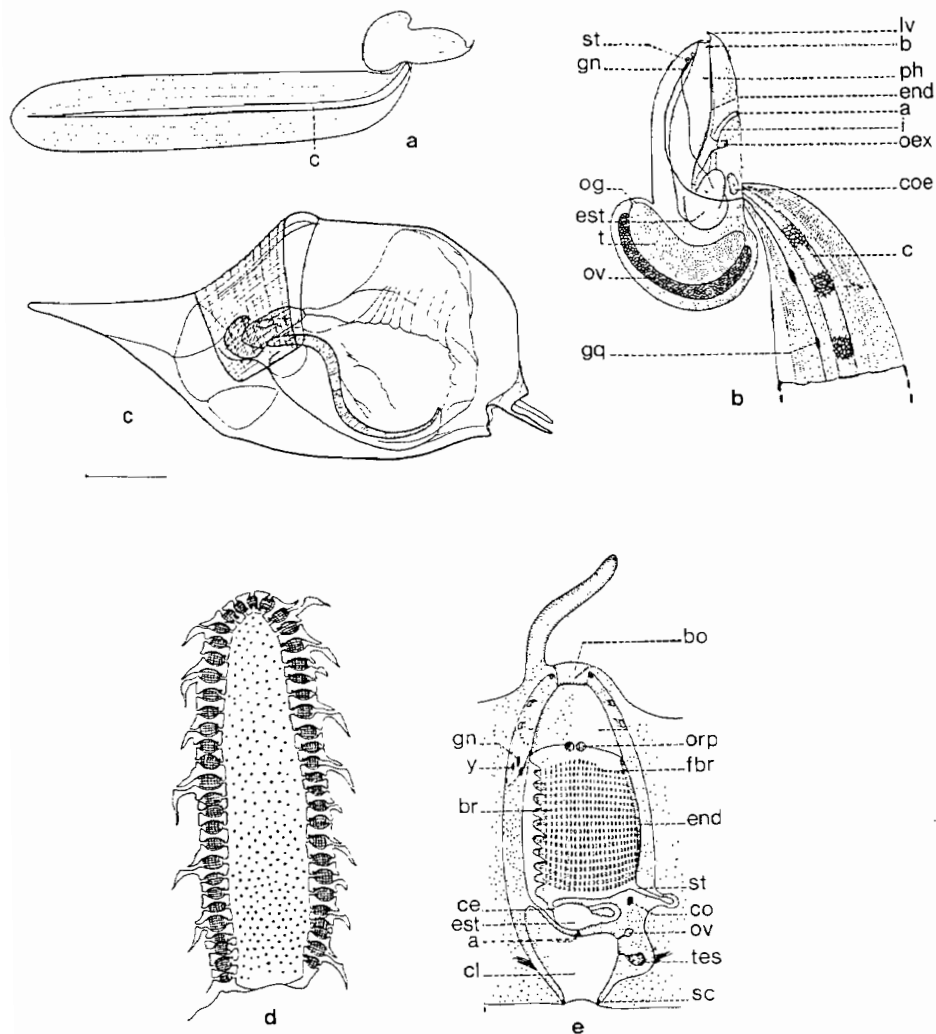


FIGURE 25 : Tuniciers (1), Appendiculaires et Pyrosomes

a : *Oikopleura* hors de sa loge. c : corde; en position d'activité la queue est orientée vers l'avant (v. c) et son plan est perpendiculaire au plan de la figure — b : *Oikopleura*, schéma de l'organisation interne. a : anus ; b : bouche ; c : corde dorsale ; co : cœur ; end : endostyle ; est : estomac ; gn : ganglion nerveux dorsal ; gq : ganglion de la queue ; i : intestin ; lv : lèvre ventrale ; oex : orifice expirateur ; og : orifice génital mâle ; ov : ovaire ; ph : pharynx ; st : statocyste ; t : testicule — c : *Oikopleura* dans sa logette (v. Fig. 34, e) — d : Coupe sagittale schématique d'une colonie de Pyrosomes — e : *Pyrosoma elegans*, coupe sagittale d'un ascidiozoïde. a : anus ; bo : bouche ; br : branchies ; cl : cloaque ; co : cœur ; end : endostyle ; oe : oesophage ; orp : organes lumineux ; ov : ovaire ; sc : spincter cloacal ; st : stolon ; tes : testicule ; y : œil.

Réf. : a & b : (2) ; c : FENAUX (1) ; d : GROBBEN (2) ; e : (2).

de fentes branchiales et muni d'un **endostyle**, gouttière ciliée ventrale allant de la bouche à l'œsophage. Corps recouvert d'une tunique chitino-cellulosique plus ou moins épaisse.

Cette définition correspond à la forme larvaire « têtard », pélagique, des **Ascidies**, groupe de Tuniciers le plus connu et le plus répandu, tous benthiques fixée à l'état adulte. Deux autres groupes de Tuniciers sont holoplanctoniques : les **Appendiculaires** et les **Thaliacés**.

1.9.1. Les Appendiculaires

Petits Tuniciers pélagiques vivant enfermés dans une logette et ayant conservé au stade adulte, la queue munie d'une corde de la forme larvaire des Ascidies (fig. 25, a). Ce caractère fait souvent considérer les Appendiculaires comme des Tuniciers néoténiques.

Le corps de l'animal est ovoïde (fig. 25, b), de 1 à 4 mm de longueur, avec une large bouche terminale. Le pharynx, vaste, n'a que deux ouvertures latérales ou tubes expirateurs. La partie postérieure du corps est occupée par deux volumineuses glandes génitales (les Appendiculaires sont hermaphrodites protandriques). La queue, renforcée par la corde axiale, large et foliacée, 2 à 4 fois plus longue que le corps, est insérée ventralement et s'allonge vers l'arrière après une torsion plus ou moins prononcée. Un ganglion cérébral antérieur est en relation avec un **statocyste**.

La **logette** est un « organe » annexe spécifique des Appendiculaires (fig. 25, c) ; c'est une enveloppe ovoïde, grillagée, mince et fragile, de nature chitineuse qui peut être de forme complexe. Elle est sécrétée par l'épiderme dont elle se détache pour se déployer en devenant rigide. Elle occupe alors un volume très supérieur (jusqu'à plus de 2 cm de diamètre) à celui de l'animal; celui-ci, à l'intérieur, ne reste à son contact que par la bouche adhérente à l'extrémité d'un système de grilles, de filtres et de cloisons (variable avec l'espèce) qui lui assure un apport d'eau débarrassée de ses grosses particules. Les mouvements de la queue créent le courant d'eau qui est refoulé par une ouverture postérieure et provoque les déplacements de l'ensemble. Après un certain temps, lorsque les grilles de la logette sont colmatées, ou lorsque l'animal est inquiet, il l'abandonne et en sécrète très vite une autre. Les Appendiculaires appartiennent au mésoplancton par la petite taille de l'animal vivant (une espèce « géante » atteint 7 cm, queue comprise). Ce sont des consommateurs de nano- et de microplancton : petit phytoplancton et protozoaires. On en rencontre en haute mer dans tous les océans avec toutefois une plus grande variété spécifique dans les mers chaudes. Ils sont particulièrement abondants dans les premiers 200 mètres, mais il en existe dans tout le bathypélagique jusqu'à 2 000 m. Lorsque les conditions sont favorables, ils se reproduisent très rapidement (1 génération tous les 10-15 jours) et atteignent ainsi des densités élevées. Ces aspects de leur biologie leur assignent une bonne place dans les réseaux trophiques. De plus les débris de logettes participent à la constitution du matériel particulaire organique en suspension, support d'une abondante flore bactérienne.

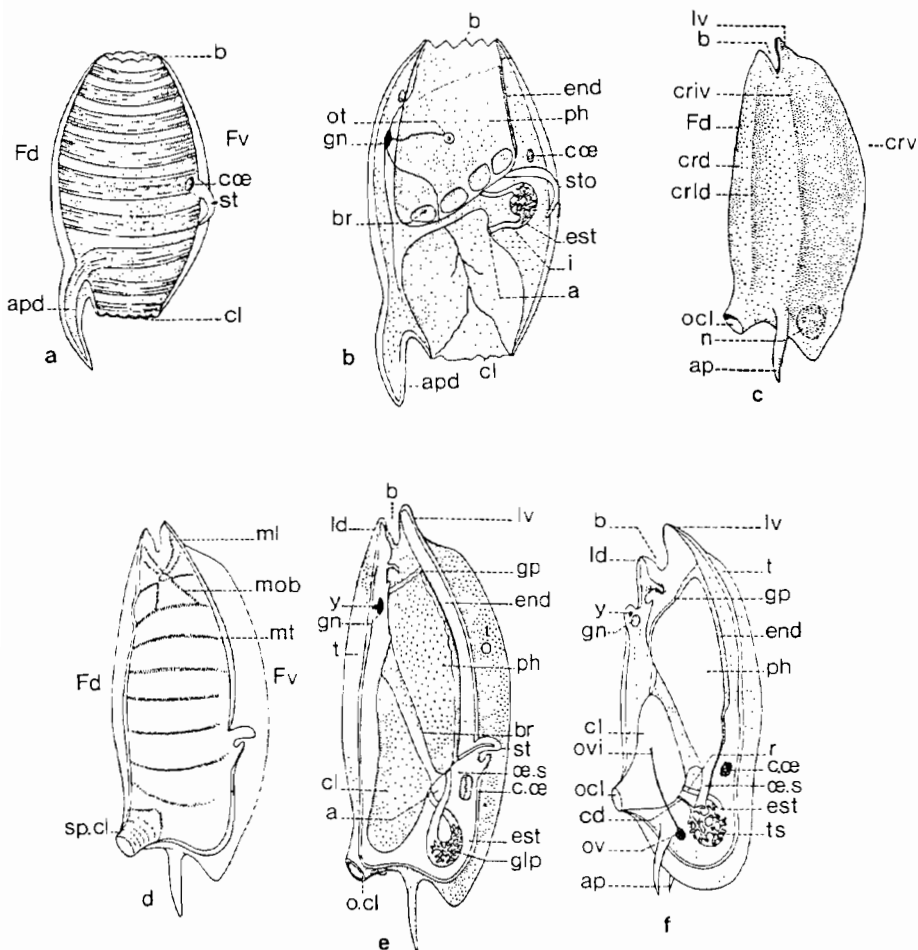


FIGURE 26: Tuniciers (2), Dolioloes et Salpes

Doliolum denticulatum : a : Oozoïde, vue extérieure et musculature. apd : appendice dorsal ; b : bouche ; coe : cœur ; Fv : face ventrale ; Fd : face dorsale ; cl : orifice cloacal ; st : stolon ; — b : coupe sagittale. a : anus ; br : branchie avec 4 stigmates ; end : endostyle ; est : estomac ; gn : ganglion nerveux ; i : intestin ; ot : otocyste ; ph : pharynx ; sto : stolon — *Thalia democratica* Oozoïde en vue latérale : c : aspect extérieur ; d : disposition de la musculature ; e : anatomie interne ; f : Blastozoïde, anatomie interne. a : anus ; ap : appendice postérieur ; b : bouche ; br : branchie ; cd : canal déférent ; cl : cloaque ; coe : cœur ; cr, cld, crlv, crv : crêtes dorsales latéro-dorsale, latéro-ventrale, ventrale ; end : endostyle ; est : estomac ; FD, FV : faces dorsale, ventrale ; gn : ganglion nerveux ; gp : gouttière péripharyngienne ; glp : glande pyloriques ; ld, lv : lèvres dorsale, ventrale ; ml, mob, mt : muscles des lèvres, obliques, transverses ; n : nucleus ; ocl : orifice cloacal ; oes : œsophage ; ov : ovaire ; ovi : oviducte ; ph : pharynx ; r : rectum ; spcl : sphincter cloacal ; st : stolon ; t : tunique ; te : testicule ; y : œil.

Réf: (2).

1.9.2. Les *Thaliacés*

Tuniciers pélagiques de taille moyenne à grande, dont le corps est creusé de deux vastes cavités : (pharyngienne et cloacale) séparées par une cloison perforée de **trémas**. Les travées entre les trémas jouent le rôle de **branchies**. La corde n'est présente que lors de stades larvaires très fugaces. On les range dans 3 familles bien différenciées ne comptant chacune que quelques espèces.

a) **Les pyrosomes** (1 genre). Colonies flottantes (il n'y a pas d'individus libres) en forme de longs doigts de gant (*fig. 25, d*) de quelques cm à plus d'un mètre de long. Les individus ou **ascidiozoïdes** qui composent la colonie mesurent quelques mm de long (*fig. 25, e*). Ils sont implantés dans la tunique commune, perpendiculairement à la paroi, l'ouverture buccale vers l'extérieur. La cavité interne de la colonie constitue un cloaque commun. La cloison branchiale est perforée de nombreux trémas.

Les Pyrosomes, en tant que colonies, appartiennent au mégaloplancton des zones épi- et mésopélagiques océaniques. Présents dans toutes les mers sauf l'Arctique, ils sont nettement plus fréquents dans les mers chaudes où leur luminescence nocturne est spectaculaire.

b) **Les doliolés** (2 genres). Thaliacés libres, non sexués (**oozoïdes**) transparents, en forme de tonnelet dont la paroi, mince mais relativement ferme, est renforcée par 9 bandes musculaires circulaires parallèles (*fig. 26, a, b*). Les deux cavités, très vastes, occupent presque tout l'intérieur de l'animal; elles sont séparées par une cloison branchiale plane, oblique, plus ou moins épaisse et percée de 4 ou 5 paires de fentes. Les principaux viscères sont situés dans un épaississement de la cloison là où elle s'enracine dans la paroi externe ventrale. Dans cette région, la paroi émet un diverticule médio-ventral, le **stolon**.

Le cycle de reproduction est complexe avec une période de multiplication asexuée intense par bourgeonnement sur le stolon de nombreux individus. Certains, les **gonozoïdes** sexués, donneront naissance à des « larves-tétards » qui rappellent les larves des Ascidies.

Les Doliolés adultes mesurent quelques mm; ils font partie du mésoplancton épi- à infrapélagique océanique des mers tièdes et chaudes. Leur abondance est variable, en relation avec les phases de multiplication asexuée qui parfois donnent lieu à la formation de concentrations assez denses.

c) **Les salpes** (une douzaine de genres). Les individus libres ou **oozoïdes**, non sexués, sont transparents de forme prismatique, côtelés, un peu comprimés dorso-ventralement avec 2 petits appendices inférieurs (*fig. 26, c, d, e*). La tunique est épaisse, rugueuse, ferme, avec des bandes musculaires fondamentalement circulaires mais dont le tracé est fortement perturbé. Il n'y a plus que deux longues fentes longitudinales entre les 2 cavités, pharynx et cloaque, avec une unique travée branchiale médiane très oblique. Les viscères sont groupés en bas sur la face ventrale de l'animal en un **nucleus** bien visible à travers la paroi. Le **stolon** est situé au-dessus du nucleus.

Ce stolon bourgeonne activement donnant naissance à des files de **blastozoïdes**, salpes sexuées liées les unes aux autres. A mesure de leur

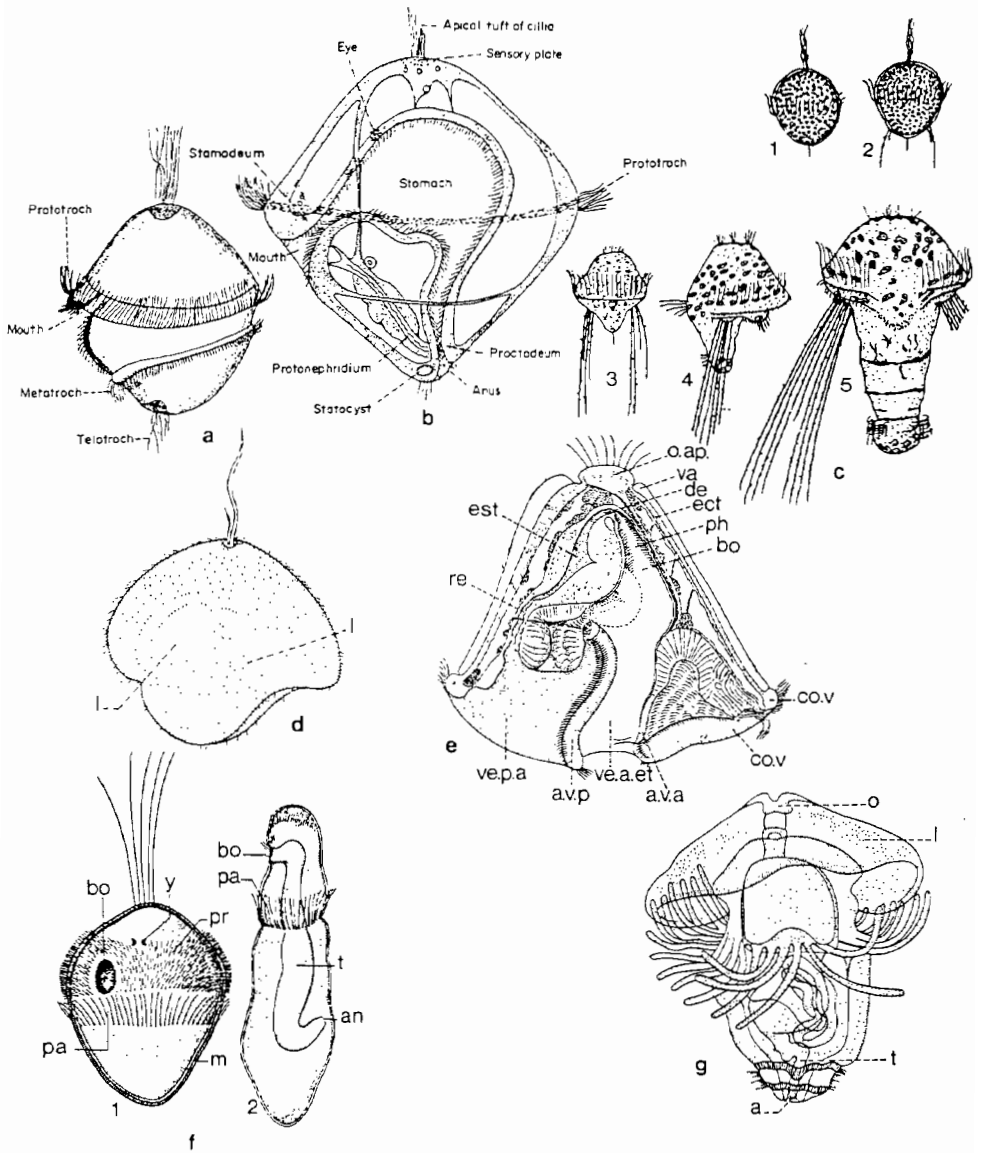


FIGURE 27: Larves du types Trochopore

a: Trochopore de *Polygordius* — b: Structure d'une trochopore d'Annélide (légende de l'original) — c: Passage de la Trochopore à la Posttrochopore chez *Sabellaria alveolata* — d: Larve *Pilidium* de Némerte; l: tracé de l'intestin — e: Larve *Cyphonaute* de l'Ectoprocte *Membranipora pilosa*; ava et avp.: traces antérieure et postérieure de la couronne ciliaire cov; bo: bouche; est: estomac; oap: organe apical; oe: œsophage; ph: pharynx; re: rectum; veast et vepa: vestibules antérieur stomodéal et postérieur anal — f: *Pelagosphère* du Sipunculien *Golfigia*, 1, stade initial et 2, premiers stades de métamorphose. an: anus; bo: bouche; pa: paratroque; t: tube digestif; y: yeux — g: *Actinotroque* de *Phoronis*. a: anus; l: lobe préoral; o: organe apical; t: tube digestif.

Réf. a & b: (4); c: (5); d: (6); e: PROUHO (2); f: GEROULD (2); g: SELYS-LONGCHAMPS (6).

développement, des groupes de blastozoïdes de même âge s'unissent par des stolons secondaires et se séparent de l'oozoïde d'origine. Ces blastozoïdes agrégés en nombre variable, morphologiquement un peu différents de l'oozoïde (fig. 26, f) et plus petits, mènent une vie pélagique indépendante ; ce sont les « chaînes » de Salpes (pseudocolonies).

La taille des Salpes est de quelques cm (jusqu'à 10 ou 15) de hauteur, ce qui les situe dans le macro- et le mégaloplancton. Groupe océanique, plutôt abondant en mers chaudes, mais à très large répartition (*Thalia democratica* vit entre 62°N . et 65°S.), les Salpes comme les Doliolés ont une distribution hétérogène et variable avec parfois de fortes concentrations. Ce sont les Thaliacés les plus abondants.

Le régime alimentaire des 3 famille de Thaliacés est identique, à base de nano- et de microplancton. Organismes « gélatineux », ils n'ont guère que des prédateurs spécifiques comme les *Amphipodes Hypériens*, les *Hétéropodes* ou... les *Tortues de mer*. Ce sont de grands consommateurs de phytoplancton et leurs stades adultes constituent des culs-de-sac trophiques relatifs.

1.10. Les larves du plancton

Les groupes holoplanctoniques énumérés ci-dessus, constituent l'essentiel des peuplements planctoniques, tant par leurs formes adultes que par les stades larvaires qui les précèdent. Il faut maintenant évoquer le cas des larves pélagiques d'espèces dont la phase adulte, donc l'essentiel du cycle vital, est benthique. Elles sont extrêmement variées et à peu près tous les groupes benthiques d'animaux marins ont des représentants dans ce cas. Il n'est donc pas possible de les traiter tous, même superficiellement. On se limitera à une présentation des types larvaires en indiquant le groupe zoologique d'appartenance et en négligeant les formes fugaces, très petites et rarement capturées comme les **Planula** de Cnidaires ou les **larves de Müller** de Turbellariés. On notera en préalable que ces formes larvaires, holo- ou méroplanctoniques, comme d'ailleurs les œufs qui les précèdent, lorsqu'ils sont libérés en pleine eau, constituent des ensemble planctoniques *numériquement* très abondants au moins localement, mais qui régressent très vite du fait du développement plus ou moins rapide des individus et de leur descente vers le fond et surtout par le taux élevé de la mortalité naturelle chez ces stades jeunes. Toutefois la plupart de ces larves sont de petite taille ; en effet la métamorphose et la descente vers le fond interviennent très vite, après quelques jours ; elles ne constituent donc que des biomasses totales faibles relevant pour l'essentiel du microplancton et se nourrissent surtout sur le nanoplancton végétal (ou particulaire). Les exceptions les plus notables se rencontrent chez les Crustacés où le développement larvaire, parfois assez long surtout chez les espèces holoplanctoniques, se poursuit jusqu'à des stades évolués atteignant plusieurs millimètres, ce qui les situe dans le méso- et même dans le petit macroplancton avec un comportement alimentaire de carnassier-prédateur.

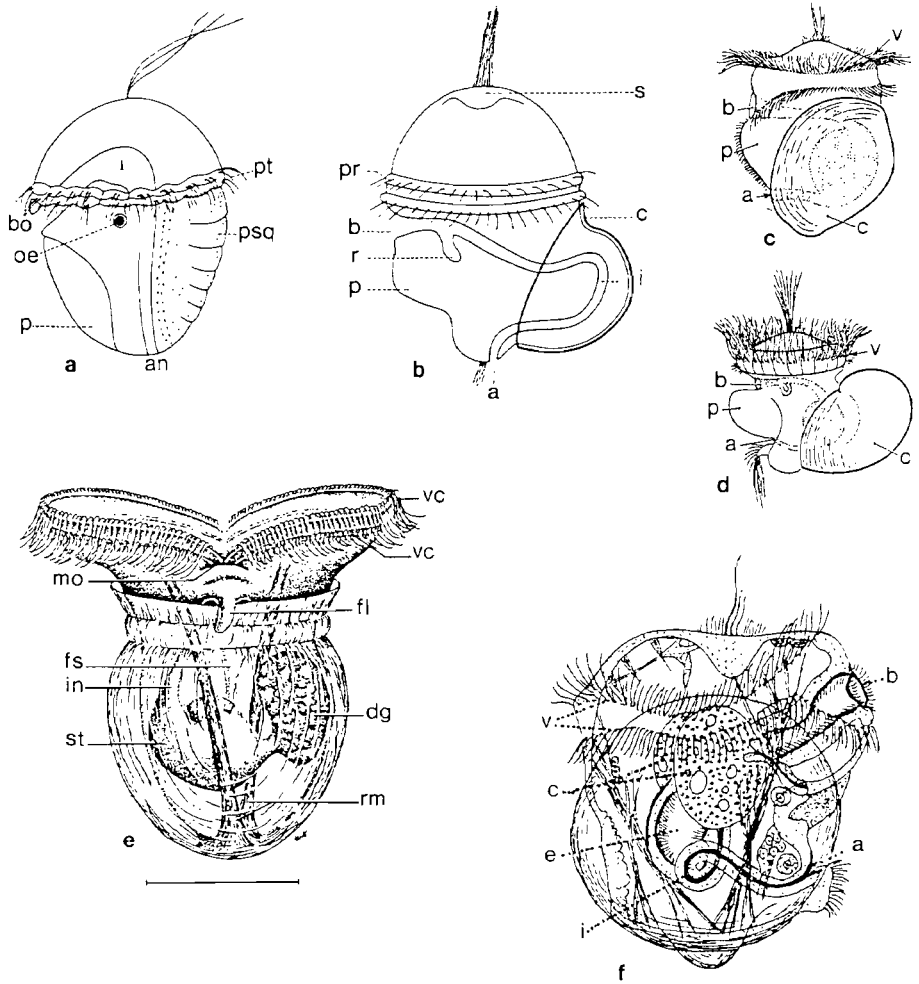


FIGURE 28 : Larves Véligères de Mollusques

a : Schéma de larve trochophore de Polyplacophore – b : Schéma de la larve trochophore de Gastropode (*Patella*) – c : Schéma de la larve véligère de Bivalve (*Teredo*) – d : Larve véligère de Gastropode (*Patella*) ; a : anus ; b : bouche ; c : coquille ; i : intestin ; oe : œil ; p : pied ; psq : plaques coquillères ; pr, pt : prototroque ; r : invagination radulaire ; s : zone apicale sensorielle – e : Larve véligère du Thécosome *Clione doliiformis* ; dg : glande digestive ; es : oesophage ; fl : pied lobé indifférencié ; in : intestin ; mo : bouche ; rm : muscles rétracteurs (légèrement déplacés de leur position médiane) ; st : estomac ; vc : double bande ciliaire du vélum – f : Larve véligère du Bivalve *Teredo* ; même légende que d, et e : estomac.

Réf. : a & b : (2) ; c & d : PORTMANN (2) ; e : LALLI & CONOVER, 1973 (4) ; f : (5).

1.10.1. Le type Trochophore

Fondamentalement, la Trochophore (fig. 27, a et b) a une forme ovoïdale ou « en toupie » avec une ceinture ciliée la **prototroque**, située au niveau ou un peu au-dessus de l'« équateur », doublée souvent d'une ceinture inférieure, la **métatroque**. La bouche s'ouvre en-dessous de la prototroque ; elle mène à un vaste estomac suivi d'un intestin court qui débouche par l'anus au pôle inférieur. Une zone sensorielle apicale munie d'une touffe de longs cils occupe le pôle supérieur et un statocyste avec quelques cils le pôle inférieur. Il y a 2 néphridies latérales. Une telle larve possède l'essentiel des organes nécessaires à une vie libre.

Cette **Trochophore**-type correspond à la larve des *Annélides polychètes* aux premiers stades. Par la suite, elle s'allonge en formant des segments postoraux successifs. C'est une **Post-trochophore** qui s'alourdit et finit par tomber sur le fond (fig. 27, c, 1 à 5).

La larve **Pilidium** (fig. 27, d) de *Némerte* a sensiblement la même structure avec deux larges lobes qui pendent latéralement, bordés par une bande ciliaire homologue de la prototroque. La touffe apicale est particulièrement développée.

La larve **Cyphonaute** (fig. 27, e) des *Bryozoaires Ectoproctes*, de même structure elle aussi, est conique, plus ou moins comprimée latéralement ; toute la zone située sous la prototroque s'est invaginée et forme une sole déprimée inférieure où s'ouvrent largement, au fond la bouche et postérieurement l'anus. Le pourtour de la dépression, base de la larve, est bordé par une forte bande ciliée homologue de la prototroque. Chez la larve **Pélagosphère** (fig. 27, f) des *Sipunculien*s, au contraire, la zone inférieure est allongée et les ceintures ciliaires très élargies. La larve **Actinotroque** (fig. 27, g) des *Phoronidiens* présente elle aussi un allongement de la partie inférieure en cylindre bordé par la métatroque ; elle possède un large lobe pré-oral en capuchon et sur le tracé de la prototroque se développe une couronne de courts tentacules ciliés. L'organe sensoriel apical est très régressé.

Les *Mollusques*, sauf les Céphalopodes, passent en général aussi par un stade Trochophore. Tout à fait typique chez les *Polyplacophores* (Chitons), (fig. 28, a) elle présente chez de nombreux Gastropodes une prototroque très développée, dédoublée, souvent lobée et bordée de cils très longs et très actifs ; le tout constitue le **vélum** d'où le nom de larve **Véligère** (fig. 28, b, d, e). L'espace entre bouche et anus est épais (futur pied) et la zone opposée se renfle et portera l'ébauche de la coquille. Le vélum de la Véligère des Lamellibranches (fig. 28, c, f) n'est pas lobé et les 2 ébauches coquillères se situent latéralement.

Pour l'ensemble des deux groupes, (Gastropodes et Lamellibranches) la type Véligère se présente sous des aspects morphologiquement très divers.

1.10.2. Les larves de Crustacés

Elles constituent certainement l'élément le plus abondant et le plus varié du plancton larvaire en général et du méroplancton en particulier.

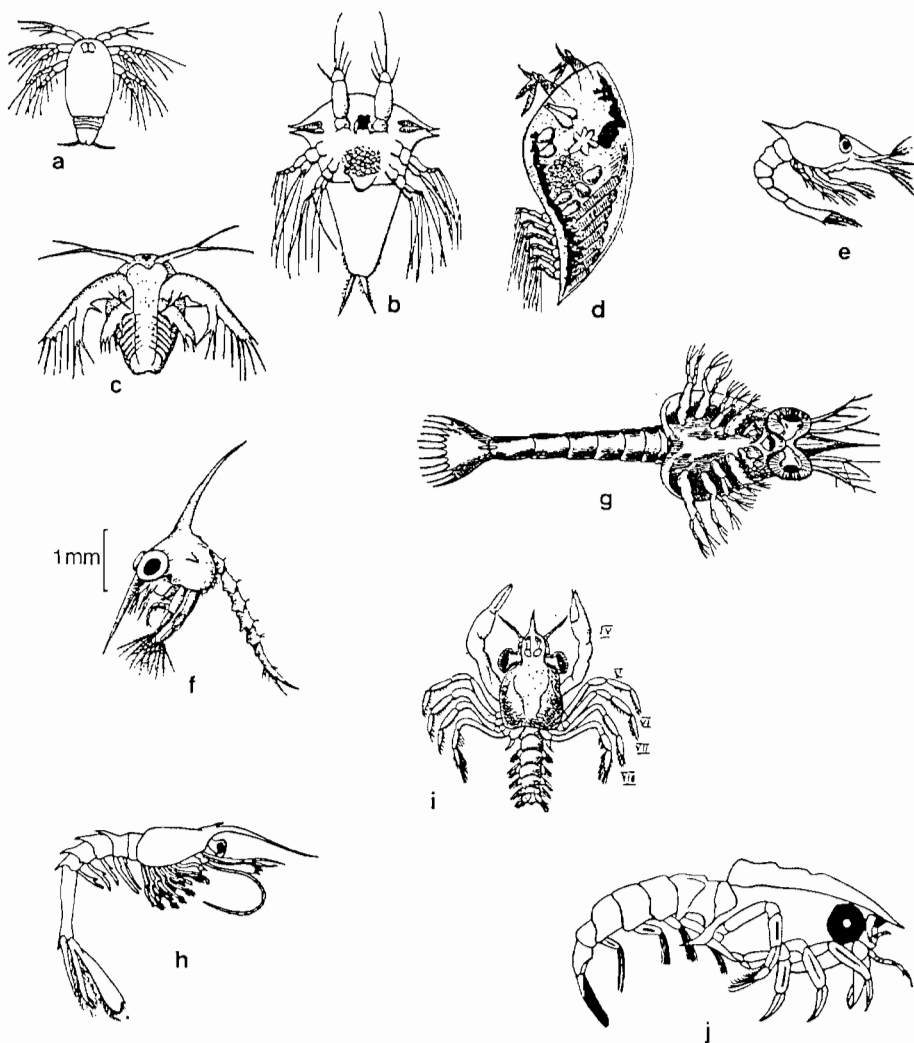


FIGURE 29 : Larves de Crustacés (1)

a : Nauplius — b : Nauplius de cirripède caractérisé par ses deux cornes latérales — c : Metanauplius — d : Larve Cypris de Cirripède — e : Schéma d'une Protozoé — f : Zoé du Crabe *Portunus puber* — g : Zoé de la Crevette *Hippolyte* — h : Schéma de *Mysis* — i, j : *Mégalopes* de Crabes.

Réf: a : SCOTT (2) ; b & d : DELAGE (2) ; c & g : CLAUS (2) ; e, h & j : Mac GINITIE, 1968 ; f : FRASER, 1967 (4) ; i : BROOKS (2).

A peu près tous les groupes de Crustacés, que les adultes soient benthiques ou pélagiques, passent au cours de leur développement par des phases larvaires dont la morphologie, souvent différente selon l'espèce, évolue au long des phases successives. Il en résulte une multitude de formes dont toutefois la majorité peut se rattacher à quelques types. Toutes ces formes larvaires ont la structure « crustacéenne » de base : succession de segments plus ou moins dissemblables, portant des appendices plus ou moins compliqués selon leur rôle ; les premiers segments peuvent être protégés par une carapace simple ou diversement armée d'épines. Les figures jointes, arbitrairement choisies, ne donnent qu'une faible idée de leur diversité.

a) **Type Nauplius** (fig. 29, a, b). C'est la forme la plus simple. Non segmentée, elle porte 3 paires d'appendices essentiellement natatoires et possède un œil médian, l'œil nauplien; la lèvre supérieure ou **labre** est bien marquée. L'apparition de la segmentation amène aux formes **Metanauplius** (fig. 29, c).

b) **Type Cypris** (fig. 29, d). Cette larve ne se rencontre que chez les Cirripèdes. Elle a une carapace bivalve très enveloppante, six paires de pérciôpodes et ses antennes sont transformées en un organe de fixation utilisé lors du passage à la phase benthique.

c) **Type Zoé** (fig. 29, e, f, g). Larve relativement plus évoluée ; l'abdomen long et segmenté, porte un telson, mais est dépourvu d'appendices. Le thorax est plus ou moins segmenté avec un nombre variable, croissant à mesure du développement, d'appendices à rôle natatoire prépondérant. La carapace dorsale est ornée d'épines à dispositions et en nombre variables selon les espèces. En fonction du niveau de développement, on distingue des sous-types : **Protozoé**, **Zoé**, **Metazoé**.

d) **Type Mysis** (fig. 29, h). Ce n'est qu'un stade Zoé plus évolué où les segments abdominaux portent des appendices et où les segments thoraciques, bien individualisés, sont au complet.

e) **Type Mégalo** (fig. 29, i, j). Larve spécifique des Crabes, très évoluée, proche de la forme adulte mais avec un abdomen allongé portant des pléopodes natatoires.

f) Enfin certaines larves sont *particulières* à des espèces précises ; en général, on peut les rattacher à des types larvaires classiques, mais très déformés : **Elaphocaris** de Crevette Sergestide, **Phyllosome** de Langouste **Erichthus** de Squille (fig. 30, a, b et c).

D'une façon générale, selon les groupes et les espèces, l'éclosion de l'œuf libère une larve à un stade plus ou moins évolué à partir duquel la morphologie de l'adulte sera atteinte plus ou moins directement (fig. 30, d). Le tableau I qui suit donne un résumé (très incomplet) de ce processus dans différents cas.

1.10.3. Les larves d'Echinodermes

Les Echinodermes sont tous des animaux benthiques à symétrie pentaradiée, et presque tous ont des larves pélagiques à symétrie bilatérale. Ces larves, bien que très variées dans leur ensemble, peuvent se décrire

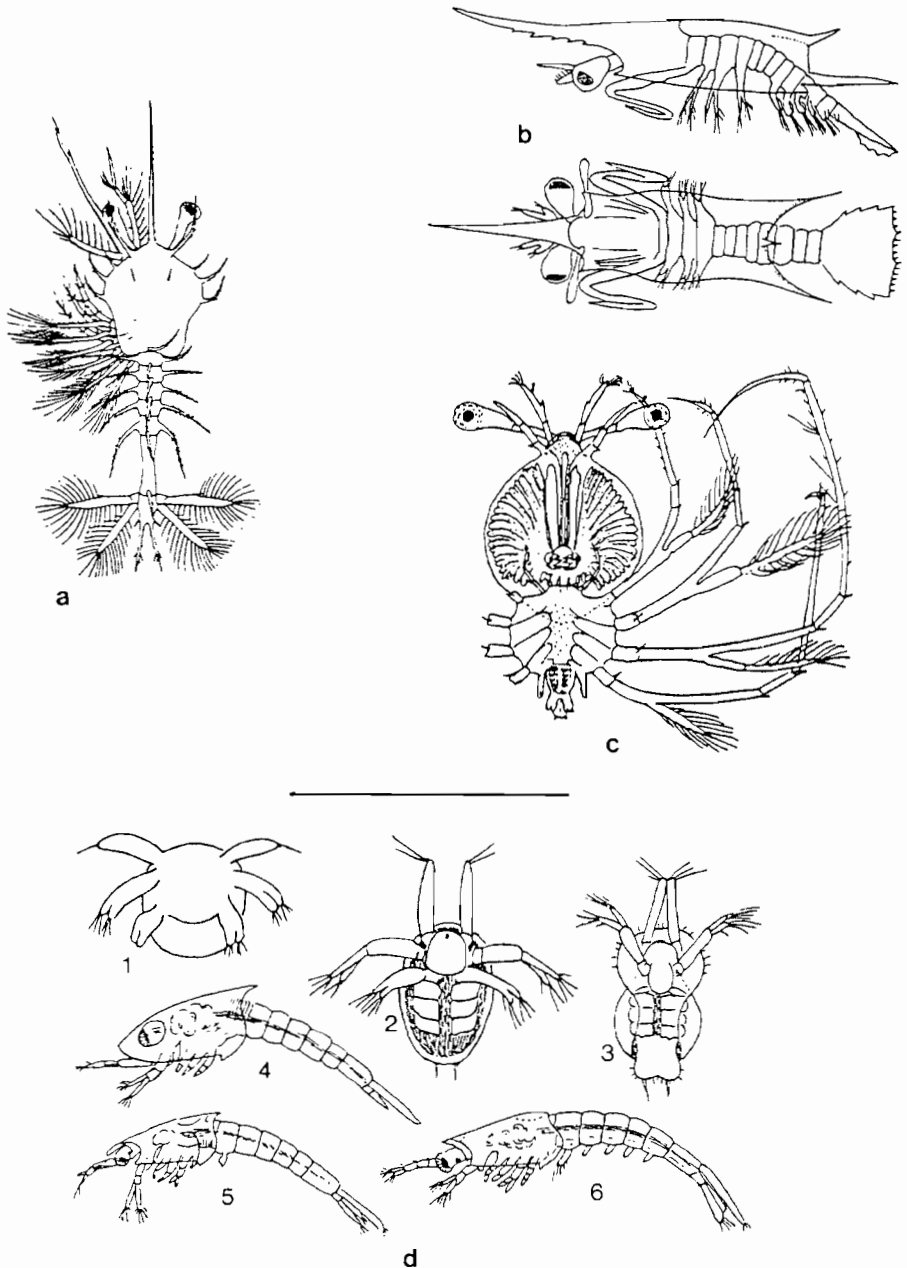


FIGURE 30: Larves de Crustacés (2)

a: Larve *Elaphocaris* de Crevette Sergestide – b: Larves *Erichthus* de Squilles – c: Larve *Phyllosome* de Langouste – d: Stades larvaires successifs d'Euphausiacés.

Réf.: a: (4); b: CLAUD (2); c: (5); d: SARS (2).

TABLEAU I

Résumé des principales phases larvaires libres planctoniques dans le développement de quelques groupes de Crustacés

	Nauplius	Cypris	Zoe	Metazoe	Mysis	Megalope
Ostracodes	+					
Copépodes	+					
Cirripèdes	+	+				
Mysidacés *	+		+			
Euphausiacés	+		+	+		
Crevettes p.p.	+		+	+	+	
Crevettes p.p.			+	+	+	
Macroures Rep.					+	
Crabes			+	+		+

* Chez les Mysidacés, le développement a lieu dans le Marsupium maternel.

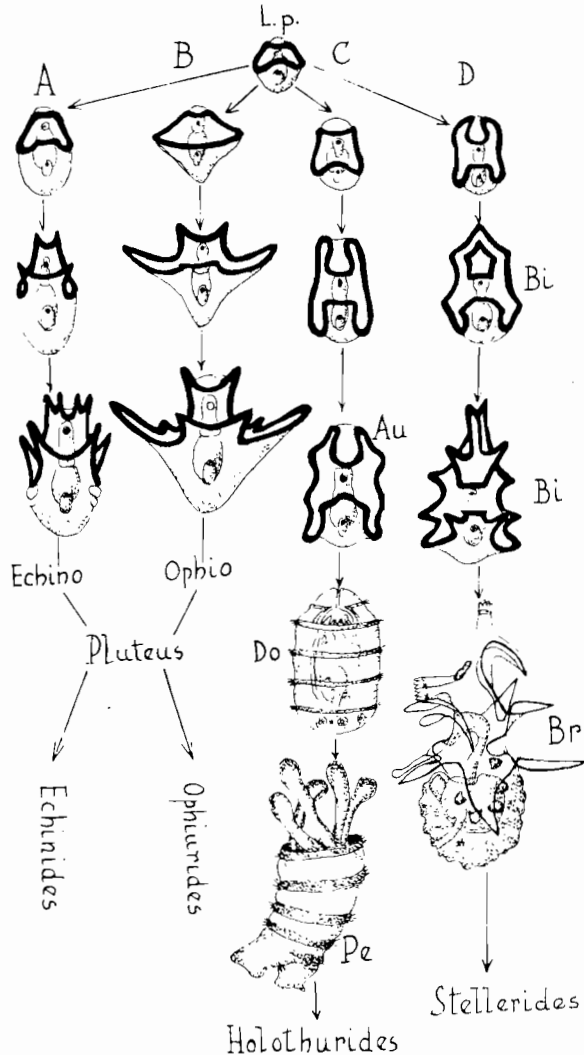


FIGURE 31 : Schéma de l'évolution des formes larvaires d'Echinodermes

L.p. : Larve primitive, *Dipleurula* ;
 Au : *Auricularia* ;
 Do : *Doliolaria* ;
 Pe : *Pentactula* ;
 Bi : *Bipinnaria* ;
 Br : *Brachiolaria*.
 Réf. : (5).

par évolution à partir d'une forme simple fondamentale (nous suivons ici Rose *in* Tregouboff et Rose, 1957 et fig. 31). Les larves très jeunes, ovoïdes, possèdent déjà un tube digestif fonctionnel et la bouche est située au fond d'une profonde dépression entourée d'une *bande ciliaire* saillante *circumorale*, à l'extérieur et en dessous de laquelle s'ouvre l'anus. C'est la larve **Dipleurula**, non différenciée. A partir de là, et selon les cas, la bande ciliaire va se déformer, dessiner par ses sinuosités des lobes et des tentacules, se doubler, se scinder, pour aboutir à la réalisation des types larvaires caractérisés que l'on sait rattacher aux formes adultes.

a) Larve **Bipinnaria** (fig. 32, a). C'est la larve des *Astéries*, caractérisée par la présence de 2 bandes ciliaires, la bande circumorale et, à l'intérieur de celle-ci, au-dessus de la bouche, la *bande pré-orale*. Ces bandes sont très sinueuses, et forment des lobes plus ou moins allongés, les « bras » (qui n'ont aucun rapport avec les bras de la future Astérie); il n'y a aucune trace de pièce squelettique. Chez certaines espèces cette larve évolue en **Brachiolaria** (fig. 32, b) en formant en avant de la bouche 3 bras nouveaux, courts, indépendants des bandes ciliaires et terminées par des disques adhésifs, les *brachiolaires*.

b) Larve **Auricularia** fig. 32, c). C'est la larve de certaines *Holoturies*; elle n'a qu'une seule bande ciliaire dont les sinuosités, nombreuses, sont peu accusées, bordant des lobes rudimentaires. Les formations squelettiques, lorsqu'il y en a, sont en roues, en disques, en crochets, jamais en baguettes. Cette larve évolue en **Doliolaria** où la bande ciliaire tronçonnée se transforme en ceintures transversales superposées (fig. 32, d). Le stade ultime est la larve **Pentactula**, encore pélagique, mais déjà pourvue des 5 tentacules péribuccaux de l'adulte (fig. 31).

c) Larve **Pluteus**. Elle n'a qu'une seule bande ciliaire continue dont les sinuosités, très amples, vont former de longs bras divergents soutenus par des tiges squelettiques calcaires. On en distingue 2 types :

c1) Larve **Ophiopluteus** (fig. 32, e). C'est la larve des *Ophiures*, en forme de cône renversé très ouvert avec la bouche centrale tournée vers le haut encadrée par 8 longs bras dont 2 nettement plus grands. Les tiges squelettiques des 4 bras d'un même côté sont unies à la base en un corps unique. Les bras sont de ce fait peu mobiles.

(suite de la légende Fig. 32) pré-oral, vm : ventro-médian ; d : disque adhésif ; l : lobe pré-oral
 — c : Transformation de l'*Auricularia* en *Doliolaria*. a : anus ; b : bouche ; ba : bande ciliée circum-orale qui se fragmente en tronçons donnent cinq ceintures parallèles horizontales 1, 2, 3, 4, 5 ; e : ébauche de canaux radiaires ; p : pièces squelettiques ; sy : système nerveux péribuccal ; t : tentacules péribuccaux — d : Larve en tonnelet de *Cucumaria planci*. An : anus ; b : bouche ; al : ceintures ciliaires ; lp : lobe pré-oral — e : *Ophiopluteus* d'*Ophiomaza cacotica* — f : *Echinopluteus* de *Paracentrotus lividus* — g : Larve en tonnelet d'*Antedon mediterraneus*. c : ceintures ciliaires ; f : fossette adhésive — h : Trois stades de l'évolution de la larve *Tornaria* d'*Enteropneuste*. a : anus ; aor : aire pré-orale ; b : bouche ; bor, bpo : bandes ciliaires circumorale et pré-orale ; cœl 1, 2 et 3 : protocœle (cœlome du gland), meso- et métacœle ; cn : ceinture ciliée préanale ; d : tube digestif ; p : pore du cœlome ; pa, lp : dépressions encerclées par des bandes ciliaires.

Réf. : a : DAWYDOFF (6) ; b : AGASSIZ (6) ; c : SEMON (6) ; d : DAWYDOFF (2) ; e : MORTENSEN (6) ; f : FENAUX, 1968 (1) ; g : BERG (6) ; h : STIASSNY, DAWYDOFF (2).

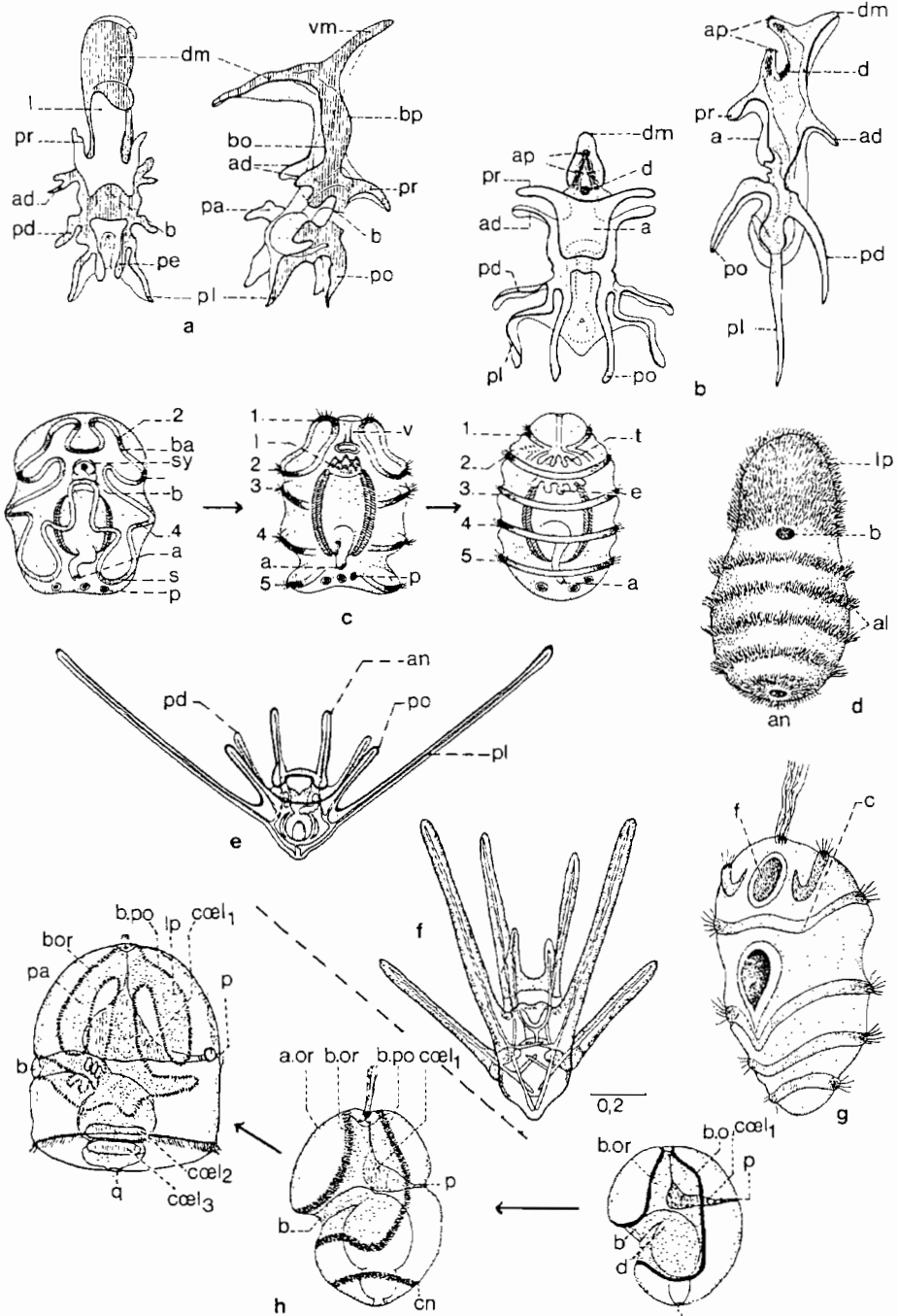


FIGURE 32 : Larves d'Echinodermes et d'Enteropneuste

a : Larve *Bipinnaria* de *Luidia*, face orale et côté droit ; — b : Larve *Brachiolaria* d'*Asteracanthion pallides*, face orale et côté gauche. a : aire pré-orale ; ap : appendices brachiolaires ; Bras : ad : antéro-dorsal, dm : dorso-médian ; pd : postéro-dorsal ; pl : postéro-latéral ; po : postéro-oral, pr :

c2) Larve **Echinopluteus** (fig. 32, f). C'est la larve des *Oursins*, plus massive et moins évasée que l'*Ophiopluteus*, et surtout munie d'un système brachial plus compliqué avec au moins 10 bras mobiles, les tigelles squelettiques étant indépendantes les unes des autres.

d) Les **Crinoïdes** passent par une phase larvaire « en tonnelet » (fig. 32, g) qui rappelle par sa forme la **Doliolaria**, mais elle ne lui est pas homologue ; la cavité digestive est close ; elle possède une fossette adhésive, organe de fixation et une touffe de cils apicaux (sensoriels ?). Ses ceintures ciliaires n'ont pas la même origine, ne dérivant pas d'une bande circumorale primitive.

1.10.4. Le type *Tornaria* (fig. 32, h)

C'est la larve des *Enteropneustes*. Très jeune, elle ressemble beaucoup à la **Dipleurula** d'Echinoderme (bande ciliaire circumorale), puis elle évolue en rappelant la **Bipinnaria** d'Astérie (2 bandes ciliaires), mais l'anus est ici terminal au pôle inférieur, et il se forme une troisième bande ciliaire circumanale. L'apex porte une touffe de cils sensoriels et 2 taches oculaires. Le corps reste globuleux alors que le tracé des bandes ciliaires se complique. Cette larve, à l'inverse de ce qui se passe chez les Echinodermes, a une vie pélagique longue pendant laquelle elle grossit, pouvant atteindre une taille de l'ordre du millimètre.

1.11. L'Ichtyoplancton

Il n'y a pratiquement pas de Poissons adultes réellement planctoniques ; leur activité musculaire leur donne vis-à-vis du milieu une autonomie suffisante pour les situer dans le necton ; les Mollusques Céphalopodes sont dans le même cas. Toutefois, ces mêmes espèces pélagiques (à l'exception du Hareng) et aussi bon nombre d'espèces benthodémersales pondent des œufs flottants d'où naissent des larves, elles aussi flottantes. Ces œufs et larves pélagiques de Poissons constituent une fraction importante du méroplancton, l'**ichtyoplancton**. Son étude approfondie relève de la biologie et en particulier de la biologie halieutique et on se bornera ici à quelques indications sur son rôle dans le plancton.

Les œufs planctoniques de Poissons sont relativement pauvres en vitellus, petits mesurant de 1/2 à quelques millimètres ; ils sont à peu près totalement transparent et, sauf exceptions (Anchois), sphériques. Leur flottabilité est assurée par la présence de gouttelettes d'huile dans le vitellus. Leur émission chez la plupart des Poissons présente deux caractéristiques intéressantes :

a) fécondité individuelle très élevée allant de 100 000 à 1 million d'œufs par kilogramme de femelle,

b) concentration des pontes dans des zones de frayères restreintes où peuvent se rassembler momentanément des milliers d'individus.

Il en résulte pour chaque espèce la libération, localisée dans l'espace et dans le temps, d'une très forte biomasse mésoplanctonique inerte immédiatement exploitée par des prédateurs. La durée de l'incubation

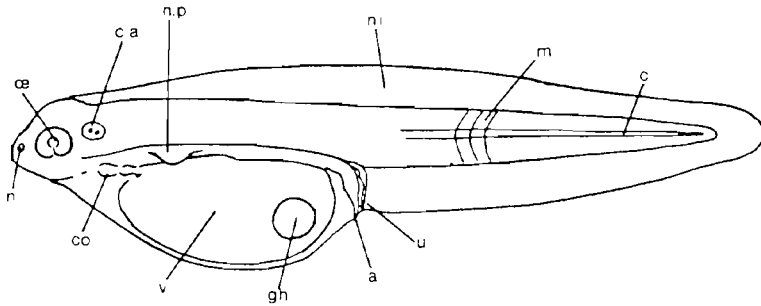


FIGURE 33 : Larve de poisson immédiatement après l'éclosion

a : anus ; c : corde dorsale ; c.a : capsule auditive ; co : cœur ; g.h : gouttelette d'huile ; m : myomère ; n : narine ; n.i : ébauche de la nageoire impaire ; n.p : ébauche de la nageoire pectorale ; oe : oeil ; u : uretère ; v : vitellus.

Réf. : (4).

est courte : quelques jours à 2 ou 3 semaines, en fonction de l'espèce et de la température. La larve à l'éclosion (*fig. 33*) est transparente, sauf les 2 taches oculaires, et mesure quelques millimètres ; elle porte sur son bord antéro-ventral un sac vitellin plus ou moins important et ne se nourrit pas. Très faiblement actives, ces larves généralement très concentrées, constituent des « essaims » mésoplanctoniques intensément exploités eux aussi par les prédateurs. Le sac vitellin se résorbe tandis que la larve grandit et évolue en post-larve dont la bouche s'ouvre et qui commence à se nourrir. Cette phase dite du « sevrage » entraîne toujours une très forte mortalité naturelle. Les post-larves, qui font partie, à ce stade, du macroplancton, continuent à subir une forte prédation mais deviennent elles-mêmes des planctonophages voraces. Progressivement, leur mobilité augmente et leur morphologie évolue jusqu'à atteindre la phase juvénile, qui fait passer le jeune poisson du plancton au necton.

*
**

En conclusion, on pourra noter que, en dépit de la variété des composantes du zooplancton, quelques groupes y jouent un rôle prépondérant : les Copépodes, les Euphausiacés, les Chétognathes, les Thécosomes, les Appendiculaires et... l'Ichtyoplancton.

2. La biologie du Zooplancton; quelques aspects spécifiques

On se limitera ici encore en n'envisageant succinctement que deux fonctions biologiques essentielles, la *nutrition*, ou plus précisément la collecte de la nourriture, et certaines modalités de la *reproduction*, dans

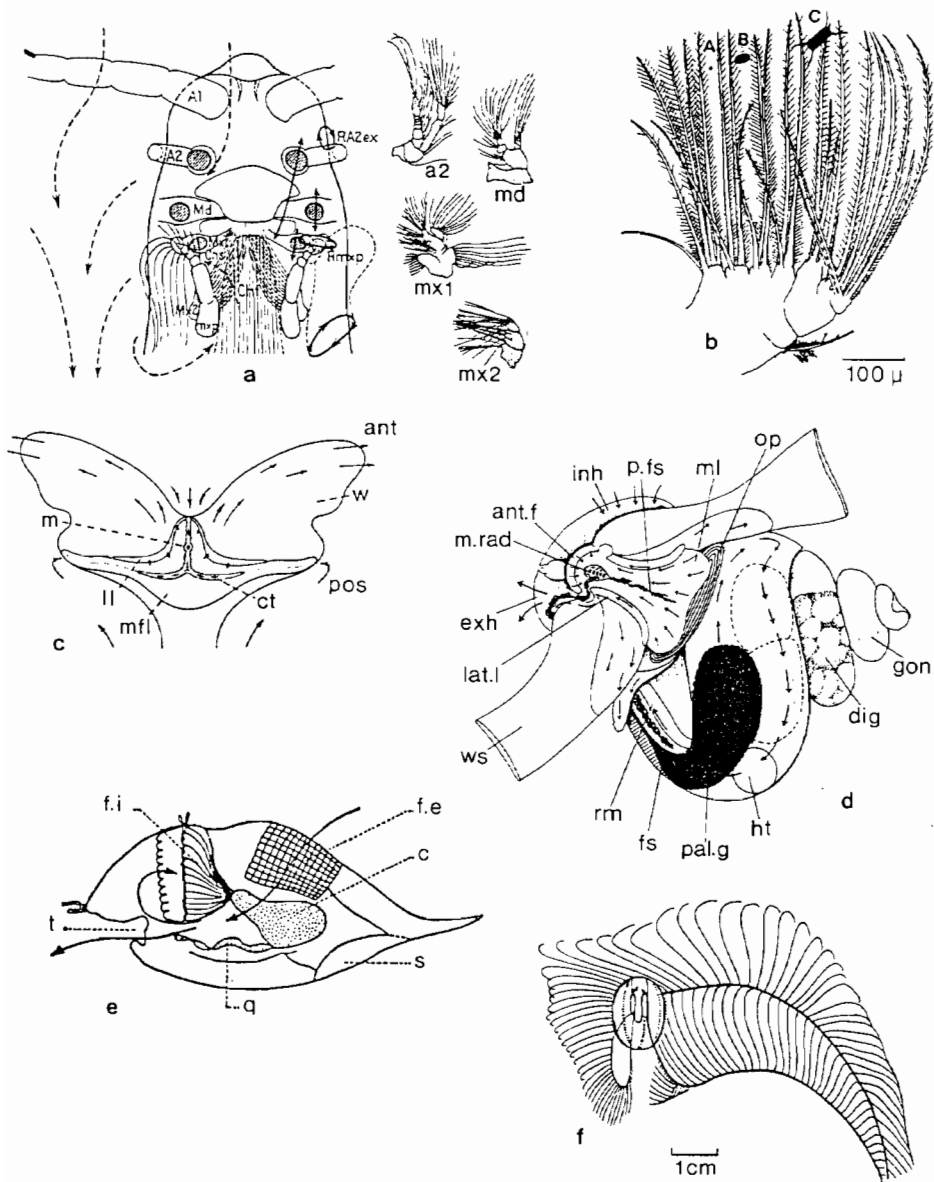


FIGURE 34 : La collecte de la nourriture chez des organismes planctoniques

a : Zone buccale du Copéptide *Calanus finmarchicus* : vue schématique générale, montrant l'implantation des différents appendices, leurs déplacements (flèches épaisses) et les courants d'eau induits (flèches en tirets), et structure des appendices. A1 : première antenne ; A2 : deuxième antenne ; Md : mandibule ; Mx1 : maxillule ; Mx2 : Maxille ; Mxp : maxillipède ; Lb : labrum ; chf : chambre de filtration ; Chs : chambre d'aspiration ; R A2 ex : rotation décrite par l'extrémité de l'exite de A2 ; R Mxp : rotation décrite par l'extrémité de Mxp ; R Mx1 ex : rotation décrite par l'extrémité des soies de l'exite de Mx1. — b : Détail du maxille gauche (Mx2) de *Calanus helgolandicus* et 3 particules alimentaires à la même échelle : (A) *Mannochloris oculata*. (B) *Syracosphera elongata*, (C) *Chaetoceros decipiens* (A échappe au filtre) — c : Région céphalique d'un Thécosome Cavelinid ; les flèches indiquent le flux général d'eau ; ant : bord

leurs spécificités éventuelles au sein du plancton. Pour des précisions ou des développements plus détaillés et plus complets, on se reportera aux Traités de zoologie.

2.1. La collecte de la nourriture

Les comportements de collecte de nourriture et les organes utilisés à cette fin sont extrêmement variés pour l'ensemble des animaux planctoniques. Pourtant, en écartant le cas des Protozoaires saprophytes et l'utilisation éventuelle (mais actuellement encore mal évaluée) du matériel dissous, on peut, regrouper les zooplanctontes en deux catégories, les filtreurs et les prédateurs, selon les critères suivants : — les *filtreurs* extraient leur nourriture « en vrac », en tamisant de grands volumes d'eau — les *prédateurs* saisissent leurs proies « choisies » individuellement.

2.1.1. La collecte par filtration

Elle se ramène au « traitement » de volumes d'eau relativement importants afin d'en extraire au passage les particules nutritives en suspension. Selon les groupes, différents procédés sont mis en œuvre.

1) **Filtration mécanique.** C'est la méthode utilisée typiquement par les Crustacés filtreurs. L'eau est entraînée par des courants créés par les battements d'appendices munis de soies ; elle passe à travers des systèmes filtrants constitués par d'autres appendices qui retiennent toutes les particules dont les dimensions sont supérieures à celles de leurs « mailles » (espaces libres entre des soies fines plus ou moins barbelées) (fig. 34, b).

Chez les *Copépodes* filtreurs, le courant naît des battements très rapides d'appendices céphaliques porteurs de rames sétigères qui poussent l'eau de l'arrière vers l'avant sur la grille filtrante constituée par les soies de la 2^e paire de mâchoires ; elle arrête les particules en suspension et les concentre en boulettes après rejet des trop grosses ; ces boulettes sont ramenées à la bouche entre les bases des appendices, les mandibules les broyant au passage (fig. 34, a).

Chez les *Euphausiacés* filtreurs, ce sont les larges palettes de pléopodes qui tirent l'eau le long de la face ventrale. La grille filtrante se situe à la base des premiers pléropodes.

antérieur d'une parapodie ; ct : gouttière ciliée ; ll : lobe latéral du pied ; m : bouche ; mfl : lobe médian du pied ; w : nageoire — d : Le Thécosome *Limacina retroversa* (supposé hors de sa coquille), diagramme des courants ciliaires collectant la nourriture ; antf : repli antérieur ; dig : glande digestive ; exh : courant exhalant de la cavité générale ; fs : cordon alimentaire à l'intérieur de la cavité palléale ; gon : gonade ; ht : zone cardiaque ; inm : courant inhalant vers la cavité palléale ; latl : lobe latéral du pied ; ml : lobe médian du pied ; m, rad : bouche et radula ; op : opercule ; pfs : cordon alimentaire formé sur le lobe médian du pied ; pallg : glande palléale muqueuse ; rm : rectum ; wi : nageoire (écourtée). — e : Mécanisme de filtration des particules et circulation de l'eau dans la logette chez l'Appendiculaire *Oikopleura* : c : corps ; fe et fi : filtres externe et interne ; q : queue de l'animal ; s : sortie de l'eau ; t : trappe — f : Cténaire tentaculé, *Pleurobrachia pileus* avec ses tentacules et leurs tentilles à leur maximum d'extension.

Réf. a : MARSHALL & ORR, 1955 (1) ; b : MARSHALL & ORR, 1956 (4) ; c : GILMER, 1974 (4) ; d : MORTON, 1954 (4) ; e : SVERDRUP, JOHNSON & FLEMING (3), f : GREVE, 1970 (1).

Des mécanismes plus ou moins semblables, se retrouvent, avec des variations de détail, chez tous les Crustacés planctoniques filtreurs, adultes ou larves.

2) **L'agglutination.** Dans ce procédé, l'eau entraînée par des cils vibratiles (et non des soies) circule au contact de zones qui sécrètent du mucus. Celui-ci agglutine les particules et forme des filaments, des voiles ou des boudins qui sont amenés, toujours par des battements ciliaires, vers la bouche. La muco-agglutination permet la capture des particules extrêmement fines jusqu'au nanoplancton, alors que les trop grosses sont en général écartées ou rejetées au préalable. On la rencontre en particulier dans deux groupes très différents : les Thécosomes et les Thaliacés.

Chez les *Thécosomes*, les lobes du pied, finement ciliés sur toute leur surface, créent un courant « laminaire », le concentrent vers une gouttière médiane où les particules sont enrobées de mucus et entraînées vers la bouche. Les parapodies peuvent aussi participer à la création des courants surtout pour le rejet de l'eau traitée (fig. 34, c). Chez les *Limacines* un courant intense circule dans la cavité palléale où a lieu aussi une forte agglutination (fig. 35, d).

Chez les *Thaliacés*, un fort courant d'eau parcourt l'ensemble des cavités, de la bouche dans le pharynx, à travers les trémas branchiaux et le cloaque d'où il est rejeté (fig. 25 et 26). A l'entrée du pharynx des arcs ciliaires péricoronaux dirigent les particules vers une gouttière médio-ventrale, l'endostyle, où elles sont enrobées de mucus et amenées à l'œsophage.

Chez les *Appendiculaires*, ce sont les battements de la queue qui créent un courant intense à travers la logette chitineuse (fig. 25, et 34, e). L'eau est débarrassée des trop grosses particules sur une grille d'entrée ; amenée au niveau de la bouche, elle est aspirée par les battements de deux ceintures ciliaires puissantes situées dans les canaux expirateurs. Arcs péricoronaux et endostyle sont semblables à ceux des Thaliacés.

3) **L'absorption** de l'ensemble eau + particules se rencontre chez les larves du type *Trochophore* et formes dérivées ainsi que chez les larves d'*Echinodermes* (fig. 27, 28 et 32). Un courant inhalant créé par le revêtement cilié du tube digestif traverse celui-ci dans sa totalité entraînant les particules dans un vaste estomac, avec peut-être intervention de cellules mucifères. Ici, c'est le diamètre de l'ouverture buccale (minuscule) qui fait office de filtre arrêtant les particules trop grosses.

Dans tous ces modes de nutrition, que l'on qualifie parfois (abusivement) de passives, l'animal absorbe en principe toutes les particules, vivantes ou inertes, végétales ou animales, amenées par l'eau et qui se situent, soit dans une fourchette dimensionnelle plus ou moins précise, soit en-dessous d'une certaine taille ; en tous cas les proies sont toujours nettement plus petites que le consommateur. Du fait de ce tri dimensionnel, le régime alimentaire des filtreurs sera, en général, à dominante végétale, mais la part animale à base de microzooplancton peut être non négligeable. Il est donc abusif de faire de l'équivalence « filtreur = phytophage », même si elle est souvent vérifiée, une règle absolue.

2.1.2. La prédation

Elle consiste en la capture active de *proies individuelles* avec apparition plus ou moins nette des notions de repérage et de choix, ce qui suppose, dans certains cas, un équipement neuro-musculaire et des organes spécifiques de détection, de préhension et (ou) de contention relativement perfectionnés. Par ailleurs la relation dimensionnelle « grands prédateurs-petites proies » bien qu'assez générale, est souvent mise en défaut. Les mécanismes mis en œuvre sont très divers et on n'en citera que quelques-uns en reprenant ici l'ordre zoologique adopté plus haut (V. I.).

Les *Cnidaires*, Méduses et Siphonophores (fig. 16 et 17), capturent, immobilisent et paralysent leurs proies grâce à leurs tentacules armés de cnidoblastes venimeux. Ces proies, parfois volumineuses, sont amenées à la bouche par ces mêmes tentacules. Chez les *Cténares* (fig. 18) le mécanisme est sensiblement le même, les cnidoblastes étant remplacés par des colloblastes engluant les proies. Certains *Cyddipes* ont des tentacules très longs qui, avec leurs tentilles largement étalés, constituent un large filet dérivant fonctionnant comme une toile d'araignée (fig. 34, f).

Ces types de prédation sont encore largement passifs puisque c'est souvent le choc (aléatoire) de la proie sur la tentacule qui provoque la réaction de capture.

Les *Beroë*, *Cténares* sans tentacules, coiffent activement leurs proies en les aspirant dans leur énorme bouche.

Les *Némertes* (fig. 18) dévagent brutalement leur trompe (organe annexe extérieur au tube digestif) qui s'enroule autour de la proie, l'immobilise, la blesse et l'engluie pour la ramener à la bouche.

Les *Annélides* dévagent aussi une courte trompe armée de forts denticules (il s'agit ici de la partie antérieure exsertible du bulbe buccal) qui saisissent la proie et l'attirent à l'intérieur du tube digestif.

Les *Chétognathes* (fig. 19) nageurs agiles, utilisent leur équipement complexe et très efficace de crochets céphaliques qui s'écartent et se referment brutalement. Ils saisissent ainsi leurs proies et les immobilisent devant leur bouche.

Parmi les *Crustacés* les prédateurs sont nombreux même au sein des groupes ne comportant que des petites formes comme les *Copépodes*. Les appendices buccaux et post-buccaux deviennent alors préhenseurs, armés de soies raides, de griffes, d'épines ou de pinces et les mandibules broyeuses sont fortes. Chez les petites formes on note que le comportement de prédateur n'est pas automatiquement lié à un régime carnivore ; des petits *Copépodes* ou de larves de *Crustacés* se saisissent de *Diatomées* individuelles pour les broyer et aspirer le contenu cellulaire ; certains *Mysidacés* rongent des débris d'Algues macrophytes, forme de régime détritivore.

Les *Mollusques Hétéropodes* (fig. 23) happent leurs proies à l'aide de leur muflle dévaginable (comportement voisin de celui des *Annélides*), alors que les *Mollusques Gymnosomes* (fig. 24) les immobilisent grâce à des « équipements » annexes : ventouses, trompe et tentacules armés ou non, extrêmement variés et évolués.

Enfin on pourrait, à la limite, qualifier de prédateur le comportement alimentaire de certains Protozoaires (*Actinopodes* et *Rhizopodes*) qui absorbent leurs proies après les avoir capturées au moyen de pseudopodes.

*

**

Même d'après cette énumération simplifiée, apparaît la diversité des comportements alimentaires au sein du plancton. Il est intéressant en particulier de noter que cette diversité existe aussi à l'intérieur d'un groupe aussi homogène que les Copépodes où on rencontre, à côté d'une majorité de filtreurs, des prédateurs qui s'attaquent aux Diatomées, aux petits zooplanctons ou aux œufs flottants.

« D'une façon générale on peut admettre que les (comportements) filtreurs sont plus nombreux que les (comportements) prédateurs, aussi bien au point de vue de l'ensemble du peuplement planctonique qu'à l'intérieur de chaque unité systématique, toutes les fois que le plancton (notamment végétal) est suffisamment riche. Ceci explique que les filtreurs l'emportent :

- dans les eaux superficielles par rapport aux eaux profondes ;*
- dans les mers froides (en période de poussée végétale) par rapport aux mers chaudes ;*
- dans les phases initiales d'une poussée planctonique globale par rapport aux phases tardives. » (Pérès).*

2.2. Les modalités de la reproduction

La reproduction chez les espèces animales holoplanctoniques ne présente aucune spécificité particulière liée à leur écologie et qui les opposerait à ce que l'on observe dans le domaine benthique. Tout au plus peut-on dégager des tendances dans les « options » entre les différentes modalités et stratégies, toutes observées par ailleurs. La fécondité est généralement très élevée, avec des œufs pauvres en vitellus qui libèrent rapidement et en grand nombre des larves susceptibles d'exploiter au mieux la ressource abondante mais finement dispersée que représente le nanoplancton, et de supporter une très forte mortalité.

Avec Pérès (1976), on peut « souligner que l'hermaphrodisme est peu répandu et ne se rencontre guère que dans des rares unités systématiques, où il est pratiquement général : Cténaïres, Chétognathes, Thaliacés. De même les processus de multiplication asexuée sont assez rares et toujours liés à la vie coloniale, comme chez les Siphonophores, les Pyrosomes, les Salpes et les Doliolés. Encore existe-t-il chez ces deux derniers groupes, une remarquable alternance de génération entre l'oozoïde, dépourvu de gonades mais capable de bourgeonner des individus dont certains (Doliolés) ou la totalité (Salpes) sont dotés de gonades, mais incapables de multiplication asexuée. La dislocation des chaînes de Salpes formées d'individus sexués dont l'œuf fécondé engendre à son tour une nouvelle chaîne par bourgeonnement, peut conduire à des populations extrêmement importantes (on l'a vu plus haut)...

« La plupart des Scyphozoaires présentent également une alternance de génération avec un stade polype benthique ou scyphistome, qui donne par

multiplication asexuée des Méduses qui représentent la phase sexuée ; chez certaines Méduses, la phase polype disparaît et la phase Méduse est elle-même parfois capable de bourgeonner.

« Chez les Crustacés les modalités du développement sont très variées : d'une façon générale les Cladocères, les Amphipodes et (les Mysidacés) sont incubateurs, alors que les Copépodes, les Ostracodes et les Euphausiacées sont ovipares et montrent une succession de stades larvaires.

« Le nombre de générations par an peut être très élevé, surtout chez les formes de petite taille, mais dépend très largement de la température. Chez les Copépodes, par exemple, les espèces des hautes latitudes ont seulement 1-2 générations qui surviennent durant la belle saison, certains individus passant l'hiver à l'état de vie ralentie, et vivant aux dépens de leurs réserves, (souvent à une profondeur plus grande) ; dans les mers tempérées comme la Méditerranée occidentale, il peut y avoir 4-5 générations par an et jusqu'à 10-11 dans les mers les plus chaudes où la reproduction est pratiquement continue. Ces différences procèdent sans doute à la fois d'une influence directe de la température sur le métabolisme et d'une influence indirecte sur le rythme de la production primaire, rythme qui conditionne la pullulation des herbivores... » Les Appendiculaires présentent les mêmes possibilités de pullulations rapides dans des conditions d'environnement favorables.

D'une façon générale, on peut donc constater que le plancton animal dans son ensemble présente des modalités de reproduction assez souples pour s'adapter et exploiter au mieux un environnement dans lequel certains facteurs, et en particulier les disponibilités trophiques, sont relativement très variables. D'autre part on notera que le plancton use très peu du milieu benthique pour assurer sa reproduction, puisque seuls quelques Cnidaires en phase asexuée sont dans ce cas, alors que, à l'inverse, nombre d'espèces benthiques « exploitent » le milieu pélagique pour assurer la nutrition de formes larvaires méroplanctoniques abondantes ; celles-ci ne trouveraient probablement pas dans le milieu benthique une nourriture convenable en qualité (gamme dimensionnelle) et en quantité que leur offre le nano- et le microplancton (on y reviendra dans la 2^e partie). On retrouve là l'opposition entre l'énorme volume du milieu pélagique, même si la zone la plus riche est limitée aux quelques centaines de mètres superficiels, et la mince pellicule benthique.

Dans le même ordre d'idées, il est évident que...

« Le problème de l'espace disponible ne se pose guère, non plus que celui de l'exposition des jeunes à des conditions de milieu défavorables, puisque ces jeunes naissent au sein de la masse d'eau qui a permis l'exercice de la fonction reproductrice par la génération précédente. Néanmoins, il faut tenir compte des phénomènes d'expatriation qui frappent certaines espèces appartenant aux peuplements planctoniques des grands circuits océaniques » (voir ch. VI.5) ; « ainsi certaines populations appartenant à des espèces subtropicales qui peuplent le Gulf Stream et la Dérive Nord-Atlantique sont condamnées à disparaître sans postérité lorsqu'elles sont transportées jusqu'aux côtes des îles Britanniques ou de la Scandinavie, où le climat local plus froid altère considérablement les paramètres hydrologiques ». (Péres)

CHAPITRE VI

Le domaine pélagique Les peuplements planctoniques

1. Microrépartition quantitative du plancton

Il est évident que, contrairement aux paramètres physico-chimiques, les paramètres biologiques ne se présentent pas identiques à eux-mêmes en tous points d'un milieu théoriquement homogène, c'est-à-dire à l'intérieur d'un écosystème. La matière vivante est particulière, et, à un très faible niveau dimensionnel, de l'ordre du mm^3 ou du cm^3 , par exemple, un prélèvement n'a pratiquement aucune signification statistique. Dans le milieu pélagique, une observation strictement ponctuelle dirait s'il y a ou non présence en ce point d'un plancton sans extrapolation possible. Mais en fait, dans la pratique, l'observation ponctuelle n'existe pas et le planctonologiste opère en prélevant la matière vivante, ou une partie de celle-ci, comprise dans un certain volume. En écologie quantitative, il souhaite pouvoir en déduire par extrapolation des données sur les biomasses partielles ou totales contenues dans des volumes parfois énormes, et en suivre l'évolution. Cette extrapolation n'est concevable que si on peut avoir des informations sur les modalités de la micro-répartition des organismes du plancton dans leur milieu, c'est-à-dire évaluer le degré d'hétérogénéité des paramètres biologiques, dans un milieu supposé a priori statistiquement homogène à grande échelle (notre définition de l'écosystème). Ces notions ont déjà été abordées à propos du Phytoplancton (*ch. IV, 2*). On trouvera dans Bougis, 1974 (9-4), une revue de quelques études sur la *micro-répartition du zooplancton* en vue essentiellement de proposer des stratégies d'échantillonnage ; mais l'intérêt des résultats obtenus, résumés ci-dessous, dépasse cet aspect strictement méthodologique.

La pratique de l'analyse des observations individuelles montre que, même lorsque les récoltes sont réalisées dans des conditions techniques optimales (synchronisme et proximité), une variation importante existe encore dans les résultats obtenus. Cette variation est due aux irrégularités de répartition des organismes du plancton à l'échelle des volumes élémentaires traités.

Sur une série d'observations aussi synchrones et proches que possible, on calcule un coefficient de variation **V** :

$$\mathbf{V} = \mathbf{s/m} \times \mathbf{100} \quad ; \quad \mathbf{s} = \text{écart-type}, \quad \mathbf{m} = \text{moyenne}$$

A partir de nombreux travaux, on peut admettre que $V = 22$ à 44% de m , en général, mais dans certains cas on peut atteindre des valeurs beaucoup plus élevées, avec alors des répartitions qui s'éloignent de la normalité. Par ailleurs, le coefficient de variation V se montre relativement indépendant de la moyenne m , et de grands échantillons seront aussi variables que des petits :

« Cette variation importante rencontrée dans les mesures (...) rend difficile les comparaisons directes entre échantillons et il est nécessaire d'être circonspect vis-à-vis de la significativité des différences observées. » Par exemple, sur des numérations d'œufs de sardines, seules des différences du simple au double au moins pourraient être considérées comme indiquant une variation réelle. En simplifiant des données détaillées par Bougis (tableau 9.2.), on peut proposer comme limites de confiance à 95% de sécurité pour une observation isolée (en % de la valeur obtenue) :

- entre 6 et 1 000 % pour les œufs de Poissons,
- entre 40 à 200 % pour des Euphausiacés,
- entre 50 à 150 % pour les Copépodes,
- entre 50 à 200 % pour des Chétognathes.

Toutes ces fourchettes sont très larges et, pour certains auteurs, seraient plus particulièrement importantes dans le cas du méroplancton, le cas extrême étant celui des œufs de Poissons.

De nombreuses observations font apparaître un aspect intéressant de cette micro-répartition : « la variance observée diffère sensiblement de la variance existant dans une distribution au hasard (... ce qui) marque l'existence d'un phénomène d'agrégation (distribution... surdispersée... ou contagieuse positive), comme si les organismes s'attiraient mutuellement ». Cette répartition « en essaim » ou en taches (*patchiness* des Anglo-Saxons) avait déjà été notée à propos du seul phytoplancton (*ch. IV, 2.5.1.*).

Wiebe avec un enregistreur continu, a analysé une zone de 600 mètres de côté à 90 mètres de profondeur avec des échantillonnages correspondant à des traits d'une douzaine de mètres, réalisés en 4 heures de temps vers midi (période de stabilité). Six espèces, les plus abondantes, ont été dénombrées. Ici encore, la répartition pour chaque espèce est très irrégulière avec des taches successives dont la dimension est de l'ordre de 15 mètres en moyenne avec une distance d'une trentaine de mètres entre les centres (3 taches par 100 mètres). De plus, l'analyse statistique indique que les concentrations élevées ou faibles des 6 espèces dominantes tendent à coïncider plus souvent que ne le voudrait le hasard ; autrement dit les taches ont tendance à être plurispécifiques. Les phénomènes d'attraction trophique ne suffisent pas à expliquer la présence au sein de ces taches, des différentes espèces ; des causes de nature physique ont été évoquées en particulier l'action possible des « cellules de Langmuir », micro-structures dynamiques créées par le vent dans les couches superficielles. Deux modèles ont été proposés respectivement par Stommel (action purement physique) et Stavn (intervention de phénomènes de rhéo- et de phototropisme) illustrés par la figure 35.

En résumé, « ... il faut bien admettre que, malgré le brassage du milieu pélagique » et l'inaptitude relative du plancton à se libérer des eaux en mouvement, « la répartition au hasard du plancton est extrêmement rare, (...) la répartition agrégée est la règle la plus générale ».

La prise en considération des différents aspects de cette micro-répartition s'avère donc indispensable à l'établissement de stratégies d'échantillonnage

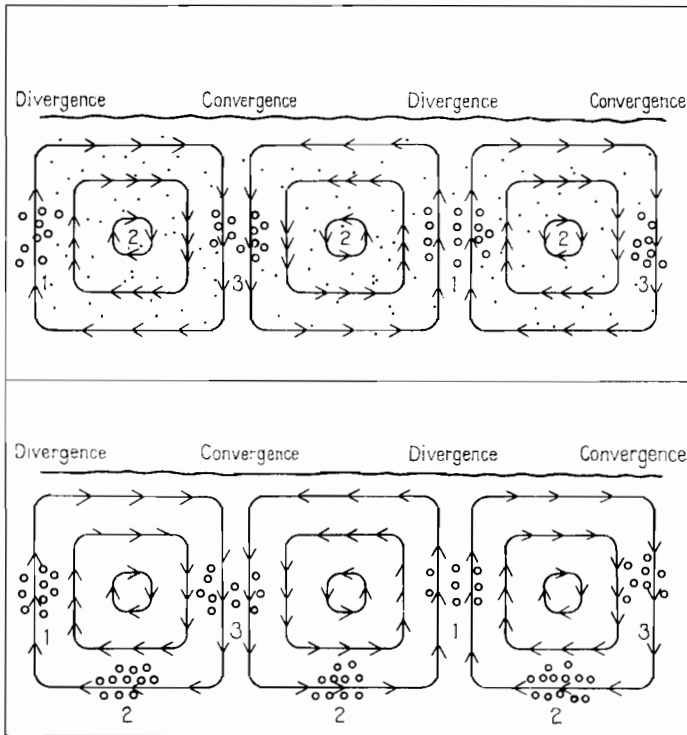


FIGURE 35 : Spirales de Langmuir et répartition du zooplancton.

Les coupes sont perpendiculaires à la direction du vent et les flèches indiquent la direction des courants.

En haut, modèle de STOMMEL avec des particules de différentes densités : 1, particules à flottabilité négative se concentrant dans les remontées d'eau ; 2, particules à flottabilité neutre se répartissant au hasard ; 3, particules à flottabilité positive s'agrégant dans les descentes d'eau.

En bas, modèle de STAVN avec des zooplanctontes s'orientant activement dans les courants en fonction de la lumière : 1, 2 et 3 représentent les zones d'agrégation quand le courant est respectivement grand, moyen ou faible.

D'après STAVN, 1971 (1).

assez faibles pour la mise en évidence des variations significatives des peuplements planctoniques qui vont être envisagés maintenant.

2. Variations saisonnières des peuplements planctoniques

Les variations de composition locale du plancton liées à sa micro-répartition étant supposées effacées par un échantillonnage judicieux et des résultats quantitatifs bien interprétés, on constate encore une grande variabilité dans le temps des abondances relatives et absolues des différents

éléments planctoniques dans une même région. Cette variabilité, si elle est suivie sur de longues périodes, montre au cours des cycles annuels successifs certaines analogies et, pour les différentes espèces, des rythmes d'abondance relativement stables qui vont permettre d'établir, pour une région donnée, un « calendrier planctonique », tableau de la composition florofaunistique la plus probable du plancton en fonction de la saison.

Cette variabilité, suivie dans une zone géographique limitée, peut avoir deux causes essentielles :

1) Départ de l'ensemble d'une masse d'eau hydrologiquement définie, remplacée par une autre, toutes deux entraînant avec elles passivement leurs peuplements. Il y a alors, en toute rigueur, remplacement d'un biotope, et en conséquence d'un écosystème (dans le sens où, nous l'avons défini) donc de sa biocénose, par un autre. C'est le cas lors de l'établissement (ou de l'affaissement) d'une remontée d'eau saisonnière, ou du déplacement d'un front séparant deux masses d'eaux différentes (voir *ch. XI*, le front thermique de la côte occidentale d'Afrique).

2) Modification cyclique (au rythme des saisons) des paramètres abiotiques d'une masse d'eau géographiquement stable, ce qui commande au sein de la biocénose, les rythmes de reproduction des différentes espèces avec pour conséquences, l'apparition de formes jeunes, et l'augmentation parfois très rapide du nombre des individus ; cette dernière souvent liée aux disponibilités trophiques, elles-mêmes dépendantes du climat.

Dans les deux cas il y a bien variation saisonnière du peuplement local, mais dans le premier il y a alternance de deux écosystèmes avec déplacement du milieu-support avec sa biocénose, alors que dans le second il y a évolution sur place de l'écosystème et, de ce fait, modification plus ou moins rapide, dans leurs aspects quantitatifs, des éléments d'une biocénose unique. Cette opposition est évidemment très schématique et, dans la réalité, une masse d'eau en déplacement subit des modifications hydrologiques internes, alors que des variations hydrologiques ont souvent pour conséquence un brassage, sinon une redistribution des masses d'eaux. Toutefois l'un ou l'autre de ces aspects peut-être prépondérant.

Dans la description des modalités des variations saisonnières du plancton observables dans une région donnée, on peut disjoindre les participations respectives du méro- et de l'holoplancton.

2.1. Le méroplancton

Il regroupe des éléments du Zooplancton qui présentent des fluctuations saisonnières particulièrement nettes puisqu'il est constitué par les phases larvaires planctoniques d'espèces benthiques.

La présence dans le plancton des larves de chacune de ces espèces sera liée à deux facteurs.

a) **Calendrier de reproduction de l'espèce** : date de déclenchement et durée de la période de ponte. La date est liée à la réalisation d'un certain environnement (souvent dépassement d'un seuil thermique) ; la durée est fonction du climat hydrologique : étalée dans les régions climatiquement stables, elle sera plus brève dans les régions à climats tranchés en particulier vers les hautes latitudes.

b) **Durée de la phase larvaire** : Elle est généralement courte, de quelques jours à quelques semaines (sauf exceptions comme dans le cas de la larve *Tomaria* d'Enteropneuste).

Chaque espèce méroplanctonique sera donc présente dans le plancton pendant une période dont la date et la durée dépendront de ses propres exigences « autoécologiques ». Celles-ci n'étant pas identiques pour les différentes espèces, on pourra rencontrer des larves méroplanctoniques en toutes saisons avec toutefois, dans les régions tempérées et froides, une période particulièrement favorable au printemps. Bougis en cite quelques exemples démonstratifs (fig. 36).

Devant la Station de Villefranche-sur-Mer, en Méditerranée nord-occidentale, les larves *Pluteus* de l'Oursin *Arbacia lixula* ne se trouvent qu'en saison d'eaux chaudes entre juin et novembre, avec un début plus ou moins tardif selon les années, alors qu'à l'inverse, les larves *Mittraria*, trochophores particulières des Annélides Oweniidés ne sont présentes qu'en hiver entre décembre et mars.

Le Cirripède *Balanus balanoides* présente en mer de Barents, au nord de la Finlande, un cas particulièrement spectaculaire ; ses larves *Nauplius* apparaissent clairsemées en janvier. Leur densité s'accroît lentement jusqu'à la fin de mars (quelques centaines par m³), puis, en deux ou trois jours, on constate un accroissement d'un facteur 100 avec des maxima de 30 000/m³, ce qui peut représenter 99 % du zooplancton en nombre. A la fin d'avril il n'y en a plus. On passe donc de la dominance absolue à l'absence totale. En biomasse toutefois, compte tenu de la très faible taille du Nauplius, le phénomène reste relativement plus discret.

Même dans les régions intertropicales le méroplancton présente ce type de fluctuations d'ensemble et d'alternance présence/absence au niveau de l'espèce avec toutefois des périodes plus longues et des « pics » d'abondance plus amortis.

2.2 L'holoplancton

C'est lui qui constitue l'essentiel de la biomasse zooplanctonique au moins dans les tranches dimensionnelles supérieures au micro-plancton et si on élargit la notion d'holoplancton au phytoplancton (totalement holoplanctonique) il est alors toujours prépondérant. Les importantes variations saisonnières du phytoplancton ayant été évoquées par ailleurs (ch. IV, 2.3), on s'en tiendra au seul holoplancton animal où on a observé aussi des cycles de variations d'abondance. Ici encore, quelques exemples en montreront diverses modalités. Les deux premiers sont cités par Bougis (1).

1) Devant Villefranche, le groupe des Appendiculaires est représenté par plusieurs espèces qui, au long de l'année, dominent successivement (fig. 37, A) : *Oikopleura longicanda* apparaît en été, va être pratiquement seul pendant tout l'automne puis laisse la place à deux espèces qui coexistent largement tout l'hiver mais se succèdent en dominance, *Fritillaria borealis* et *Fr. pellucida* ; à la fin de l'hiver le genre *Oikopleura* réapparaît avec deux espèces successives, *O. dioïca* et *O. fusiformis*. Les observations qui portent sur deux saisons montrent d'une année à l'autre de nettes différences sur un même « scénario ».

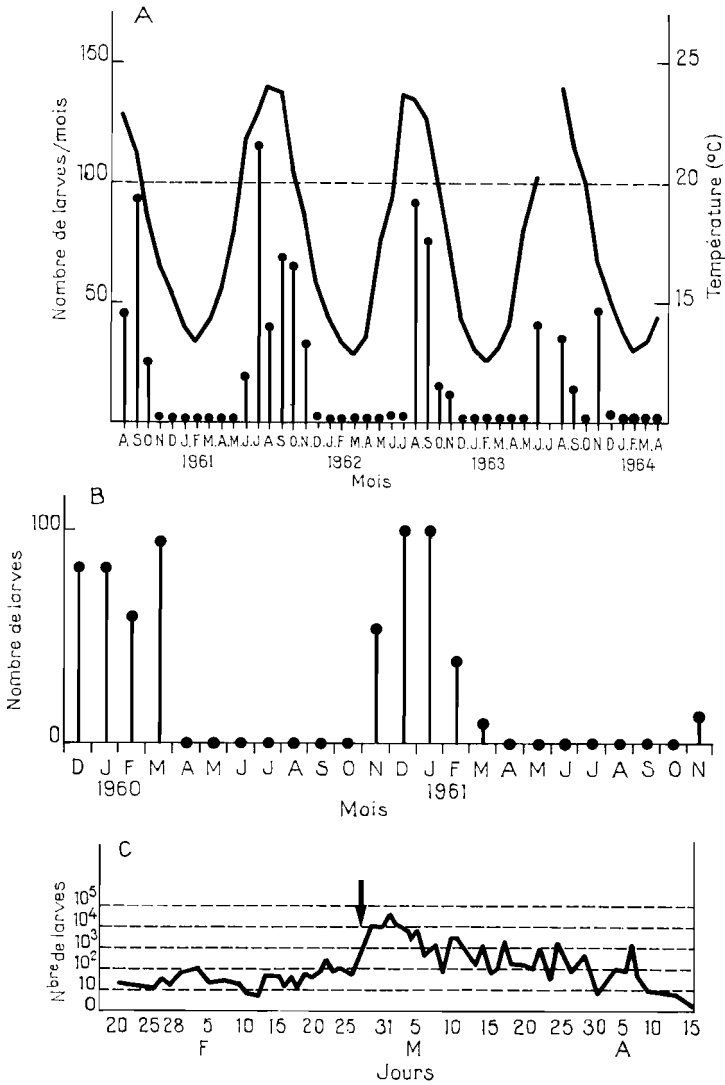


FIGURE 36 : Exemples de variations dans l'abondance du méroplancton larvaire

A : Variation du nombre de larves *pluteus* de l'oursin *Arbacia lixula* par pêche (à 5 m de profondeur, dans des conditions similaires) et évolution de la température à Villefranche.

B : Variation du nombre de larves du type *mitraria* (Polychètes Oweniidae) récoltées par mois, pour 10 coups de filet, à Villefranche.

C : Variation du nombre au mètre cube de larves *nauplius* du Cirripède *Balanus balanoides* dans la baie de Dalne-Zelenestskaya (est de la mer de Mourmansk) en 1958 ; la flèche souligne le début de l'apparition massive des nauplius en mer (ordonnées logarithmiques).

Réf. : A : FENAUX, 1962 ; B : SENTZ, 1962 ; RZEPISHEVSKY, 1962 (1).

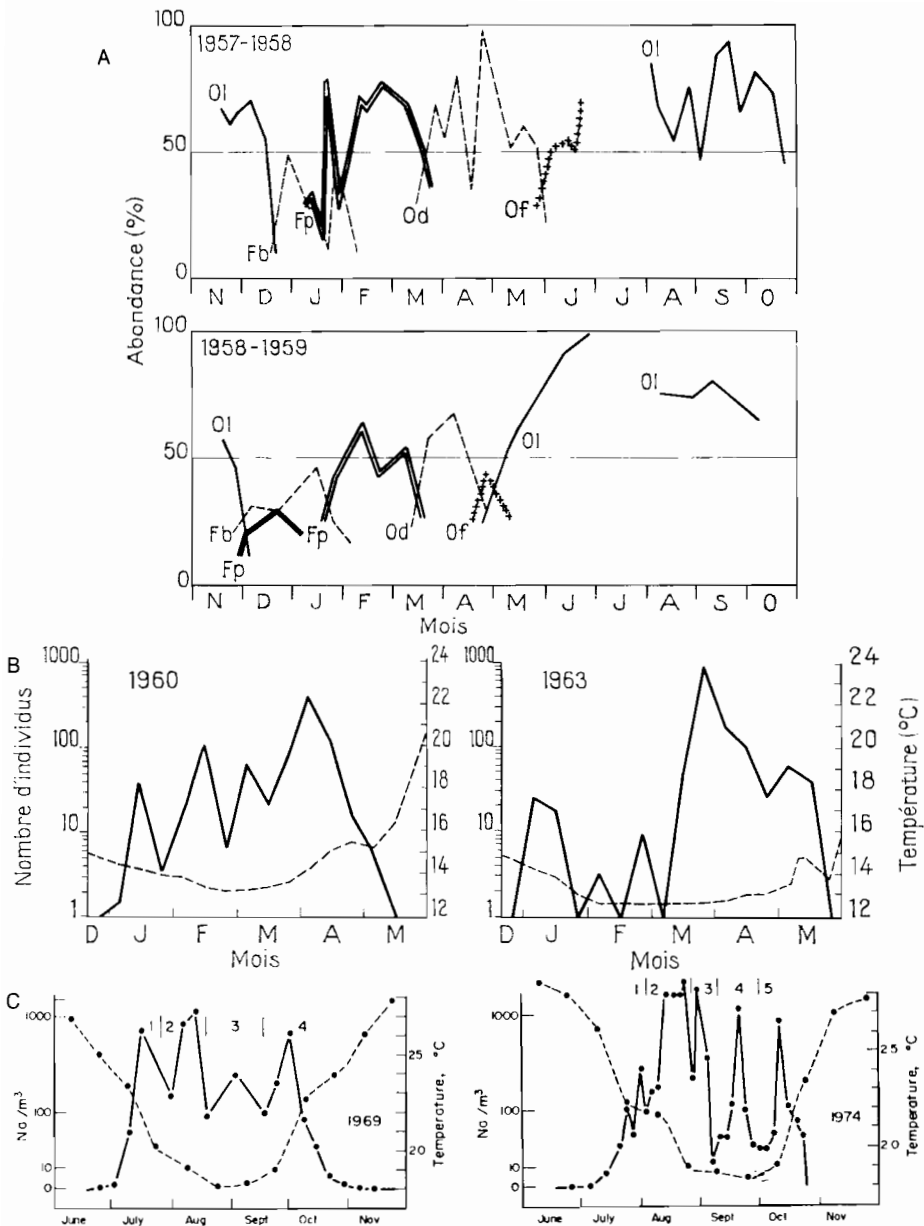


FIGURE 37: Exemples de variations saisonnières d'espèces holoplanctoniques (1)

A: Ordre cyclique d'abondance relative au point A, à l'entrée de la rade de Villefranche, des 5 espèces principales d'Appendiculaires: O1: *Oikopleura longicauda*; Fb: *Fritillaria borealis*; Fp: *Fritillaria pellucida*; Od: *Oikopleura dioica*; Of: *Oikopleura fusiformis*.

B: Variation du nombre moyen d'individus (courbes pleines) du tunicier *Salpa fusiformis* pêchés chaque décade (blastozoïdes seulement) et évolution de la température (moyenne de 0 et 50 m) (courbes en tirets) en rade de Villefranche.

C: Variations en nombre/m³ sur deux années de *Calanoides carinatus* dans des traits de subsurface en station néritique. Les générations successives sont dénombrées et séparées par une ligne verticale. Les tiretés représentent la température moyenne à 10 mètres.

Réf. : A: FENAUX, 1963 (1); B: BRACONNOT, 1968 (1); C: BINET & SUISE de Ste. CLAIRE, 1975 (4).

2) Toujours à Villefranche, les stades blastozoïdes du Tunicier *Salpa fusiformis* ne sont présents que de décembre à mai et abondants lorsque la température de l'eau est comprise entre 13° et 15°. Si, au cours de l'hiver, la température tombe en-dessous de 13°, ils se raréfient pour réapparaître brutalement lorsque les conditions redeviennent favorables (fig. 37, B).

Dans ces deux cas, la présence de l'espèce en quantité significative est liée à la réalisation d'un environnement donné. Elle disparaît ensuite. Il y a ainsi chaque année une période unique de présence relativement régulière mais dans le détail de laquelle on constate une grande variabilité avec des pics variables en position et en intensité.

3) Devant le Côte-d'Ivoire, le Copépode *Calanoïdes carinatus* est particulièrement abondant de juillet à novembre c'est-à-dire en saison (hydrologiquement) froide. Pendant cette période 4 ou 5 générations se succèdent auxquelles peuvent être rapportés des pics successifs d'abondance très nets (fig. 37, C).

De telles successions de générations ont été observées chez de nombreuses espèces, accompagnées d'une diminution progressive de la taille de l'adulte mûr peut-être liée à des ressources trophiques au cours de la croissance, de plus en plus amenuisées ; cela se termine par une dernière génération dont la croissance s'arrête et qui va souvent passer la période défavorable en zone plus profonde à l'état de vie plus ou moins ralentie (formes larvaires évoluées ou subadultes à métabolisme bas). Russel donne une représentation schématique de quelques cas en mer tempérée (fig. 38, A).

4) Les Copépodes, on l'a vu, constituent, au moins dans les mers tempérées et froides, l'élément prépondérant du zooplancton. Colebrook a suivi les variations d'abondance de 18 espèces pendant 15 ans d'après les dépouillements des enregistreurs automatiques de plancton (C.P.R.), il a mis en évidence l'existence de 3 groupes d'espèces, fortement corrélées entre elles, dont les périodes de présence et de maximum d'abondance (toutes générations confondues) se situent respectivement en mai, en juillet-août et en septembre-octobre (fig. 38, B).

Si on prend en compte la totalité des éléments du Zooplancton capturés en nombre significatif à partir d'observations répétées toute l'année, on peut, comme dans le cas du phytoplancton, établir un « calendrier » local zooplanctonique. Les figures donnent des exemples de tels calendriers établis en valeurs numériques d'abondance absolue (fig. 39, A) ou en valeur relative (fig. 39, B). On peut aussi, plus simplement, se limiter à suivre l'évolution du nombre total d'individus capturés, du volume total de plancton, de son poids total ou du poids de tel ou tel élément (phosphore, carbone, etc.) (fig. 39, C et D). On obtient ainsi une information sur l'évolution dans le temps de la ressource trophique globale pour les planctonophages. Dans les zones tempérées et froides, à climats tranchés, un cycle est très net avec un ou deux maxima et des amplitudes de variation atteignant un facteur 8 à 10. Dans des eaux où les paramètres physiques (température et éclaircissement) sont stables on note aussi des cycles saisonniers mais très amortis, avec des variations de l'ordre du simple au double par exemple dans la mer des Sargasses.

Contrairement à ce qui se passe pour le Méroplancton, il est évident qu'une espèce holoplanctonique n'est jamais totalement absente.

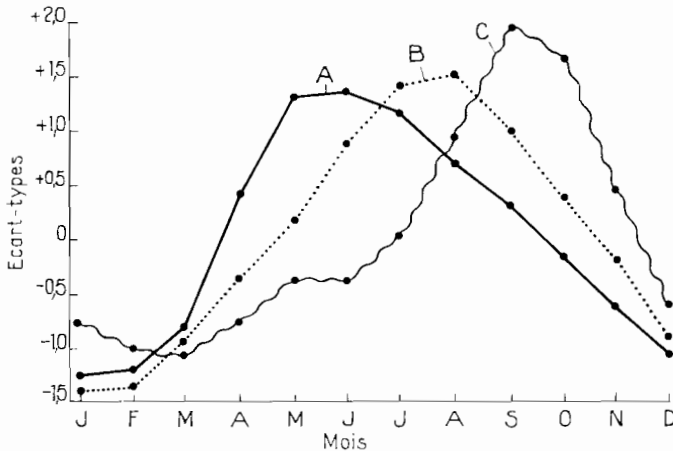
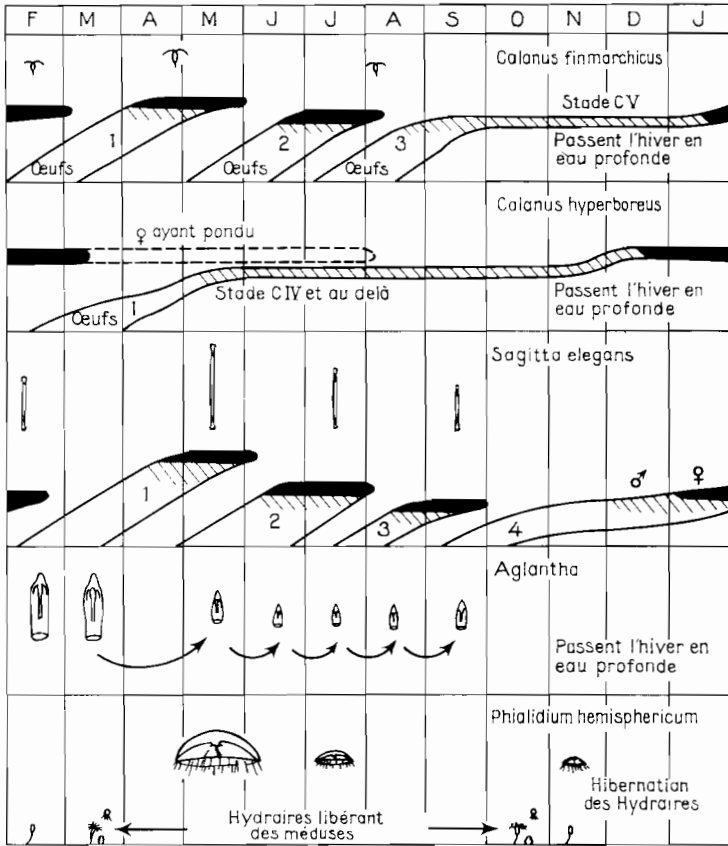
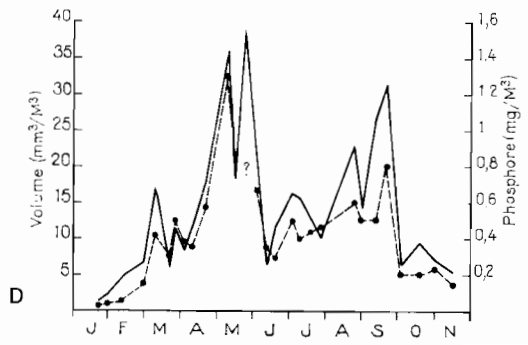
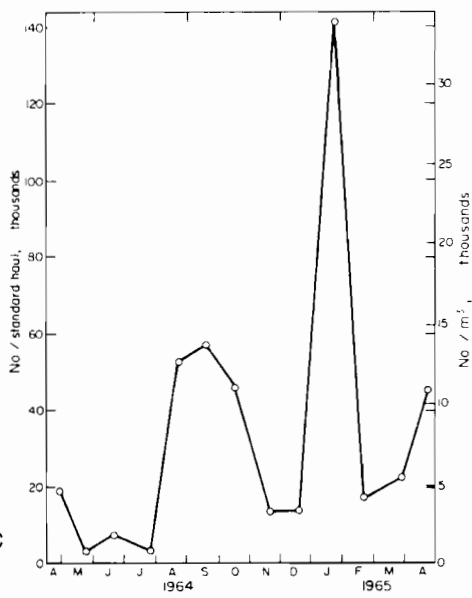
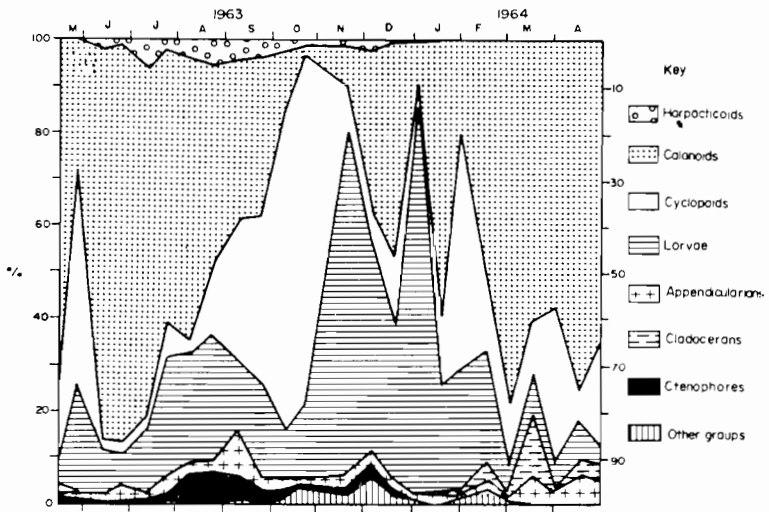
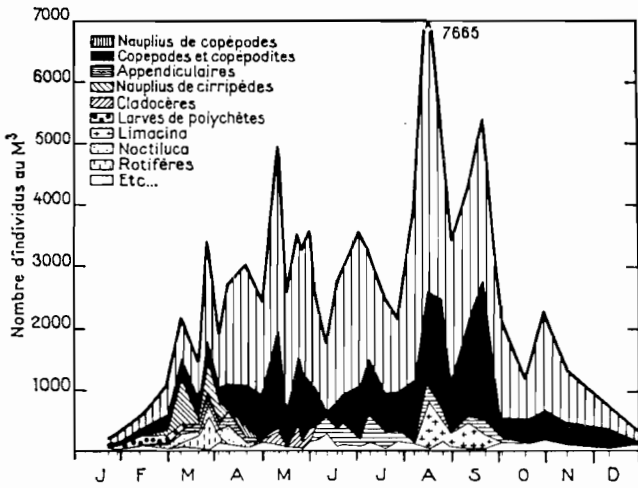


FIGURE 38 : Exemples de variations saisonnières d'espèces holoplanctoniques (2)

A : Représentation schématique du cycle annuel de cinq éléments du zooplancton dans les conditions boréales. La dimension relative des individus est respectée. CV : copépodite V ; 1 : première génération, etc.

B : Courbes représentant les cycles moyens saisonniers d'abondance pour 3 groupes de Copépodes (18 espèces au total) de 1948 à 1962, dans les eaux entourant les îles Britanniques.

Réf. : A : RUSSEL, 1935; B : COLEBROOK, 1965. (1).



Lorsqu'elle ne figure plus dans des observations quantifiées, on doit admettre :

— soit qu'elle est « ailleurs », entraînée passivement avec les masses d'eaux ou émigrée à la recherche d'un meilleur biotope.

— soit qu'elle est raréfiée et, sous forme de stade de résistance ou d'attente, localisée souvent dans des couches plus profondes, plus froides où les besoins trophiques sont très diminués sinon nuls, du fait d'un métabolisme ralenti.

3. Variations à long terme

A propos de quelques exemples précédents, on a pu constater que certains événements annuels, comme on pouvait s'y attendre, se reproduisaient sous des aspects quantitativement différents d'une année à l'autre (intensité et dates). Ceci implique que, à l'échelle temporelle de l'année, les biocénoses peuvent présenter des modifications plus ou moins profondes.

Dans les cas les plus simples la relation apparaît directe et évidente entre un cycle spécifique et un paramètre hydrologique unique et bien identifié, presque toujours la température, dont le rôle paraît décisif en particulier dans la date d'apparition des larves méroplanctoniques mais aussi bien souvent, dans le déroulement des cycles holoplanctoniques. C'est le cas dans l'exemple cité plus haut de la présence en abondance des blastozoïdes de *Salpa fusiformis* devant Villefranche (fig. 37, B). On pourrait en citer beaucoup d'autres qui relèvent tous de l'autoécologie des espèces.

Au niveau des ensembles, on relève aussi de telles relations. C'est ainsi que les modifications hydrologiques locales entraînées par l'apparition du phénomène de grande envergure « El niño » sur les côtes chilo-péruviennes ont des répercussions intenses sur le plancton, en composition et en biomasse, selon un mécanisme plus complexe du fait du nombre de facteurs impliqués directement (température, teneurs en nutriments, arrivées de masses d'eau inhabituelles, etc.). De la même façon, de profondes modifications constatées dans les peuplements planctoniques

FIGURE 39 : *Calendriers zooplanctoniques*

◀ A : Variation du nombre total d'organismes du zooplancton contenu dans 1 m³ d'eau, entre 0 et 45 m, au cours de l'année 1934, en Manche, à 5 milles au large de Plymouth, et répartition entre les principaux groupes représentés. Profondeur de la station : 50 m. Filet en soie fine à vide de maille non précisé.

B : Variation de l'abondance relative des principaux groupes zooplanctoniques en zone néritique (Hauraki Gulf, Nlle-Zélande).

C : Variation en nombre du zooplancton total (même station).

D : En trait plein : variation de volume de zooplancton récolté par mètre cube d'eau (entre 0 et 45 m) au cours de l'année 1934, en Manche, à 5 milles au large de Plymouth ; en tirets : variation du phosphore sous forme organique existant par mètre cube, mesuré sur une fraction aliquote de la prise.

Réf. : A & D HARVEY & al., 1935 (1) ; B & C : JILLET, 1971 (4).

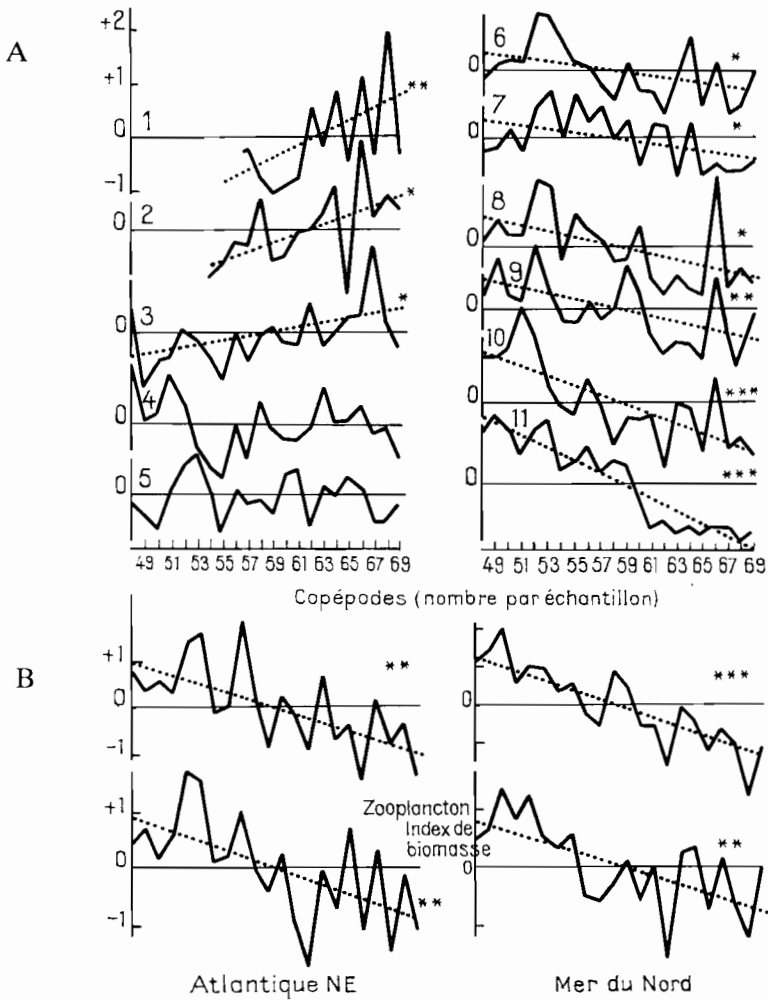


FIGURE 40 : Exemple d'évolution du zooplancton sur le long terme

A. Fluctuation, dans l'ensemble des eaux autour des îles Britanniques, de l'abondance des espèces suivantes : 1, *Pleuromamma borealis* ; 2, *Euchaeta norvegica* ; 3, *Acartia clausi* ; 4, *Temora longicornis* ; 5, *Clione limacina* ; 6, *Calanus helgolandicus* et *finmarchicus* (copépodites V et adultes) ; 7, *Metridia lucens* ; 8, *Candacia armata* ; 9, *Centropages typicus* ; 10, *Spiratella retroversa* ; 11, *Pseudocalanus* et *Paracalanus* réunis.

B : Fluctuation dans l'Atlantique Nord-Est et dans la mer du Nord du nombre total de copépodes par échantillon et de l'indice de biomasse du zooplancton.

Les graphiques de A et B montrent les valeurs moyennes annuelles pour chaque espèce ou chaque paramètre, réduites de telle sorte que la moyenne générale soit égale à 0 (l'échelle des écarts-type est en haut et à gauche). Les lignes de tendance sont tracées pour les graphiques où elles peuvent s'assimiler à une droite de façon significative (c'est-à-dire avec un coefficient de sécurité de 95 %, 99 % ou 99,9 % ce qui est indiqué respectivement par 1, 2 ou 3 astérisques). L'indice de biomasse est établi en tenant compte de l'abondance des organismes et de leur poids humide moyen.

Réf. : GLOVER, ROBINSON & COLEBROOK, 1970 (1).

des eaux ivoiro-ghanéennes semblent pouvoir être reliées indirectement à la récente période de sécheresse qui a sévi sur le Sahel entraînant une diminution de la dessalure et des apports terrigènes dans les eaux littorales de la côte nord du golfe de Guinée.

Ces exemples illustrent la relation qui a été proposée, à propos des définitions des termes écologiques, entre biotope et biocénose et on peut supposer (et on constate souvent) que le retour à des conditions hydrologiques normales (?) ramène des peuplements planctoniques normaux (?), la « normalité » étant définie comme des états proches des conditions « moyennes » sur un grand nombre d'années. On pourra alors parler, selon les modalités en rythme et en durée des écarts à la moyenne, — soit de variations accidentelles, — soit de variations cycliques à longue période.

Selon les mêmes mécanismes, une modification définitive d'un ou de plusieurs facteurs de l'environnement modifiera définitivement les peuplements planctoniques; c'est ainsi que la réalisation du barrage d'Assouan semble avoir perturbé profondément le plancton d'une grande zone de la Méditerranée sud-orientale.

Il est aussi très fréquent, lorsqu'on procède à des analyses assez fines, que l'on observe d'une année à l'autre, des variations apparemment aléatoires autour d'une moyenne stable. Ces variations, généralement d'assez faible amplitude, sont probablement liées à tout un ensemble de phénomènes de synergie et d'interactions complexes entre facteurs abiotiques et biotiques actuellement impossibles à démêler. Elles n'ont de toutes façons pas ou peu d'implications sur l'« état moyen » des biocénoses. Mais si on suit ces variations, à première vue aléatoires, sur des périodes de l'ordre de la décennie au moins, il arrive parfois (ce n'est pas le cas général) que l'on mette en évidence des évolutions orientées, des **tendances** plus ou moins nettes. Nous emprunterons encore à Bougis un exemple établi à partir des dépouillements du C.P.R. La figure 40 « fait apparaître que, dans les eaux environnant les îles britanniques, les trois Copépodes *Pleuromamma borealis*, *Euchaeta norvegica*, *Acartia clausi* ont, depuis une quinzaine d'années, marqué une augmentation d'abondance. Si le Copépode *Temora longicornis* est resté stable ainsi que le Ptéropode *Clione limacina* par contre 7 autres espèces de Copépodes ont décliné ainsi que le Ptéropode *Spiratella retroversa*... » Enfin, très globalement, l'indice de biomasse totale du zooplancton dans l'Atlantique Nord indiquerait une tendance continue à la décroissance. De tels phénomènes, si on admet la réalité stricte de la relation biotope ↔ biocénose, supposent une modification lente et subtile, non cyclique à l'échelle de nos observations, d'un ou de plusieurs facteurs qui nous échappent totalement.

4. L'étagement

Biotoques superficiels et biotopes profonds étant très différents, on peut s'attendre (et on le constate) à ce que des pêches de plancton largement étagées sur une même verticale montrent des peuplements qualitativement et quantitativement différents. La question qui se pose est de savoir

jusqu'à quel point ces différences peuvent être considérées comme la superposition de biocénoses distinctes plus ou moins étendues, c'est-à-dire à l'extrême comme traduisant un empilement d'écosystèmes bien différenciés, ou s'il s'agit au contraire d'un continuum variant plus ou moins régulièrement, tel qu'il a été défini au *ch. I. 4. ?*

Les océanographes montrent que le milieu océanique, observé sur toute son épaisseur, est effectivement stratifié, constitué par la superposition de « masses d'eau » (biotopes ?), entités permanentes et stables caractérisées par leurs paramètres physico-chimiques et bien mises en évidence en particulier par l'utilisation des **diagrammes T/S** ; elles sont séparées par des couches de mélange relativement minces. Mais, en fait, les différences de valeur des facteurs abiotiques (en particulier température et salinité) sont faibles, et des espèces quelque peu eurythermes ou euryhalines n'y seront guère sensibles.

Seule la multiplication des observations et des analyses comparées de pêches planctoniques peuvent apporter un début de réponse.

4.1. Image statique moyenne

Dans l'état actuel de nos informations, à partir d'une très large compilation d'observations réalisées dans des zones océaniques stratifiées et stables où ne se rencontrent pas de mouvements verticaux (en réalité toujours très obliques) intenses (la plus grande partie du domaine océanique est dans ce cas), on peut distinguer avec Pérès (4) de la surface jusqu'aux plus grandes profondeurs six **zones** ou couches à peu près bien caractérisables par certains aspects de leurs peuplements planctoniques. Elles ont déjà été citées au *chapitre II., 5., fig. 2* et utilisées pour situer l'aire d'extension verticale des différents éléments du zooplancton présentés précédemment (*chapitre V. 1.*).

a) **Zone épipélagique** : c'est la couche qui s'étend depuis la surface jusqu'à la profondeur maximale à laquelle prospère et se développe encore le phytoplancton, **couche euphotique**, dont l'épaisseur atteint 50 à 100 mètres (parfois plus) selon la région et en fonction de la transparence de l'eau. Elle est caractérisée par un peuplement végétal susceptible de croître et un zooplancton très riche, très varié, et où les Copépodes, sauf événements saisonniers ou locaux, sont largement dominants. On peut y différencier une **sous-zone neustonique** tout à fait superficielle (*chapitre III., I., 2., a*) avec des espèces caractéristiques, un peuplement de formes en moyenne plus petites et où le phytoplancton est un peu moins abondant.

b) **Zone mésopélagique** : partant de la base de la couche euphotique, elle descend jusqu'à la limite inférieure de survie des végétaux soit vers 200-250 mètres ; c'est la **couche oligophotique** où le bilan du métabolisme végétal est inférieur à 1. Des populations phytoplanctoniques y survivent et s'y maintiennent grâce à des échanges d'individus avec la zone supérieure par brassage et mouvements d'eau (ou déplacements autonomes dans le cas des Dinophycées). Le zooplancton, à l'exception des formes neustoniques, est peu différent de celui de la zone épipélagique, d'autant plus que de nombreux planctontes sont susceptibles de se déplacer activement de l'une à l'autre zone selon un rythme journalier (v. ci-dessous 4.4.) ce qui entraîne un fort brassage des populations et amène à associer ces deux premières zones en un **système phytal** opposé au

système aphytal constitué par toutes les couches sous-jacentes (95/100 du volume océanique total).

c) **Zone infrapélagique** : de 250 à 500-600 mètres s'étend une couche où le phytoplancton est définitivement absent et où le zooplancton se présente sous un aspect très particulier. Quelques espèces y vivent en permanence, mais l'essentiel du peuplement est constitué par :

- des espèces déjà rencontrées plus haut dans le système aphytal et dont de nombreux individus descendent dans la journée dans ces couches obscures,

- des espèces que l'on retrouvera en permanence plus profondément et qui remontent la nuit.

Cette zone est donc biologiquement une zone de transition et de contact entre les deux systèmes, large *écotone* dont la composition faunistique peut varier rapidement dans le temps et où il est difficile d'identifier des espèces caractéristiques.

d) **Zone bathypélagique** : de 500-600 mètres jusque vers 2 000-2 500 mètres, cette zone peut-être caractérisée par un renouvellement complet de la faune planctonique. Ici, on ne retrouve plus aucune espèce du système aphytal. Les Copépodes y sont largement dominants en nombre d'espèces et parfois en biomasse. Siphonophores et Chétognathes sont abondants et on commence à rencontrer les formes de grande taille, macro- et mégaloplanctontes, caractéristiques du plancton profond : Méduses, Pélagonémertes, Holothuries pélagiques, etc., rarement abondantes.

(Le terme **bathypélagique** est utilisé ici dans un sens restreint, mais pour certains auteurs il recouvre la totalité des zones profondes).

e) **Zone abyssopélagique** : zone pélagique au « contact » du fond sur presque toute l'étendue des plaines abyssales elle s'étend de 2 500 à 6 000 mètres environ. On y rencontre toujours les espèces de grande taille citées plus haut ; la différence essentielle tient dans la hiérarchie des abondances numériques avec un net recul des Copépodes dominés par (dans l'ordre), les Chétognathes, les Mysidacés et les Décapodes. De plus, au niveau spécifique, on observe un notable renouvellement chez tous les Crustacés.

f) **Zone hadopélagique** : elle remplit les grandes fosses océaniques et ne représente donc, on l'a vu, qu'un volume relativement restreint. La variété spécifique y est donc très diminuée et l'ordre d'abondance numérique des principaux groupes est caractéristique avec successivement : Amphipodes, Ostracodes et Copépodes.

REMARQUE : il faut noter que, à mesure que l'on descend en profondeur, et en particulier dans les deux dernières zones, l'efficacité des filets à plancton, entraînés par de longs câbles, diminue, ce qui affaiblit la validité des échantillonnages profonds, par ailleurs peu nombreux. D'autre part la taille moyenne des planctontes, tend à augmenter, donc corrélativement, leur « agilité » et leurs capacités d'évitement devant l'ébranlement mécanique causé par les engins circulant dans des milieux à peu près parfaitement immobiles. Au total, il faut admettre que l'image que nous avons des peuplements pélagiques profonds est une image minimale et peut-être très biaisée.

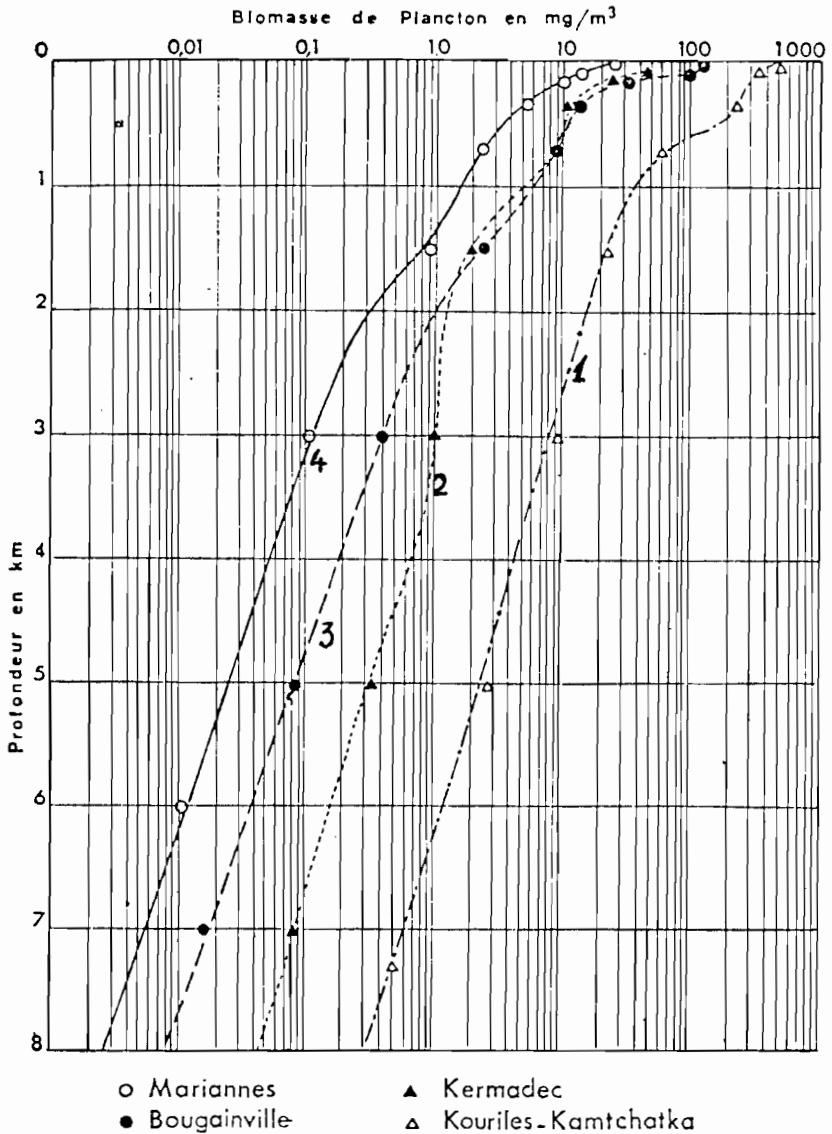


FIGURE 41: Distribution quantitative de la biomasse planctonique dans 4 grandes fosses de l'océan Pacifique

1: Kuriles - Kamtchatka (moyenne); 2: Kermadec; 3: Bougainville; 4: Mariannes - 1 et 2 sont en région tempérée; 3 et 4 en région tropicale.

Réf.: VINOGRADOV, 1961 (3 et 4).

4.2. Aspect quantitatif : variation de la biomasse

D'une façon générale, la biomasse planctonique totale décroît lorsque la profondeur augmente. Cette décroissance étant à peu près exponentielle, on a pu proposer des relations chiffrées comme dans le cas de la fosse des Kouriles et du Kamtchatka où on a :

$$y = 56,2 e^{-6.5.10^{-4} z} \quad (\text{cité par Bougis (1)})$$

avec y : biomasse humide en mg/m^3 ; z : profondeur en km.

Sans aller jusqu'à cette rigueur de précision, il est certain que l'allure des courbes de décroissance est très comparable au-delà de 2 000 m de profondeur (fig. 41). Mais si ces courbes sont parallèles, elles ne sont pas confondues, présentant entre elles des décalages. En effet, en valeur absolue, la biomasse à un niveau donné est corrélée à la richesse en surface et on peut admettre que, très grossièrement, « si l'on désigne par la valeur 1 la quantité moyenne de plancton contenue dans un volume unitaire d'eau du système phytal c'est-à-dire pour l'ensemble des zones épi- et mésopélagiques, les ordres de grandeur des biomasses sont de 1/3, 1/10, 1/50, 1/500 respectivement pour les zones infra-, bathy-, abysso- et hadopélagiques » (Pérès (3)). Les figures 42 et 43 en sont une illustration et la figure 43 en particulier montre bien cette corrélation quantitative entre le plancton superficiel et le plancton profond : les couches d'égale densité planctonique sont situées plus profondément dans les régions froides où le plancton superficiel est plus abondant que dans les régions tropico-équatoriales en moyenne plus pauvres, ce qui implique entre les différents peuplements superposés, l'existence de relations sur lesquelles on reviendra plus loin.

Ces approches qualitatives (4.1.) et quantitatives (4.2.) sont actuellement à peu près admises par la plupart des océanographes biologistes comme ayant une valeur générale. Mais il faut tenir compte de deux phénomènes qui peuvent perturber plus ou moins profondément ce schéma.

4.3. Les mouvements obliques des masses d'eau

Lorsqu'une masse d'eau se déplace, elle entraîne avec elle son peuplement planctonique, donc, lorsque ce déplacement a une composante verticale notable, le peuplement va changer de niveau. Le cas le plus fréquent est celui de la plongée d'eaux froides lourdes sous des eaux tièdes ou chaudes légères. Dans ce cas, un peuplement, à l'origine épi- ou mésopélagique va se trouver entraîné en profondeur où on le suivra, au moins en ce qui concerne sa fraction zooplanctonique, tant que les conditions abiotiques et les disponibilités trophiques permettront son maintien, c'est-à-dire qu'il s'appauvrira en fonction des exigences « autoécologiques » de ses différentes composantes. Pérès (3) cite le cas de la convergence Nord-Ouest Pacifique située vers 45° Nord qui « fait passer sous les eaux tièdes du Kuroshio, peuplées d'un plancton typiquement subtropical, les eaux froides plus denses de l'Oyoshio, qui entraînent avec elles leur plancton psychrophile caractéristique, dont certains éléments descendent jusqu'à 35° Nord au moins, en gagnant des profondeurs de plus

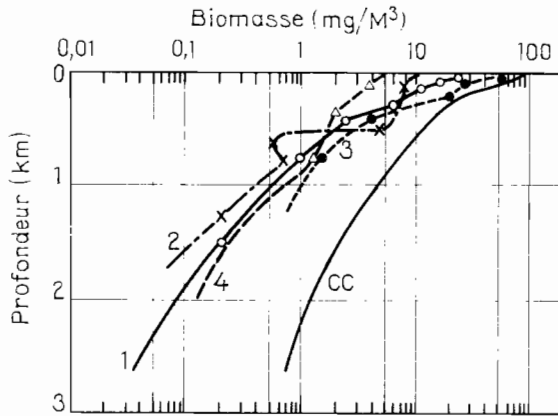


FIGURE 42: Distribution verticale de la biomasse (en poids humide) du zooplancton dans différentes régions de la Méditerranée.

1, mer Ionienne (34°42'N, 19°04'E) en hiver; 2, mer Ionienne (36°04'N, 22°09'E) en hiver; 3, mer Ionienne en été; 4, Bassin occidental. CC: distribution, à titre comparatif, de la biomasse dans le courant canarien de l'Océan Atlantique.

Réf. : VINOGRADOV, 1970 (1).

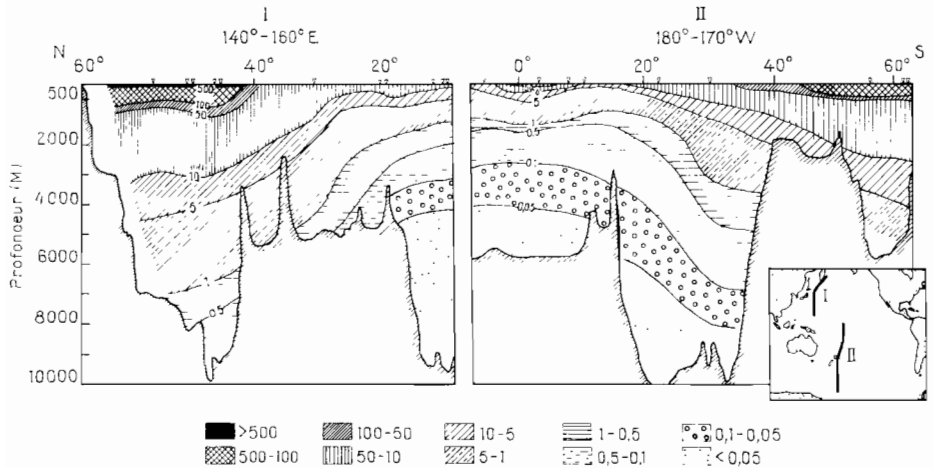


FIGURE 43: Schéma de la distribution de la biomasse du zooplancton (en mg de poids humide par m³) suivant deux coupes Nord-Sud dans l'Ouest du Pacifique

Les triangles, sur la marge supérieure des coupes, indiquent la position des stations. La carte montre la situation moyenne des deux coupes.

Réf. : VINOGRADOV, 1970 (1).

en plus grandes ». De la même façon, des peuplements planctoniques sub-superficiels méditerranéens se trouveront entraînés en profondeur dans l'Atlantique au large de Gibraltar ; on en reparlera plus loin.

Ces mêmes mouvements obliques de plongée vont perturber la répartition verticale des biomasses lorsque des « eaux intermédiaires » en provenance des zones superficielles très productives des mers froides ou tempérées, se glissent dans les régions intertropicales entre des eaux de surface et des eaux profondes relativement plus pauvres. Les courbes du type de celles de la fig. 41 présenteront alors des accidents.

Les mouvements de remontée d'eaux profondes n'ont pas de conséquences écologiques symétriques ; leur richesse en nutriments en font des « eaux jeunes » induisant dès leur arrivée à la surface la naissance d'écosystèmes particuliers néoformés qui « submergent » et masquent totalement les faibles peuplements d'origine profonde.

4.4. Les déplacements verticaux

On a déjà évoqué à plusieurs reprises la possibilité pour les planctontes, de se déplacer activement dans le sens vertical. Lorsque ces déplacements concernent l'ensemble (ou au moins le plus grand nombre) des individus d'une même espèce, ils peuvent entraîner des perturbations et des imprécisions dans le schéma de succession verticale des peuplements (4.1.). On parle alors de **migrations verticales**, le terme de migration étant pris ici comme signifiant un déplacement orienté de la totalité, ou d'une partie des individus, d'une espèce, ce qui entraîne le déplacement du centre de gravité du volume occupé. En planctologie, on ne peut évidemment pas espérer suivre les mouvements d'un planctonte individualisé, mais à partir de l'analyse de pêches planctoniques systématiques, étagées verticalement, et suffisamment serrées, on mettra en évidence les variations de la répartition verticale en comparant les abondances relatives aux différentes profondeurs.

Ces migrations verticales peuvent relever de deux types de comportement différents : les migrations liées au cycle de développement de l'espèce ou migrations ontogéniques et les migrations à rythme rapide fondamentalement circadiennes (= nyctémérales).

Le cas le plus simple est celui des espèces, très nombreuses chez les Crustacés, dont les différents stades de développement se situent à des profondeurs moyennes différentes, les œufs et les larves étant en général dans les couches superficielles et les stades juvéniles ayant tendance à plonger progressivement. Le cas extrême est celui des espèces méroplanctoniques dont les stades larvaires parcourent souvent au cours de leur croissance toute la tranche d'eau avant de venir se fixer sur le fond.

Un autre cas est celui des déplacements verticaux en fonction de la saison qui intéressent les générations successives ; « descente hivernale des stades préadultes de certains Copépodes qui attendent dans les couches froides

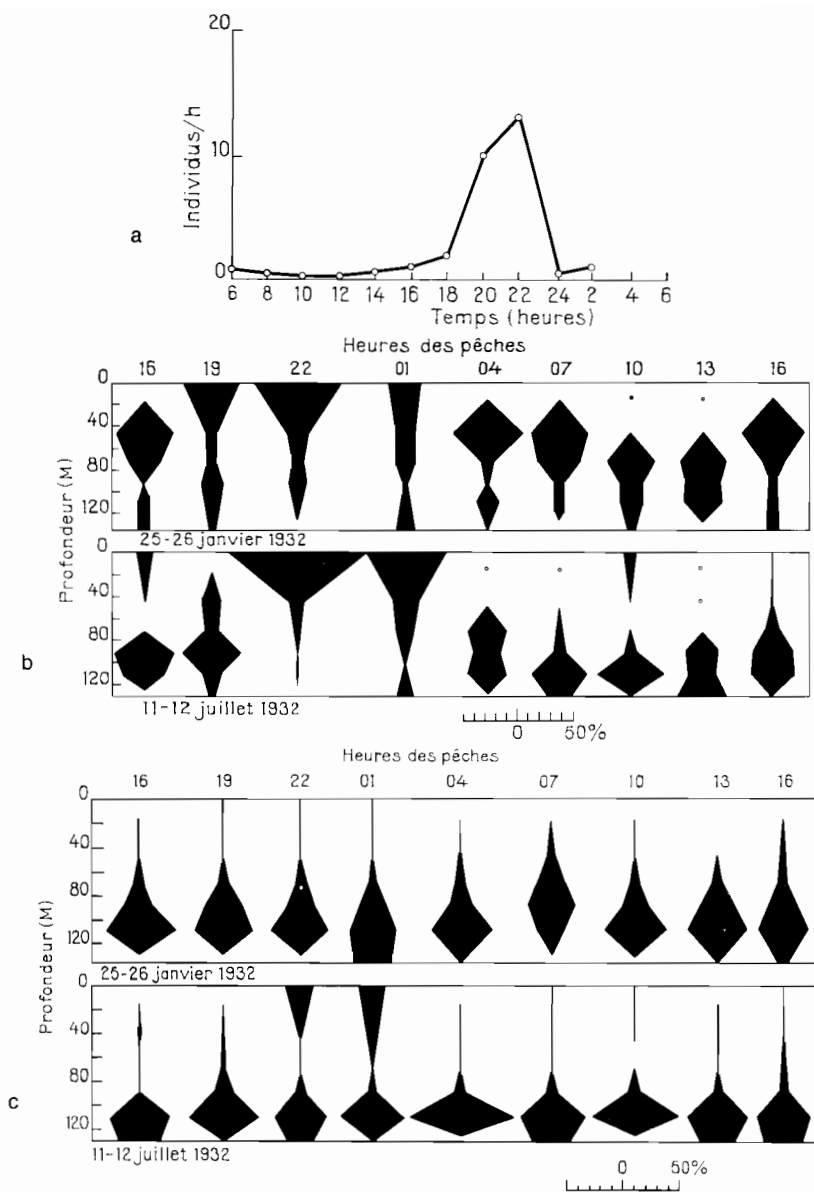


FIGURE 44 : Les migrations verticales chez le Copépode *Calanus finmarchicus*

a : Variation d'abondance en surface entre 6 heures et 2 heures, pour une période de 6 semaines (21 juin – 11 août 1911) au large de la Californie. En abscisses le temps en heures; en ordonnées le nombre moyen d'individus par trait de filet d'une heure.

b : Evolution nycthémerale de la répartition verticale des femelles dans le loch Fyne, région de la Clyde, en Ecosse. Coucher du soleil à 16 h 27 le 25 janvier, à 20 h 27 le 11 juillet. Lever du soleil à 08 h 27 le 26 janvier, à 03 h 58 le 12 juillet. A chaque niveau est indiqué le nombre d'individus en pourcentage du nombre total capturé pour l'heure considérée. Les points correspondent à des pêches nulles.

c : Evolution nycthémerale de la répartition verticale des stades copépodites V dans le loch Fyne, région de la Clyde, en Ecosse. Coucher du soleil à 16 h 27 le 25 janvier, à 20 h 27 le 11 juillet. Lever du soleil à 08 h 27 le 26 janvier, à 03 h 58 le 12 juillet. A chaque niveau est indiqué le nombre d'individus en pourcentage du nombre total capturé pour l'heure considérée.

Réf. : a : ESTERLY, 1914 (in CUSHING, 1951); b et c NICHOLLS, 1933; (1).

profondes où leur métabolisme est très bas, le retour de la belle saison » avec l'augmentation rapide des disponibilités trophiques. A ce sujet, on reprendra un exemple cité par Pérès (3).

« Lorsque ces migrations verticales interviennent dans des régions où existent des courants superposés de sens contraire, il peut en résulter un mécanisme conservateur de la population tout à fait remarquable. Par exemple les populations de Calanus qui sont en mesure de profiter, au large des côtes septentrionales de la Californie, de la poussée végétale printanière des eaux superficielles sont graduellement entraînées par le courant de Californie vers le sud ; étant donné que, simultanément, ces populations de Copépodes descendent vers les eaux intermédiaires, elles finissent par pénétrer dans le courant de Davidson qui les ramène vers le nord ; ainsi les individus qui passent l'hiver (sous la forme de Copépodites à métabolisme très lent) sont-ils ramenés dans la région située plus au nord et regagnent alors la couche euphotique où ils vont bénéficier de la poussée printanière suivante ». C'est le groupe qui migre et qui boucle le cycle, les individus et les générations se succédant le long du parcours selon un trajet elliptique.

4.4.2. Les migrations circadiennes

Les migrations verticales du plancton liées au cycle journalier constituent un phénomène extrêmement important, spectaculaire et connu depuis très longtemps. Raymont (4) et Bougis (1) le décrivent en détail et nous emprunterons à ce dernier la plupart des exemples cités ici.

a) **Modalités.** Le phénomène sous sa forme la plus simple et la plus générale est illustré par la Figure 44 a qui montre pour l'espèce concernée, un Copépode calanoïde, une très forte variation d'abondance en surface en fonction de l'heure, avec un pic en début de nuit succédant à une quasi-absence au milieu de la journée. D'une façon très générale, de nombreuses espèces holoplanctoniques effectuent ainsi une montée nocturne suivie d'une descente (plongée) diurne. Mais ce schéma général simpliste est susceptible de présenter dans le détail de nombreuses et importantes variations.

— L'amplitude de la migration peut aller de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres selon les espèces.

— L'âge et le sexe introduisent des modifications dans l'intensité, soit par l'amplitude, soit par la généralité ou le nombre d'individus concernés. Ainsi, toujours chez *C. finmarchicus*, les femelles adultes ont une migration plus intense que les juvéniles ou les mâles et c'est leur suivi qui donne l'image la plus nette du phénomène (fig. 44, b). On y voit la corrélation indubitable entre la durée de la période nocturne et la durée de la présence en abondance dans les couches proches de la surface (0-40 mètres). On note aussi que vers minuit, en particulier l'hiver, l'espèce tend à occuper de façon sensiblement homogène toute la hauteur de sa zone d'extension. Les mâles ont une migration de même allure en plus « flou ». Les jeunes stades restent concentrés dans les couches supérieures avec une migration de même rythme mais de faible amplitude ; ils plongent à mesure de leur croissance, et au stade Copépodite V ils se maintiennent en permanence entre 80 et 120 mètres, la migration circadienne n'intéressant plus qu'un faible nombre d'individus (fig. 44, c).

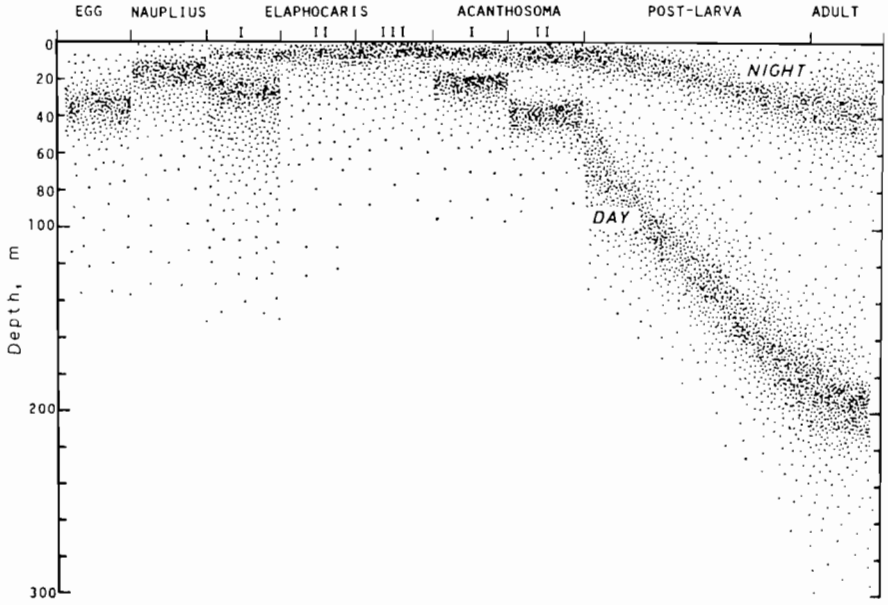


FIGURE 45 : Schéma de la distribution verticale de la Crevette *Sergia lucens* aux différents stades de développement

Réf. : OMORI, 1974 (4).

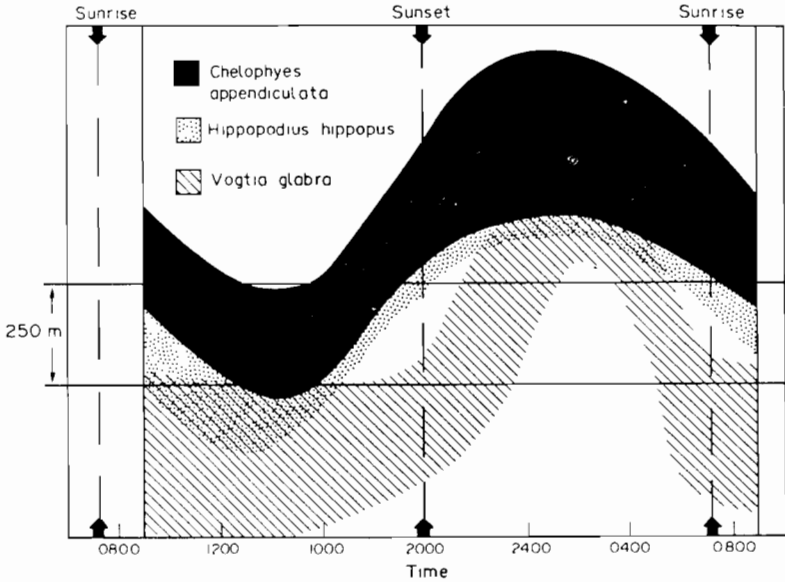


FIGURE 46 : Schéma de la migration circadienne chez trois espèces de Siphonophores
Réf. : PUGH, 1977 (4).

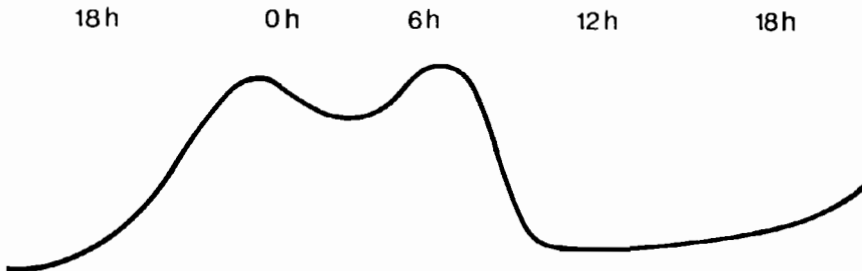
La figure 45 donne un autre exemple de l'influence de l'âge sur l'intensité et les deux aspects des migrations verticales chez une Crevette pélagique : l'émission des œufs a lieu à la base de la zone épipélagique où se maintiennent les *Nauplius*. Les stades larvaires suivants restent en permanence très près de la surface, dans la couche supérieure de l'épipélagique. On voit apparaître une légère migration circadienne aux stades ultérieurs (*Acanthosomes*). A partir des post-larves, cette migration s'accroît jusqu'à une amplitude supérieure à 50 mètres tandis que le niveau supérieur atteint la nuit tend à s'éloigner de la surface.

Des phénomènes semblables ont été notés chez les Chétognathes, des Annélides holoplanctoniques, des Siphonophores (figure 46). On admet que la migration verticale circadienne du zooplancton est un phénomène très général mais qui se présente selon des modalités et des intensités très variées en fonction des espèces et, au niveau intraspécifique, en fonction du sexe, de l'âge, de l'état physiologique et de certains facteurs abiotiques du milieu.

Enfin, et c'est un aspect assez paradoxal du phénomène, on a mis en évidence de telles migrations verticales, de rythme plus ou moins proche de 24 heures, chez des espèces qui vivent en permanence dans les couches profondes à peu près totalement obscures. C'est ainsi que la Crevette *Acanthophyra purpurea* a son maximum d'abondance vers 80 mètres à midi et vers 200 mètres au milieu de la nuit, exemple d'espèce bathypélagique rencontrée en abondance mais non en permanence dans l'infropélagique.

Dans le cas le plus général, les migrations circadiennes de Crustacés et en particulier de Copépodes qui représentent, au moins numériquement, l'élément prépondérant du plancton, sont conformes au schéma suivant :

- 1) à partir de la profondeur diurne, montée le soir vers la surface,
- 2) vers minuit ou un peu avant, départ de la surface vers les couches sous-jacentes proches,
- 3) remontée vers la surface juste avant l'aube,
- 4) descente très rapide à l'aube vers les profondeurs diurnes,
- 5) maintien toute la journée avec des oscillations autour d'une profondeur diurne moyenne.



Rappelons qu'il s'agit là de déplacements (ou de déformations) de la couche de présence significative de l'espèce ; les déplacements individuels n'y sont pas discernables.

b) **Déterminisme.** Le rythme même de la majorité des migrations verticales du plancton suggère comme facteur dominant, l'action de la *lumière*. On a constaté que dans des conditions d'éclairement constant de longue durée (hautes latitudes, l'été) les migrations s'atténuent ou cessent à peu près complètement. D'après certaines observations récentes, on pourrait penser à une photosensibilité qui amènerait les organismes à rechercher un niveau optimal de lumière (niveau faible en général), comportement plus subtil qu'un simple phototactisme négatif, cet optimum n'étant d'ailleurs pas forcément constant dans le temps ou selon l'âge ou l'état physiologique de l'animal. Cette souplesse de réaction expliquerait les divergences sinon les contradictions que l'on relève dans les nombreuses observations et expérimentations citées par les auteurs.

On a de plus montré que la *température* pouvait intervenir essentiellement par l'existence de barrières ou seuils thermiques. Une forte thermocline bloquera la migration à un certain niveau ; elle sera plus ample lorsque le gradient thermique s'affaiblira. La *gravité* déclenchant des réactions géotactiques positives ou négatives en fonction des autres sensibilités, ou des rythmes internes, a aussi été évoquée. Seule une expérimentation fine (et difficile à mettre en œuvre) apporterait des réponses par ailleurs ponctuelles et délicates à transposer en « réalité-terrain ».

Une autre approche fait intervenir l'environnement biotique. On a vu que, d'une façon très générale, la biomasse (donc les disponibilités trophiques) diminue lorsque la profondeur augmente ; par ailleurs un grand nombre de prédateurs planctonophages, qu'ils appartiennent au plancton ou au necton, chassent « à vue ». On peut alors proposer le schéma comportemental suivant qui fait intervenir les rapports trophiques comme moteur adaptatif des migrations verticales :

- Montée vers les niveaux supérieurs à la recherche d'une nourriture plus abondante ;
- Descente vers les couches plus profondes moins éclairées, pour échapper aux prédateurs.

On a pu dire de façon simpliste que dans le monde du plancton : « *les espèces mangeaient dans les étages et se faisaient manger au rez-de-chaussée de leur zone verticale d'extension* ».

Une synthèse de tous ces éléments s'inspirant de la théorie de Rudjakov (1970) (cité par Bougis (1)) pourrait se résumer comme suit :

- Le besoin de nourriture déclenche une activité natatoire orientée vers le haut (géotactisme négatif) mais freinée par le seuil photique acceptable, d'où la montée crépusculaire.
- Prédation (ou broutage nocturne).
- En état de réplétion, arrêt de l'activité et descente passive vers les couches profondes jusqu'au niveau de l'optimum photique.
- Maintien à proximité de ce niveau au prix d'une faible activité.

Effectivement dans certains cas on a montré que la vitesse de descente était sensiblement égale à la vitesse en chute libre des mêmes organismes anesthésiés. Mais ce n'est certainement pas exact en ce qui concerne les migrations circadiennes de grande amplitude (plusieurs centaines de mètres) qui exigent une plongée rapide.

Enfin ces mêmes migrations de grande amplitude impliquent chez les espèces qui les effectuent une remarquable *plasticité physiologique*, par exemple lorsque la descente diurne les amène dans les eaux intermédiaires où la teneur en oxygène dissous est très faible (parfois moins de

1 ml/l). La figure 47 concernant des Euphausiacés dont la migration les fait passer chaque jour de l'épipélagique au bathypélagique, montre leur relative indépendance nocturne en surface vis-à-vis de la salinité, (le trait épais interrompu coupe les isohalines) alors que dans la journée, les mêmes populations en profondeur semblent beaucoup plus sensibles (le trait épais interrompu est parallèle aux isohalines).

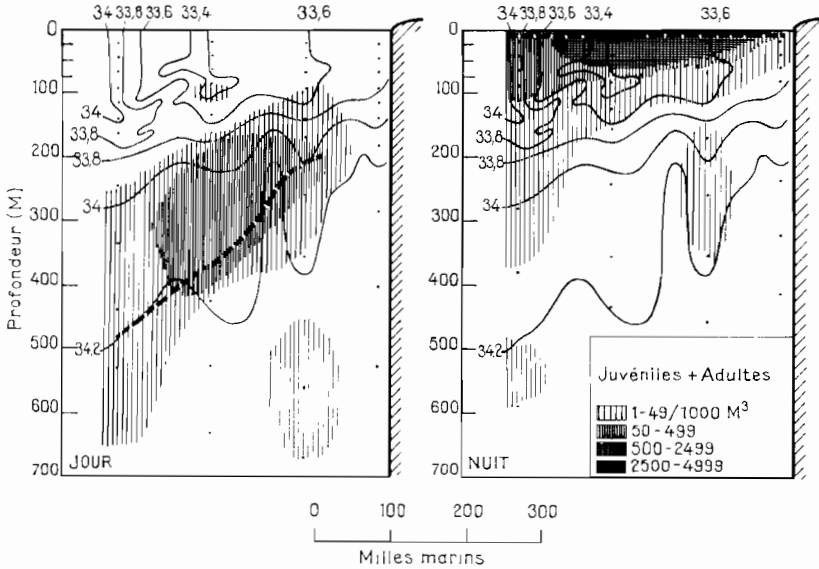


FIGURE 47: Comparaison de la répartition verticale de jour et de nuit de l'Euphausiacé *Euphausia recurva* suivant une ligne de stations situées dans le S.W. de Punta Benda (Nord de la péninsule californienne : 31°30'N, 116°40'W)

Le trait épais interrompu représente la profondeur où se trouve le nombre maximal d'adultes. Les Isohalines sont figurées.

Ref. : BRINGON, 1967 (1).

Finalement, on retiendra que la migration circadienne du zooplancton est un phénomène très répandu dans son schéma, mais que, ses modalités en étant extrêmement variées, s'il est souvent bien décrit dans le détail, la compréhension de son déterminisme, sous forme d'un modèle de valeur générale, reste encore largement du domaine de la spéculation intellectuelle.

Qui qu'il en soit son importance est telle qu'on pourra en tirer deux conséquences d'intérêt écologique :

1) Les espèces qui effectuent de telles migrations se trouvent confrontées à des environnements abiotiques et surtout biotiques variés en des laps de temps très courts, ce qui rend difficile l'identification et la délimitation verticale de biocénoses. Les espèces associées diffèrent selon le moment du cycle jour-nuit.

2) Les différents enchaînements trophiques ont une résultante qui aboutit à un transfert énergétique relativement rapide des couches productrices superficielles, verticalement, vers les zones profondes et qui explique la corrélation signalée plus haut des biomasses planctoniques superposées à l'intérieur d'une même colonne d'eau. Vinogradov (*figure 48*) en donne un schéma simplifié mais démonstratif.

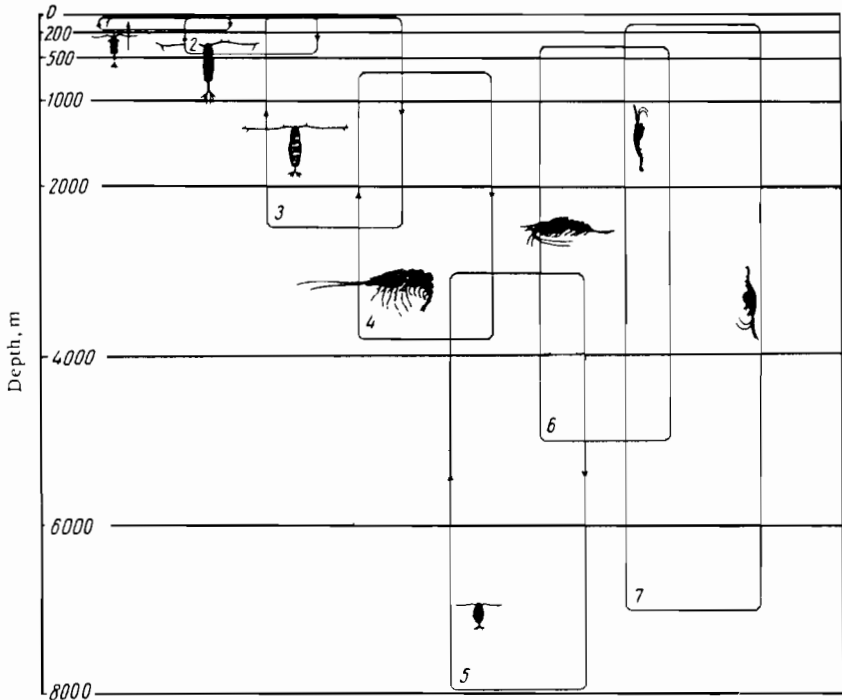


FIGURE 48 : Transport actif de la matière vers les profondeurs par chevauchement des migrations verticales

1, migrations au sein des couches épi- et mésopélagiques ; 2, migrations de la surface à la couche infrapélagique ; 3 et 4, migrations intéressant les couches bathypélagique et abyssopélagique, à partir de la surface (3) ou de la couche infrapélagique (4) ; 5, migrations couvrant les couches abysso et hadopélagique ; 6, migrations de la base de la couche mésopélagique jusqu'à la couche abyssopélagique ; 7, migrations s'étendant de la limite inférieure de la couche épipélagique jusqu'à la couche hadopélagique.

Réf. : VINOGRADOV, 1970 (1 et 4).

5. Les unités de peuplement

On a vu dans le chapitre I que l'écologie cherchait, en vue d'appréhender et de clarifier la réalité, à identifier des **unités de peuplement**, entités relativement stables et suffisamment homogènes sur des étendues notables. Si l'aspect qualitatif (liste d'espèces, espèces caractéristiques...) est seul (ou prioritairement) pris en compte, on peut espérer aboutir à la mise en évidence de **biocénoses** ; si au contraire on privilégie l'aspect quantitatif

(espèces dominantes numériquement ou pondéralement) on parlera de **communautés**. (On rappellera que la biocénose suppose l'existence entre ses éléments d'un réseau complexe et contraignant d'interrelations et d'interdépendances, alors que la communauté n'implique que la coexistence.)

Dans le domaine pélagique, et compte tenu de ce qui a été montré ci-dessus (5.1. à 5.4.), on peut prévoir que ces notions vont être difficiles à cerner dans un milieu fondamentalement mobile, où les facteurs abiotiques varient lentement et où les éléments vivants, au niveau de l'individu, ont une distribution relativement aléatoire et sont susceptibles de déplacements non coordonnés. Pérès (3) insiste aussi sur le fait que « *les différences quant aux exigences trophiques conduisent fréquemment à la prédominance successive dans le temps des Diatomées, des Dinoflagellés, du zooplancton herbivore (filtreur), puis du plancton carnivore (prédateur). (...) L'intervention des différences de durées des cycles biologiques des diverses espèces, (combiné aux phénomènes de dérives) peut, principalement pour le zooplancton et le necton, entraîner une disjonction géographique (ou temporelle) des divers échelons d'une chaîne alimentaire lorsqu'existent des courants de surface... Aussi peut-on se demander si on doit considérer comme représentant une unité de peuplement de valeur écologique chacune des phases successives, se chevauchant d'ailleurs plus ou moins le plus souvent, caractérisée par la prédominance d'un groupe ou d'un échelon trophique, ou, au contraire, interpréter l'ensemble de ces phases (et leurs interrelations donc leur enchaînement) comme représentant l'unité de peuplement* »... dont le centre de gravité se déplacerait, alors que la composition de la biocénose évoluerait. On retrouve ici une transposition dans le temps de la notion de continuum. « *Les migrations verticales, principalement celles qui correspondent à un rythme circadien sont également un élément défavorable à la délimitation classique des unités de peuplement.* » Il est maintenant de plus en plus évident que de nombreuses espèces de planctontes ont le centre de leurs aires de répartition en relation avec des masses d'eau spécifiques et cependant on rencontre encore de grosses difficultés à bien cerner les limites des unités de peuplement plurispécifiques. En fait, ces difficultés semblent tenir, entre autres, à :

1) la mobilité des masses d'eau ce qui entraîne avec le déplacement géographique de leurs peuplements, leur évolution physico-chimique interne ;

2) la relative extension des zones de mélange et leurs variations spatiales et temporelles ;

3) les caractères plus ou moins eury- (-thermes, -halins, -...) de nombre d'espèces vis-à-vis de paramètres variant eux-mêmes souvent lentement et dans des fourchettes étroites ; il s'en suit que l'aire dans laquelle on peut rencontrer des individus vivants (ou survivants) peut être notablement plus étendue que l'aire où des conditions optimales permettent à l'espèce de se développer et de se reproduire activement.

A la limite, on pourrait même se demander si la notion d'unité de peuplement est encore valable et si on ne se trouve pas ici devant une mosaïque fine constituée de très petites unités spatiales et temporelles toutes interdépendantes et enchevêtrées, ou au contraire, mais le résultat est le même, si on ne doit pas considérer (avec Williams *et al.*) le domaine pélagique de l'Océan mondial comme un environnement unique habité

par une seule population (phytoplanctonique) diversifiée. (Cité par Jacques et Tréguer, 1986).

Devant ces difficultés, Beklemishev a proposé une approche inverse du problème. Du fait de la passivité du plancton vis-à-vis de son milieu-support, il estime que les dimensions de ces unités de peuplement, s'il y en a, doivent être liées directement aux circuits de turbulence, aux structures hydrodynamiques et surtout aux grands « tourbillons » océaniques dont on trouvera la description dans les traités d'océanographie descriptive (en particulier dans Tchernia (1980)). Son modèle ne s'applique évidemment qu'à l'ensemble épi-, méso- et infrapélagique, seul concerné par la dynamique superficielle. Il reconnaît dans cette dynamique trois niveaux dimensionnels, ce qui conduit à la distinction de trois types d'unités de peuplement échelonnées de la même façon en dimension et toutes limitées en profondeur, les plus épaisses ne dépassant pas l'isobathe 500 mètres. Ces unités de peuplement sont donc délimitées *a priori* par leurs biotopes. Il conviendra ensuite de les identifier, étant entendu que, dans le cas général, ce sont des unités instables évoluant par enchaînement.

5.1. Petites structures hydrodynamiques

Les unités de 1^{er} ordre, niveau le plus bas, sont liées aux **petites structures hydrodynamiques**, de quelques dizaines de mètres de développement, créées par les cellules de convection superficielles et dépendant des vents ou des brassages locaux. Elles sont le siège des essaims planctoniques, zoo- ou phytoplancton, décrits plus haut (*chap. IV. 2.5.1. et chap. VI. 1.*). L'extension d'une de ces unités de peuplement est alors la zone dans laquelle on observe des taches identiques. Ces unités de peuplement ne sont pas durables ; on peut les réduire à une suite d'états enchaînés les uns aux autres, mais qui peuvent se répéter et se reconstituer plus ou moins semblables à eux-mêmes, on l'a vu, avec un rythme très court de quelques jours, ou à un rythme saisonnier.

Dans la même catégorie, on rangera les zones côtières suffisamment fermées et isolées, de l'ordre de quelques dizaines de kilomètres au plus, où peuvent se développer des micro-climats hydrologiques qui engendreront des biocénoses identifiables bien caractérisées. C'est là que l'on observera entre autres les phénomènes d'eaux colorées.

Toutes ces structures n'étant en général ni stables, ni durables, leurs peuplements seront parfois très fugaces.

5.2. Événements hydrologiques

Le deuxième ordre de grandeur est celui des « **événements hydrologiques** » dont la dimension se chiffre en centaines de kilomètres. On y rangera les variations climatiques saisonnières des mers bordières, ainsi que les remontées d'eaux d'origine profonde (upwelling), que leur cause soit météorologique ou hydrodynamique. A ces dernières se rattachent les structures océaniques « en dôme » qui remontent jusque dans la couche inférieure de la zone euphotique, des eaux « intermédiaires » riches en sels nutritifs. Dans tous ces cas, on observe

des communautés élémentaires enchaînées les unes aux autres et procédant les unes des autres pour des raisons trophiques. Elles se succèdent dans le temps en particulier lors d'événements saisonniers (poussée planctonique printanière en mer du Nord par exemple), étant entendu que les différents stades ne sont pas forcément synchrones dans toute la région concernée où on observera au même moment des zones restreintes à peuplement sensiblement différent. Mais la séquence est relativement bien stéréotypée. Ce même type de séquence se retrouve dans l'espace en auréole à partir des zones de remontées d'eau. (voir 2^e partie, IV, 4.3.)

Ici encore, il s'agit de structures ou d'événements parfois non permanents, ou en tout cas d'intensité variable ; les unités de peuplement liées seront elles-mêmes plus ou moins instables et pourront parfois disparaître.

5.3. Grands circuits giratoires ou « tourbillons »

Les structures de 3^e ordre sont constituées par les **grands circuits giratoires ou « tourbillons »** qui intéressent les grands espaces océaniques et dont le rayon d'action s'étend à toute la largeur d'un océan sur plusieurs dizaines de degrés de latitude. Ce sont des structures permanentes et stables, hydrologiquement bien identifiées, et à chacune d'elles doit correspondre une « **communauté primaire** » géographiquement définie. Ainsi il y aurait une communauté primaire de l'Atlantique Nord, peuplant les eaux du grand circuit anticyclonique que forment le courant de Floride, le Gulf Stream, la dérive Nord-Atlantique, le courant des Canaries, le courant Nord-Equatorial, le courant des Antilles. (Le mot « communauté » est pris ici avec le sens d'ensemble d'espèces cohabitantes.)

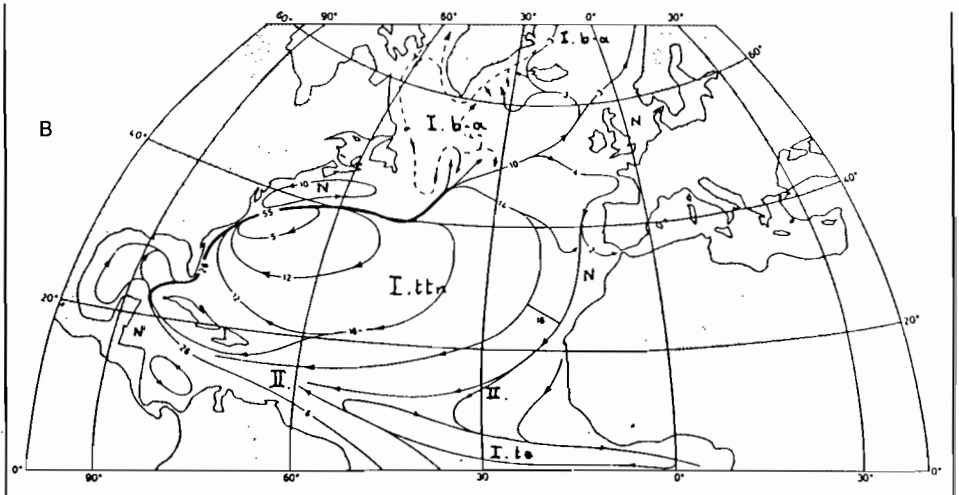
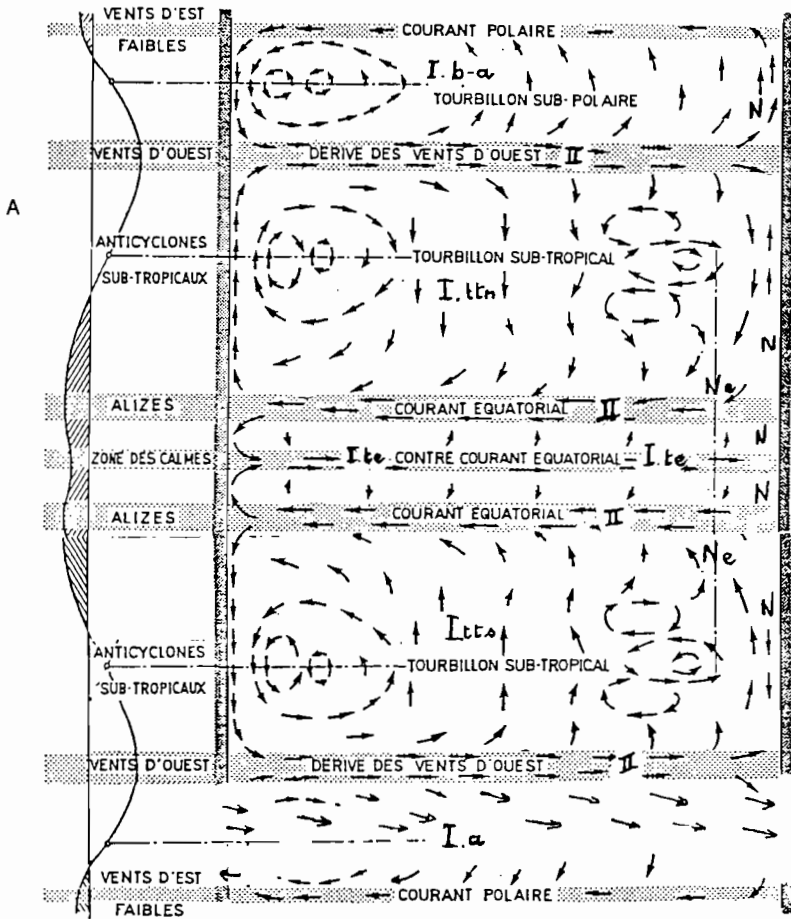
Avec Pérès, on peut faire sur cette conception, trois types de remarques :

- d'une part la distribution de ces grandes communautés primaires est approximativement annulaire.
- d'autre part elle correspond à une conception très large de la notion d'unité de peuplement qui admet, au long de ces immenses circuits, des variations de la composition du peuplement découlant de l'influence des échanges thermiques avec l'atmosphère dans des climats extrêmement différents ; cela signifie que la biocénose variera en enchaînement dans l'espace pour des raisons climatiques entre les zones les plus chaudes et les zones les plus froides. Dans l'exemple ci-dessus, entre les peuplements du détroit de Floride et ceux du large de l'Europe occidentale, on trouvera des différences considérables. A part quelques espèces eury-, peu significatives, les peuplements extrêmes seront très dissemblables, mais il sera impossible d'y situer des écotones. Le concept de continuum semble bien correspondre ici à la réalité.

- Enfin elle laisse dans l'ombre le problème des peuplements planctoniques, souvent réputés pauvres d'ailleurs mais bien caractérisables, qui existent dans les régions centrales de ces grands circuits anticycloniques.

Du fait de l'hypothèse de base du modèle et du système général de la circulation océanique superficielle, on doit rencontrer dans un océan-type, *au plus* 5 communautés primaires de 3^e ordre (*figure 49*) :

- communauté arctique ou boréo-arctique,
- communauté tropico-tempérée Nord,



- communauté tropico-équatoriale,
- communauté tropico-tempérée Sud,
- communauté australe (unique pour l'Océan mondial).

5.4. Communautés secondaires

Entre ces communautés, on identifiera (ou non) des **communautés secondaires** dans les zones de transition, alors qu'entre elles et les masses continentales se situeront les **communautés néritiques éloignées**, généralement de 2^e ordre. Enfin il reste les cas particuliers comme celui de la Méditerranée eurafricaine où il doit être possible de retrouver, à une échelle plus réduite, les mêmes trois types d'unités de peuplement ou celui des mers bordières plus restreintes comme la Baltique se limitant à des unités néritiques de 1^{er} et de 2^e ordre.

5.5. Composition des peuplements

Il n'est pas question ici de décrire de façon précise ces unités de peuplement d'ailleurs encore souvent mal définies, mais d'en donner d'après Pérès (4) quelques aspects généraux dans des cas bien typés.

1) **Eaux chaudes océaniques.** D'une façon générale, les peuplements océaniques de surface (épi- et mésoplanctoniques), donc « communautés primaires » de 3^e ordre au sens de Beklemishev, sont caractérisés dans les mers chaudes du point de vue de leur composition, pour une diversité spécifique élevée. Dans le phytoplancton, les Dinophycées y sont très généralement dominantes en nombre d'espèces, parfois même localement en nombre d'individus. Mais, les Diatomées restent la plupart du temps dominantes en biomasse sauf dans les aires très oligotrophes où les Coccolithophorides peuvent constituer des populations très nombreuses, mais à biomasse faible, en raison de leur très petite taille. La diversité spécifique du zooplancton y est également très élevée; les Copépodes, Métazoaires les plus nombreux en espèces et en individus, sont particulièrement diversifiés: les 15 ou 20 espèces les plus communes ne représentent ensemble que la moitié de la biomasse totale du groupe. Certaines unités systématiques y sont aussi particulièrement abondantes et diversifiées: Foraminifères, Siphonophores, Ptéropodes, Hétéropodes,

FIGURE 49 :

A – Les communautés de peuplement, d'après BEKLEMICHEV (schéma très simplifié) – Ia: communauté primaire australe; Ib-a: communauté primaire boréo-arctique; Ite: communauté primaire tropico-équatoriale; Ittn: communauté primaire tropico-tempérée Nord; Itts: communauté primaire tropico-tempérée Sud; II: communautés secondaires plus ou moins hypothétiques; N: communautés néritiques diverses; Ne: communautés néritiques de 2^e ordre.

B – Le tourbillon subtropical Nord dans l'Atlantique d'après SVERDRUP – Les flux sont indiqués en millions de mètres cube par seconde. Même légende que – A – En traits continus, les principales branches du « tourbillon » jusqu'à l'extinction de sa branche Nord dans l'Arctique; en tiretés les courants froids d'origine arctique issus du tourbillon boréo-arctique.

Polychètes pélagiques, Thaliacés ; les formes holoneustoniques (Copépodes Pontellidés notamment) y sont très bien représentées. Le pourcentage des formes zooplanctoniques prédatrices y est toujours important alors que les microphages filtreurs y sont relativement moins nombreux. Des fluctuations saisonnières de composition et d'abondance peuvent être mises en évidence, mais sont en général peu marquées.

2) **Eaux froides océaniques.** Outre l'absence totale ou presque totale de représentants d'un certain nombre de groupes (cités plus haut à propos des mers chaudes) le plancton des mers des hautes latitudes est essentiellement caractérisé, même pour les groupes qui y sont pratiquement constants, par une faible diversité spécifique. Les Diatomées sont toujours l'élément largement dominant du Phytoplancton, en nombre d'espèces comme en biomasse, et le plus souvent en nombre d'individus (...). Dans le zooplancton, les Copépodes sont évidemment généralement dominants, en nombre d'individus mais les espèces qui forment des populations importantes sont peu nombreuses ; ainsi dans le plancton océanique de surface des régions boréo-arctiques du Pacifique, trois espèces : *Calanus acutus*, *C. plumbeus* et *Eucalanus bringii* représentent couramment à elles seules 90 à 95 % de la biomasse totale du groupe. Les Amphipodes paraissent être le seul groupe zooplanctonique représenté par un nombre d'espèces plus grand dans les eaux froides que dans les eaux chaudes. Les microphages filtreurs : Copépodes et Euphausiacés (ces derniers surtout dans les mers australes) forment toujours des populations beaucoup plus abondantes que les carnivores. Les fluctuations saisonnières sont extrêmement importantes.

3) **Les communautés planctoniques néritiques** de 2^e ordre et de 3^e ordre sont trop diverses pour qu'on puisse tenter d'en dresser un tableau général. On leur a consacré des études monographiques parfois très précises et très complètes. On peut cependant dégager quelques propriétés qui leur sont communes. Tout d'abord elles présentent une plus forte participation de formes méroplanctoniques, et cette particularité est approximativement d'autant plus accusée que la latitude est plus basse. Du fait des apports minéraux dus à la proximité des terres émergées (et aussi du fond, au niveau duquel il y a une minéralisation intense des détritiques organiques) leur phytoplancton est très généralement plus abondant que dans les provinces océaniques, et les Diatomées, d'ailleurs représentées par des espèces différentes de celles récoltées au large, y tiennent une place prépondérante et ceci même en zone intertropicale. Enfin les variations saisonnières de composition et d'abondance y sont généralement particulièrement bien marquées, portant aussi bien sur l'holoplancton que sur le méroplancton et ceci sur les plateaux continentaux des mers froides et tempérées (influence des conditions hivernales), comme sur les côtes tropicales (saisons des pluies, renverses saisonnières des vents provoquant des remplacements de masses d'eaux).

4) **Aspect quantitatif global.** Au point de vue de la biomasse planctonique globale (**B**) des couches superficielles (le plancton profond en dépend étroitement on l'a vu), on peut distinguer les trois types de milieux océaniques (que l'on retrouvera dans la 2^e partie).

Types eutrophes. Ce sont les régions « riches » liées à des fronts thermiques, des divergences, ou proches de zones néritiques particulièrement productives (upwellings, plateau continental étendu). Dans

ces régions, la diminution de la biomasse avec la profondeur est relativement tardive. C'est ainsi que, au large de Terre-Neuve ou devant l'upwelling Saharien, dans la couche 0-200 mètres, **B** peut atteindre jusqu'à 1 000 mg/m³ (dans l'upwelling lui-même, on trouve plus), plus de 200 mg/m³ jusqu'à 500 mètres et encore quelques mg/m³ à 4 000 mètres.

Types oligotrophes. Ce sont les régions « pauvres » de la haute mer dont les eaux superficielles participent aux grands tourbillons océaniques. Dans le Courant Nord Equatorial, sur le bord Nord du Gulf-Stream et dans l'Atlantique Nord au large des Iles Britanniques, dans la couche superficielle de 200 mètres d'épaisseur **B** atteint 120 à 120 mg/m³ en moyenne et à 2 000 mètres, il n'est plus que de 2 à 8 mg/m³.

Types ultraoligotrophes. Ce sont les « déserts océaniques » situés au centre des grands mouvements tourbillonnaires, et loin au large en zones tropicales. La Mer des Sargasses en est peut-être le meilleur exemple. Dans toute la couche superficielle, épaisse ici de 500 mètres, **B** est de quelques dizaines de mg/m³ seulement, 1 à 2 mg/m³ à 2 000 mètres et on peut descendre à 0,1 mg/m³ vers 5 à 6 000 mètres.

L'ensemble des zones néritiques se situerait dans le type eutrophe, mais avec de très fortes irrégularités locales ; racine d'upwelling : super-eutrophe ; plateau continental Nord-Européen : super-eutrophe au printemps, oligotrophe en hiver ; littoral méditerranéen : oligotrophe.

5.6. Distribution du plancton profond

Elle est fort mal connue et le peu qu'on en sait a été résumé par Ekman (1953) :

Les espèces *bathypélagiques* réellement et totalement cosmopolites sont rares (une dizaine au maximum). On note une dominance d'espèces endémiques mais à très large répartition ; de nombreuses espèces vivent dans toute la couche bathypélagique centrale des trois grands océans entre la limite sud de la région arctique et la limite nord de la région antarctique (espèces tropico-tempérées). On connaît dans ces cas 10 Méduses, un grand nombre de Copépodes (78 % des 213 Copépodes bathypélagiques connus du sud-ouest Pacifique sont présents dans l'Atlantique), des Mysidacées, des Amphipodes. A côté de ces formes à large extension, la zone bathypélagique abrite d'assez nombreux endémiques plus stricts. Elle est presque en quelque sorte en ce domaine le reflet atténué des couches épi- et mésopélagiques, peut-être par le biais des disponibilités alimentaires liées à la répartition des biomasses superficielles.

La zone *abyssopélagique*, au contraire, présente un taux d'endémisme à peu près nul, le cosmopolitisme est la règle, ce qui s'explique par la constance des conditions physico-chimiques qui y règnent et l'homogénéité du milieu. Cette zone pourrait être considérée comme une immense biocénose d'extension planétaire.

On retrouve un endémisme assez marqué dans la zone *hadopélagique*, les fosses étant isolées les unes des autres. Ainsi les faunes d'Amphipodes de la fosse Kouriles — Kamtchatka et de la fosse des Aléoutiennes, pourtant peu distantes, mais séparées par des hauts fonds (si l'on peut

dire) situés à des profondeurs de 4 000 à 5 000 mètres sont complètement différentes.

On rappellera les réserves faites plus haut sur l'imperfection de nos connaissances dans les couches profondes océaniques.

ANNEXE

Le plancton-indicateur

L'étude du plancton se justifie évidemment en soi, en vue de la connaissance de la biologie des espèces ainsi que pour la compréhension des équilibres écologiques et du fonctionnement des chaînes trophiques. Mais la connaissance du plancton en relation avec son environnement débouche aussi sur des applications dans d'autres domaines, certains types de plancton pouvant être considérés comme corrélés avec des phénomènes particuliers. Ces applications se rencontrent en particulier dans deux directions :

– *En hydrologie*, pour le marquage de la circulation marine ou pour la détermination et l'identification de certaines masses d'eaux.

– *En halieutique*, par l'étude de l'ichtyoplancton (reproduction et recrutement) ou du plancton-proie (trophisme).

1. Indicateurs hydrologiques

Cette application utilise la notion de **plancton-indicateur** basée sur les liens entre la distribution du plancton et les caractères de son environnement. La plus ou moins bonne qualité d'indicateur hydrologique du plancton est liée à 2 facteurs :

– *précision* des exigences écologiques des espèces. Seules les espèces écologiquement sensibles seront retenues : espèces sténo- ; ce sont souvent des espèces peu abondantes,

– *passivité* des individus devant les déplacements horizontaux des masses d'eaux.

Les facteurs hydrologiques auxquels « répondent » les espèces sensibles sont divers : température, salinité, éclaircissement, ressources alimentaires, agents chimiques favorisant ou limitant. On soupçonne des facteurs plus complexes du type relation des températures maximales avec les températures moyennes, ou synergie température-salinité. C'est dans la mesure où l'action d'un ou plusieurs de ces facteurs est précisée que l'espèce est plus ou moins bonne indicatrice, cette qualité d'indicatrice étant indépendante de son abondance ou de son rôle trophique. C'est l'autoécologie qui est à la base de cette application.

En général, la reconnaissance et le repérage des formes indicatrices se heurtent à plusieurs obstacles :

– techniques de récolte parfois imprécises du fait de l'hétérogénéité de répartition du plancton, d'où la nécessité d'un échantillonnage assez serré et d'un tri attentif,

– connaissance encore incomplète du milieu marin dont on n'évalue en général que les paramètres essentiels : température, salinité, densité, oxygène dissous, phosphates, nitrates. D'autres paramètres chimiques ou biochimiques interviennent certainement (matériel organique dissous) et tous peuvent interférer entre eux. L'interprétation devient difficile directement et doit faire appel à l'informatique pour évaluer toutes les corrélations possibles. En particulier l'analyse en composantes principales est maintenant largement utilisée.

Mais à ces facteurs mesurables doivent s'en ajouter d'autres actuellement mal discernables : c'est ainsi que l'on connaît des types d'eau que l'on ne sait définir que par l'organisme dominant ou caractéristique. On peut observer à quelques milles de distance, et dans une ambiance apparemment homogène, des faciès planctoniques différents. Inversement, on peut relever des constances de population de plancton remarquables sur des lignes de stations où la température et la salinité en particulier ont des gradients de variation très réguliers. Ici, d'autres facteurs moins immédiats à l'observation paraissent primordiaux.

La notion de plancton-indicateur, parfaitement établie dans certains cas, devrait encore progresser en tenant compte de la notion de communauté indicatrice, plus difficile à cerner, mais qui sera beaucoup plus sensible, encore que la communauté planctonique soit une entité floue et mobile, presque toujours instable dans le temps on l'a vu.

Exemple 1 : En Méditerranée, de grandes masses d'eaux, hydrologiquement identifiées à leur origine, ne restent repérables, et on ne les suit dans leurs déplacements relatifs, que par l'observation qualitative de certaines espèces. En particulier, les plongées d'eau les unes sous les autres sont en général bien suivies par leur peuplement et les observations planctoniques

confirment ou infirment les hypothèses basées sur les calculs hydrodynamiques (se référer aux cours d'océanographie descriptive pour un rappel de la structure hydrologique de la Méditerranée : échanges à Gibraltar et coupure en 2 bassins). D'après la *figure 50* on voit que :

– les espèces d'origine atlantique se retrouvent en surface en indiquant les lignes de pénétration et la zone d'extension des eaux Atlantiques,

– les espèces d'origine orientale se retrouvent en surface dans le bassin occidental, puis en profondeur jusqu'au-delà du Déroit de Gibraltar. Au point de vue des bilans hydrologiques, la majeure partie du courant de sortie paraît constituée d'eau d'origine orientale, ce que l'hydrologie seule ne montrait pas,

– les espèces d'eaux diluées se trouvent aussi bien dans les eaux relativement dessalées d'origine atlantique que dans les zones de dilution dues aux apports fluviaux.

Exemple 2 : Utilisation des Chaetognathes pour l'identification des différentes masses d'eaux de l'Atlantique Nord-Est (y compris les eaux néritiques). Dans ce cas, les abondances relatives locales des espèces indicatrices informent sur les taux de mélanges des différentes masses d'eaux, ce que l'hydrologie seule ne peut indiquer (*fig. 51*).

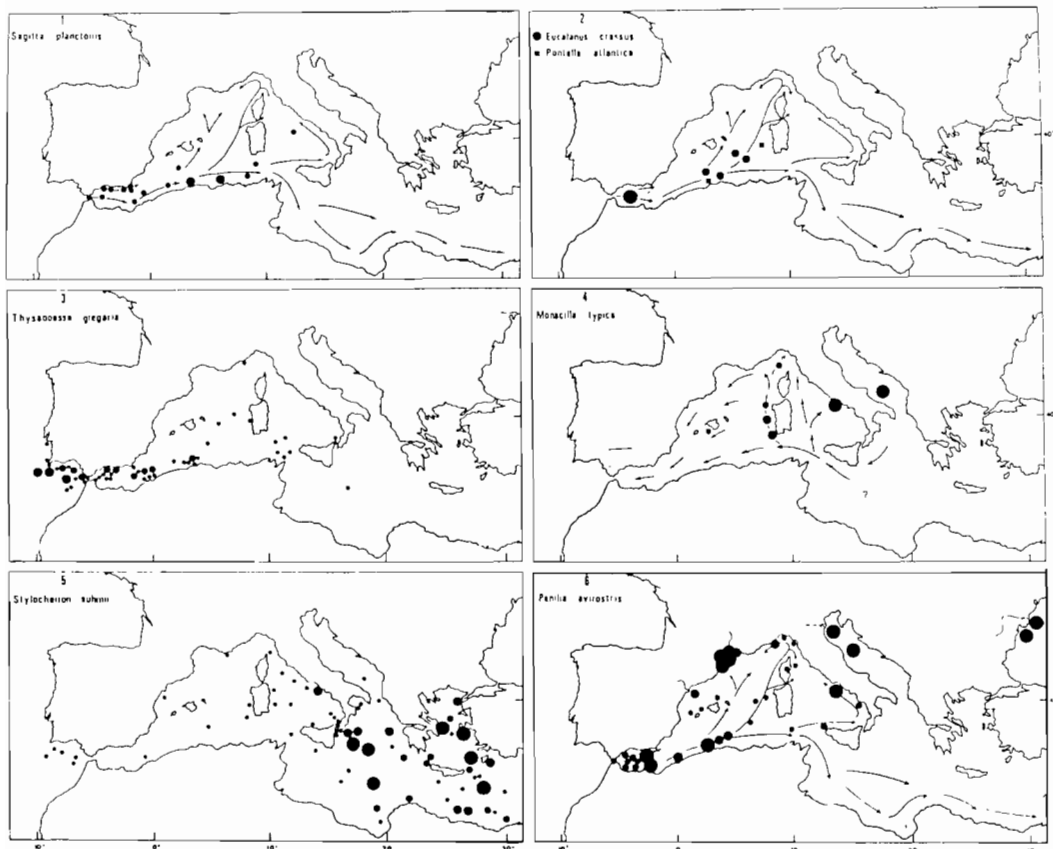


FIGURE 50 : Répartition des indicateurs des eaux d'influence atlantique (1-2-3), des eaux d'origine orientale (4-5) et des eaux diluées (6)

Les flèches représentent très schématiquement le trajet des eaux atlantiques (1-2-6) et orientales (4).

Sagitta planctonis : Chaetognathe ; *Eucalanus crassus* : Copépode ; *Pontella atlantica* : Copépode ; *Thysanoessa gregaria* : Euphausiacé ; *Monacilla typica* : Copépode ; *Stylocheiron suhmii* : Euphausiacé ; *Penilia avirostris* : Cladocère.

D'après J.P. CASANOVA, 1970 – Indicateurs hydrologiques et écologiques en Méditerranée – Journées d'Et. plancton, Monaco, C.I.E.S.M.

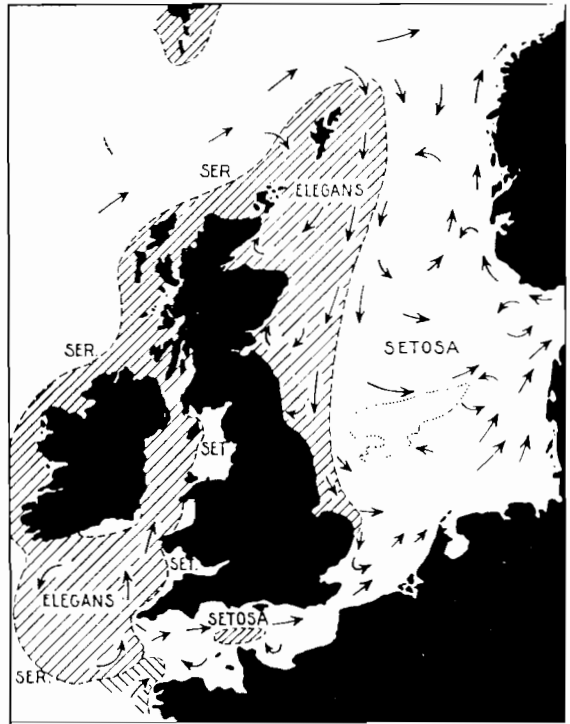


FIGURE 51 : Vue générale de la distribution des eaux caractérisées par différentes espèces du Chétognathe *Sagitta*.

Telle qu'elle est susceptible de se présenter au cours de l'automne d'une année où l'influx d'eau atlantique en mer du Nord est fort. *SETOSA* (ou *set*) = *Sagitta setosa*; *ELEGANS* = *Sagitta elegans*; *SER* = *serratotendata*. Les flèches indiquent la circulation générale des eaux.

D'après RUSSEL, 1939 (1).

Toujours parmi les indicateurs écologiques, on citera les Foraminifères planctoniques du groupe des Globigérines qui au niveau spécifique sont très sténothermes, indicateurs précis de la température régnant dans les eaux de surface. La distribution dans les carottes de sédiment des tests tombés sur le fond après leur mort est utilisée en paléoclimatologie.

2. Indicateurs halieutiques

Ce sont les formes planctoniques particulièrement significatives de la présence possible ou probable de certaines espèces de poissons :

- soit formes larvaires ou œufs de ladite espèce,
- soit organismes constituant leur aliment « préférentiel »,
- soit organismes ayant les mêmes exigences biologiques et se trouvant donc dans les mêmes eaux.

Les relations Plancton-Poissons peuvent donc se présenter selon plusieurs modalités.

2.1. Relations mécaniques

Ce cas se produit avec des larves de poissons, elles-mêmes parties du plancton, l'ichtyoplancton, qui peuvent être entraînées comme le reste du plancton et concentrées dans des zones d'accumulation passive ou « nourriceries », riches en nourriture :

- Larves des Rougets concentrées passivement dans les zones riches en plancton de la Mer Noire,

- Larves des Harengs norvégiens entraînées vers la mer de Barentz,

- Larves des Harengs de mer du Nord entraînées vers la baie Allemande.

Les larves se trouvent ainsi placées dans des conditions nutritionnelles optimales. Les frayères elles-mêmes peuvent en effet être situées dans des zones relativement pauvres. Si les conditions hydrologiques de transport passif se réalisent mal, les larves ne trouveront pas de conditions trophiques favorables et le recrutement ultérieur des juvéniles sera faible. C'est le cas du Merlu américain dont périodiquement les larves sont en grand nombre entraînées au large et perdues, d'où des classes d'âge déficitaires issues de biomasses fécondes pourtant normales.

2.2. Relations trophiques

Les relations trophiques entre le plancton et les poissons nectoniques qui recherchent activement leurs proies peuvent être :

a) **de type quantitatif** : Les cartes de répartition du plancton total au large de côtes africaines montrent une corrélation évidente, dans le temps (mais non une coïncidence spatiale étroite), entre les zones d'abondance planctonique et les rassemblements les plus importants de poissons démersaux ou pélagiques des niveaux trophiques inférieurs. Des périodes de faible production planctonique entraînent une régression ultérieure des stocks de planctonophages.

b) **de type qualitatif** : Il existe parfois une relation étroite entre la présence du Hareng en phase trophique en mer du Nord et celle d'un plancton riche en Copépodes du genre *Calanus*. On a pu réaliser des cartes de présence simultanée des bancs de Harengs et des essaims de *Calanus*.

2.3. Relation avec la reproduction des espèces pêchées

C'est le domaine de l'étude de l'ichtyoplancton en vue de la connaissance de la biologie halieutique.

L'observation d'œufs de poissons dans le plancton indique évidemment la proximité d'adultes en période de reproduction. C'est même la meilleure méthode pour le repérage des frayères pélagiques et on constate ainsi que dans de grandes zones de reproduction possible, la position géographique précise de ces frayères est variable d'une année à l'autre.

Le repérage des larves, doit pour être correctement interprétée, s'accompagner d'une analyse courantologique fine destinée à permettre de remonter les dérivées, ce qui amènera à soupçonner des rassemblements préalables d'adultes démersaux. La mise en évidence des aires et périodes de ponte par cette méthode est finalement, quand elle est possible, meilleure et plus précise que l'observation des adultes en état de maturité.

L'évaluation de la biomasse féconde, c'est-à-dire de la biomasse d'adultes, à partir de l'évaluation du nombre d'œufs libérés, et surtout son évolution relative d'une année à l'autre à partir de l'abondance relative des œufs (assez facile à observer) paraît une information relativement fiable sur l'état des stocks. Au contraire la prévision de l'abondance des classes d'âge à venir à partir du nombre d'œufs observés apparaît comme très aléatoire, compte tenu des importantes mortalités naturelles intervenant entre la ponte et le recrutement, l'exemple cité plus haut du Merlu américain le montre bien.

CHAPITRE VII

Le Necton

1. Généralités : Définition et limites

Par définition, on inclut dans le **Necton**, les animaux dont les capacités musculaires, donc l'aptitude à la nage, sont telles que leurs déplacements peuvent être indépendants des mouvements propres des masses d'eaux. Ce sont des **Nectontes** et on y range des Céphalopodes, des Crevettes, des Poissons, les Tortues de mer, les Cétacés et les Siréniens, l'essentiel étant constitué par les Poissons et les Céphalopodes.

Cette définition, satisfaisante dans son principe, est toutefois assez subjective lorsqu'il s'agit de situer les limites avec d'autres catégories écologiques.

1.1. La séparation Plancton-Necton

Dans le domaine pélagique, la séparation Plancton/Necton et en particulier la place de certains organismes du macro- ou du mégalo-plancton ou du micronecton peut être discutable. Les Euphausiacés sont traditionnellement inclus globalement dans le Plancton, pourtant les plus grandes espèces ont un comportement actif tel que leur répartition paraît largement indépendante des courants. Œufs et larves de Poissons sont indubitablement des planctontes (ichthyoplancton) alors que les adultes sont des nectontes typiques, mais le passage, au cours de leur croissance, d'un statut à l'autre, est difficile à situer précisément.

Aleyev (1977) propose plusieurs critères pour aider, lorsqu'il y a doute, à objectiver la réponse :

a) En prenant en compte le système hydrodynamique animal-milieu, on le caractérise par un **nombre de Reynolds Re**.

$$Re = LV/v$$

où L est la longueur totale de l'animal (sa plus grande dimension y compris les appendices), V la vitesse moyenne de ses déplacements par rapport au milieu, v la viscosité cinématique du milieu. L'auteur range

dans le necton les animaux pour lesquels **Re** (lorsqu'ils sont en activité) est supérieur à 10^5 , dans le plancton ceux pour lesquels **Re** est inférieur à 5.10^3 et il propose, entre les deux, un groupe intermédiaire, le **planctonecton**.

b) La forme générale de l'animal peut être caractérisé par des paramètres biométriques :

– **Le taux ou indice d'allongement U :**

$$U = D/Lc$$

où **D** est le diamètre d'un cercle d'aire égale à l'aire de la section transversale maximale du corps de l'animal et **Lc**, sa longueur effective, longueur de la partie compacte du corps, les appendices filamenteux ou membraneux n'intervenant pas. Aleyev admet qu'un organisme peut être considéré comme nectonte pour **U** inférieur à 0,40. Il s'agit là d'une condition nécessaire, mais certainement pas suffisante ; pour bien des planctontes indiscutables, $U < 0,40$, mais leur petite taille leur donne un **Re** de l'ordre de 10^2 .

– **La surface spécifique réduite So**, « rapport entre le côté d'un carré dont l'aire est égale à l'aire de la surface de l'animal et l'arête d'un cube dont le volume est égal au volume de l'animal ». L'auteur admet que pour les organismes du necton, **So** est inférieur à 4,5. Ici encore, des organismes indubitablement planctoniques ont aussi **So** $< 4,5$, mais alors $U > 0,40$ ou **Re** $< 5.10^3$.

c) Certaines adaptations morphologiques au ralentissement de la chute passive telles que ombrelles, appendices sétiformes, corps longuement rubané, fréquentes dans le plancton, sont absentes chez les nectontes.

1.1. Les Benthontes

Le Necton tel qu'il est défini ci-dessus, fait partie du Pélagos, ensemble des organismes de pleine eau, par opposition au Benthos, ensemble des organismes écologiquement liés au substrat (*voir chapitre VIII et suivants*). Mais parmi ces derniers, les Benthontes (au sens large), certains sont très actifs et peuvent effectuer sur le fond ou à proximité des déplacements rapides et importants ce qui amène à leur étendre la notion de Necton et on parlera alors de Benthonectontes par opposition aux Benthontes (au sens strict) ou Eubenthontes sédentaires ou très peu mobiles. Avec Aleyev, on peut même distinguer :

– Les **Eunectontes** : animaux sans aucune relation écologique avec le fond. La section transversale de leur corps est circulaire, ellipsoïde ou ovoïde allongée dans le sens vertical ; sa plus grande largeur est située vers le haut, le terme ultime étant la présence d'une quille ventrale (Scombridés, Chinchards, Clupes).

– Les **Benthonectontes** : animaux en relation écologique avec le fond. La section transversale de leur corps évolue à partir du cercle, vers une forme trapézoïdale ou triangulaire avec sa plus grande largeur tournée vers le bas tendant vers une face inférieure plus ou moins aplatie (Grondins), ou vers une forme discoïde (Zcidés).

– Les **Nectobenthontes** : animaux pratiquement en permanence au contact direct du fond. Leur corps, souvent fortement comprimé

verticalement, peut présenter une section transversale très aplatie, la compression étant dorso-ventrale (Raies ou Baudroies) ou latérale (Pleuronectes).

1.3. Le « Méronecton »

Certains animaux constituent un « Méronecton », n'étant nectoniques que pendant une suite de phases périodiques de leur existence, alternant avec des phases benthiques. C'est ainsi que certaines Crevettes Peneidées tapies dans une loge de sable le jour, montent en pleine eau la nuit pour chasser. Ceci explique d'ailleurs pourquoi des stocks importants de Crevettes peuvent vivre sur (ou dans) un sable pauvre ; elles se nourrissent du plancton sus-jacent et participent à l'accumulation active déjà évoquée d'énergie sur le fond à partir de la biomasse pélagique.

Les Poissons du groupe des Lançons (Ammodytidés) passent selon un rythme saisonnier par des phases alternées nectoniques et benthiques.

Quoi qu'il en soit, dans la suite il sera surtout question du Necton « pélagique » mais on n'oubliera pas qu'un certain nombre d'observations s'étendent à l'ensemble des organismes nectoniques dont par ailleurs le plus fort contingent (en tous cas le plus spectaculaire) est constitué par les Poissons, c'est pourquoi un certain nombre de notions présentées ici seront reprises dans une optique plus directement halieutique dans le chapitre XII.

2. Présentation

L'essentiel de la faune necto-pélagique est constitué, on vient de le dire, par des Poissons ; mais le groupe des Calmars ou Encornets est lui aussi intégralement pélagique avec un comportement de Nectontes bien caractérisé.

Parmi les Poissons pélagiques, on distingue grossièrement deux grands ensembles (à séparation non tranchée).

2.1. Les espèces des eaux superficielles, épi- et méso-pélagiques

(avec le cas particulier des Thons qui sont épi- à infra-pélagiques). La plupart d'entre eux sont nettement sténo- (-thermes et -halins). Il en résulte des migrations, déplacements de grande envergure orientés en fonction des saisons (*voir plus loin chapitre VII, 5*). De ce fait, les Poissons pélagiques auront souvent une morphologie de « nageurs » efficaces. Ils sont parfois qualifiés des « Poissons bleus » en relation avec la coloration dominante de leur face dorsale.

Il existe des Poissons pélagiques de forme aberrante, très mauvais nageurs et qui seraient à la limite du Necton et du Mégalo-plancton (*Mola mola* ou Poisson-Lune, Régalec) (*fig. 52*).

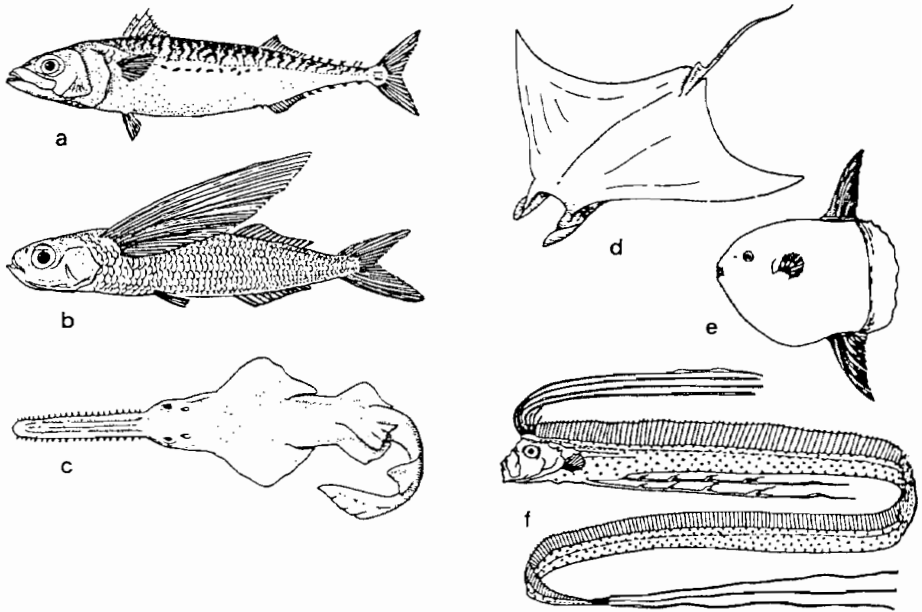


FIGURE 52 : Différents types de poissons nectoniques

a : Maquereau ; b : Exocet un Poisson-volant ; c : Poisson-scie ; d : Raie-Manta ; e : Poisson-lune ; f : Régalec – Le Poisson-scie appartient au necto-benthos, Le Poisson-lune et le Régalec, peu actifs, sont à la limite du mégaloplancton.

Pour tous les Poissons pélagiques l'alimentation est évidemment prise dans le Pélagos et, en simplifiant, on peut dans ces couches superficielles distinguer 3 niveaux trophiques (avec des intermédiaires ou des courts-circuits) :

- les espèces de petite taille (Anchois, Sprats, Sardines) se nourrissent sur le plancton,
- elles-mêmes sont les proies d'espèces de taille moyenne (Maquereaux, Chinchards, Liches, etc.),
- enfin au bout de la chaîne se situent les grands prédateurs : Squales, Thons, Cétacés.

Lors de la reproduction, la plupart de ces espèces ont un comportement grégaire et tendent à se regrouper en bancs denses (*voir plus loin chapitre VII, 4*).

2.2. Les espèces des eaux profondes

Les espèces des eaux profondes, bathy- et surtout abyssopélagiques ont un comportement relativement différent :

- leur milieu, homogène, très stable et peu mobile, n'exige plus de grands déplacements et leur morphologie très variée ne dénote plus une

adaptation aussi poussée à la nage soutenue sur de longues distances. Adaptées à la recherche d'une nourriture rare et très dispersée constitué de proies souvent de taille relativement grande, elles possèdent en général une grande bouche fortement dentée favorisant la préhension et la rétention des proies,

— autre adaptation à un milieu obscur, elles portent fréquemment des photophores selon des dispositions topographiques précises (caractère utilisé en systématique) ou bien sont aveugles, mais disposent probablement alors d'une sensibilité aux ébranlements mécaniques très fine.

On sait très peu de choses sur le comportement reproducteur de ces espèces pratiquement inobservables dans leur environnement. Les captures incitent à penser que la tendance à la grégarité est très affaiblie, en relation avec la dispersion des ressources trophiques.

Enfin on n'oubliera pas que des éléments particulièrement actifs de la macrofaune nectonique profonde échappent peut-être à nos engins de capture, on l'a déjà noté.

*

**

Nombre d'espèces nectoniques concernent l'halieutique ; les principaux aspects de leur biologie intéressant leur exploitation, ils font l'objet d'enseignements spécifiques (biologie halieutique). On se bornera ici à évoquer trois éléments comportementaux liés à leur catégorie écologique et présentant un intérêt général :

— leur activité musculaire et leur adaptation à la mobilité avec ses implications sur leur morphologie,
 — la tendance à la grégarité,
 — les comportement migratoires.

3. La mobilité et ses adaptations morphologiques

3.1. La nage chez l'animal nectonique

Le déplacement d'un animal est dû à la résultante des forces qui agissent sur lui : ici, poussée engendrée par les mouvements natatoires et résistances dues à l'inertie et au frottement avec le milieu. Poussée et résistance sont liées à la morphologie de l'animal et **chez les Poissons**, elles ont été particulièrement analysées.

L'**inertie** d'un animal est une donnée intrinsèque liée à sa masse et à ses proportions. Les forces de frottement avec le milieu se traduisent par la **traînée** dépendant en grande partie de la forme générale du corps, la forme fuselée (pisciforme !) facilitant la pénétration dans l'eau et réduisant les turbulences bien absorbées aussi par un tégument souple et lisse ou un revêtement écailleux plus ou moins mucifère. Ces questions relèvent de l'hydrodynamique et ont fait l'objet de recherches nombreuses (voir Aleyev).

La **poussée** implique l'action de toutes les parties du corps, ce qui, compte tenu de la diversité des formes des Poissons, suppose une grande variété dans les mécanismes. En simplifiant, on distinguera deux types de propulsions, la propulsion ondulatoire et la propulsion oscillatoire.

— Dans la **propulsion ondulatoire**, une onde progressive parcourt d'avant en arrière l'organe propulseur, créant par appui sur le milieu fluide environnant repoussé vers l'arrière, une force de réaction vers l'avant. Deux types de structures peuvent ainsi onduler.

(1) L'ensemble du corps constitué par la colonne vertébrale souple et sa gaine musculaire puissante métamérisée est parfaitement adapté à la création, au moindre coût énergétique, de telles ondes progressives : les contractions musculaires provoquent la flexion latérale du corps que l'élasticité de la colonne vertébrale ramène dans l'axe. La nageoire caudale, relativement passive, prolonge et amplifie le mouvement, améliore l'écoulement du fluide en réduisant la traînée et joue un rôle de gouvernail en introduisant des dissymétries dans le jeu des forces latérales. C'est le mécanisme essentiel de la nage du Poisson en pleine eau.

(2) Les nageoires verticales impaires souples rattachées au corps par une base longue, animées d'ondulations progressives plus ou moins rapides, créent une force propulsive beaucoup plus faible mais très précise.

— Dans la **propulsion oscillatoire**, la partie du corps responsable de la propulsion se meut soit en pivotant sur son axe dans le cas de la flexion brutale du corps, ce qui crée une impulsion puissante mais de courte durée, soit en oscillant de façon plus ou moins complexe sur sa base dans le cas du battement des nageoires latérales, ce qui crée des impulsions faibles d'orientations très diverses, concourant en particulier à la stabilisation de l'animal.

Les mouvements, conjoints ou non, du corps et des nageoires impaires verticales amènent à 2 types de natation : la *nage soutenue* entretenue par des mouvements cycliques, la *nage transitoire* comportant des démarrages rapides et des virages secs. Les mouvements oscillatoires des nageoires impaires permettent une natation manœuvrière à l'aide de petites poussées propulsives d'une très grande précision.

La plus ou moins bonne adaptation des différentes espèces à ces modes de propulsion a amené P. Webb (*Pour la science*, septembre 1984) à proposer pour les Poissons en fonction de la forme générale de leur corps donc de leur comportement et de la niche écologique occupée, trois catégories :

a) les spécialistes de la nage soutenue comme les Thons (grands nageurs de haute mer) sont parfaitement profilés avec un corps rigide et fuselé dont la largeur est maximale à peu près au milieu (traînée minimale). La nageoire caudale haute et mince, rigide, rattachée au corps par un fin pédoncule, maximise la poussée et réduit la traînée. Les vitesses élevées autorisent des nageoires stabilisatrices de faible surface parfois même éclipables.

b) Les spécialistes de l'accélération brutale (chasseurs à l'affût) comme le Brochet ou les Sphyrænidés ont une masse musculaire très importante. Le corps allongé est capable de flexions brutales et amples alors que la largeur du pédoncule et de la nageoire caudale permet de développer des poussées instantanées considérables. Les surfaces stabilisatrices sont

larges, assurant l'immobilisation en équilibre. La forme aplatie du museau améliore la pénétration dans le milieu.

c) Les bons manœuvriers comme les Chaetodons (necto-benthontes des milieux à topographie complexe) ont une forme discoïde qui facilite les mouvements de rotation à faible rayon autour de l'axe vertical alors que les nageoires oscillantes sont réparties tout autour du centre de gravité assurant des petites poussées précises dans tous les plans.

Ces trois types morphologiques s'excluent mutuellement dans leur réalisation optimale, et la plupart des Poissons combinent plus ou moins heureusement ces trois spécialités ; Webb propose de les placer dans un diagramme ternaire morphologie-fonction à l'intérieur duquel on pourra situer les différentes espèces, leur position étant fonction de leur forme reliée partiellement à leur environnement donc à leur écologie. Certaines espèces à écologie particulière comme la Baudroie se situant tout à fait à part.

Chez les Cétacés, bien adaptés à la nage soutenue, la caudale appuyée sur un pédoncule puissant a un rôle propulseur beaucoup plus important.

Chez les Calmars, le corps constitue un axe rigide, et la propulsion est assurée soit par des ondulations des nageoires latérales (nage lente), soit en expulsant brutalement un jet d'eau puissant par un siphon conique (nage rapide et saccadée). Si on considère la tête et la couronne brachiale comme étant la partie antérieure du Calmar, on notera qu'il se déplace « à reculons ».

3.2. La flottabilité

Les tissus du corps des animaux sont un peu plus denses que l'eau (1,06 à 1,09 pour 1,035 densité maximum de l'eau de mer). L'équilibration des Poissons vivant en pleine eau à un niveau précis est assurée par deux voies :

a) **Statique** : diminution de la densité grâce à la richesse en lipides (Squales) ou la présence de volumes gazeux contrôlables (vessie natatoire à volume variable).

b) **Dynamique** : une nage constante, même lente, introduit une portance par le jeu des nageoires latérales (Squales) et de quilles (Thons) ; les nageoires paires battant sur place jouent le même rôle lorsque l'animal est immobile. De toutes façons, le centre de gravité étant presque toujours situé au-dessus du centre de poussée, un Poisson totalement inerte se met « le ventre en l'air ». Il doit donc se maintenir en permanence en équilibre instable par un jeu très fin des nageoires.

*

**

Tous ces comportements supposent :

1) Un système nerveux doté d'un haut pouvoir d'intégration, donc centralisé (Céphalopodes) avec un ensemble de commandes réflexes très élaboré et une musculature développée.

2) Des organes sensoriels spécifiques très fins en particulier chez les Poissons ceux qui dépendent de l'oreille interne et du système latéral.

4. Le comportement grégaire

Le grégarisme, comportement inverse du comportement territorial, est la tendance qui pousse des individus de même espèce (en principe) à se grouper par attraction réciproque en fonction des stimuli émis et captés d'un animal à l'autre. Le terme ultime du grégarisme est la constitution du « **banc** » (= *school*). Une **foule**, au contraire, est un groupe d'individus réunis sous la pression des contraintes ou des facteurs de l'environnement, réactions individuelles à un stimulus externe.

Le phénomène de regroupement en bancs ou « *schooling* » se rencontre de façon plus ou moins intense pour presque tout le Necton. *Le banc est un ensemble homogène d'individus se déplaçant activement dans la même direction (rarement immobile)*. Ce n'est pas une structure fixe. Un banc peut s'étaler et se déformer très rapidement. Il se constitue, se renforce, puis se disperse. Les interrelations individuelles y sont aléatoires et labiles. Leur analyse est difficile (Fouché, *Mémoire de D.A.A., E.N.S.A.R., 1982*). Mais l'observation du comportement d'ensemble de l'individu-banc est relativement aisée.

4.1. Formation du banc

La genèse du banc résulte de l'aggrégation progressive d'individus auparavant indépendants. Un banc n'est jamais définitif; il peut se disloquer puis se reconstituer et deux bancs peuvent fusionner. A l'origine il peut être motivé par un **facteur trophique**. Sa durée peut être relativement longue, chiffrée en jours, en semaines, ou en mois. Le **facteur génétique** est classique: regroupement dans des espaces restreints d'individus en maturations aboutissant à (ou précédé par) la formation de bancs. Mais pendant et surtout immédiatement après la reproduction, il y a souvent dislocation des bancs car tous les animaux qui les composaient ne sont pas arrivés à maturité en même temps et ne sont donc pas animés des mêmes tropismes qui poussent alors les uns à se concentrer sur les frayères et les autres à les fuir.

4.2. Caractéristiques du banc; description et comportement

Les groupements, formés par des individus de tailles différentes ne sont pas stables et par ailleurs, les bancs formés par des larves ou des alevins sont moins compacts et moins serrés (on parlera alors plutôt de concentrations) que les bancs formés d'adultes où les rapports entre individus sont beaucoup plus étroits. Autrement dit, les bancs les mieux caractérisés sont constitués par des jeunes ou mieux par des adultes de

tailles comparables. On trouvera ci-dessous un certain nombre d'observations plus ou moins dispersées (et sans ordre logique) concernant ce phénomène.

4.2.1. Les conditions d'apparition du comportement grégaire

Elles ont été suivies en aquarium chez les Clupeidés. Ce comportement de groupe apparaît sporadiquement dès les plus jeunes stades ; au stade larvaire où le Poisson commence à se mouvoir (5 à 7 millimètres) il commence à nager au hasard et s'il rencontre un autre Poisson, il nage un moment avec lui et le quitte. Si la rencontre se fait tête à tête il y a une réaction de fuite. Au fur et à mesure que les Poissons grandissent (9 à 11 millimètres), les rencontres « tête-à-queue » sont suivies d'une nage commune de plus en plus longue. A l'âge où le Poisson mesure 20 millimètres, on peut observer des bancs très instables groupant de 30 à 50 individus. Ainsi les bancs se formeraient progressivement (par expérience ?) sous des interactions visuelles. A partir d'un certain âge la structure du banc paraît être établie, cependant, les distances de Poisson à Poisson ne sont fixées, pour l'ensemble du banc, qu'à l'âge correspondant à une longueur de 25 à 30 millimètres.

Si expérimentalement on élève des larves d'une espèce grégaire, sans contact avec d'autres individus, on observe une très forte mortalité. Ils utilisent mal leurs réserves vitellines, d'abord, et ensuite leur comportement alimentaire est perturbé. Les survivants, placés parmi des individus de même taille vivant déjà en banc, s'intègrent plus ou moins rapidement au groupe. La vision joue certainement un rôle, car un Poisson éborgné s'approche du banc du côté de son œil intact.

4.2.2. La structure du banc

Elle est, au moins en ce qui concerne les Clupeidés, parfois très précise. En effet, d'après Shuleikin (1968), il apparaît que, les Poissons se situent dans une position telle les uns par rapport aux autres, qu'une partie des forces hydrodynamiques liées aux turbulences s'annulent et la résistance à l'avancement de l'ensemble diminue sensiblement. Cette position optimale correspond à un angle ou sommet du triangle formé par 3 Poissons proches et parallèles, de l'ordre de 55° mais également à une certaine distance entre les Poissons, cette dernière étant variable avec la taille. De ce fait la formation d'un banc stable n'est possible que pour un groupe de Poissons dont les tailles sont comprises entre des limites relativement proches. Ceci correspond d'ailleurs très bien avec les résultats des pêches. On a même comparé un banc stable à une structure cristalline (!). Cette sélectivité en taille a une conséquence importante : si dans une zone déterminée se trouvent plusieurs classes de tailles de la même espèce, elles formeront généralement des bancs totalement séparés, ce qui complique les opérations d'échantillonnage.

Muzinic (1977) a montré que, en aquarium, des Sardines de tailles semblables placées dans des conditions favorables formaient un seul banc et croissaient normalement, alors que des Sardines de tailles très différentes

se constituent en deux bancs ou un seul (manque de place) mais partiellement disloqué par tailles. Lorsque les différences de tailles sont fortes, seuls les plus grands individus croissent bien, les plus petits végétant sans que la disponibilité en nourriture soit en cause. Le comportement en bancs groupant des Sardines seules (ou des Sardines, Sprats et Anchois) de tailles nettement différentes, semble être exceptionnel dans des conditions naturelles. Par contre, on peut rencontrer dans le même banc des Poissons d'espèces différentes mais de même taille.

4.2.3. Les espèces à comportement grégaire

Ce sont en général des espèces à large distribution géographique, à fécondité élevée, et présentant souvent des phases migratrices. On a cité 1 500 à 2 000 espèces à tendances grégaires plus ou moins accusées.

L'organisation en bancs les plus compacts est réalisée chez les Scombridés du genre *Scomber* (Maquereaux). Viennent ensuite les Chinchards, les Anchois et les différents Clupeidés et petits Thonidés, certains Gadidés. On a observé des bancs de *Sarda* de plusieurs kilomètres.

4.2.4. Le maintien du banc

Le maintien de la structure grégaire qu'est le banc est lié à plusieurs facteurs :

* **La lumière** : il semblerait qu'en deçà d'une ambiance lumineuse minimale, le banc se dissémine totalement, mais ce seuil est très bas ce qui explique la cohésion des bancs la nuit, et les profondeurs notables auxquelles on peut encore les trouver. La nuit pour certaines espèces, la seule bioluminescence de l'eau suffirait pour maintenir la structure du banc. Une forte lumière brutale peut aussi amener la dispersion du banc, chaque individu fuyant pour son propre compte.

* **Les sons ou les ébranlements mécaniques** : en se déplaçant les individus d'un banc émettent des sons ou des ébranlements d'origine hydrodynamique qui pourraient contribuer au maintien du banc et à l'orientation des individus. La ligne latérale et le « sens des obstacles » jouent alors un rôle certain.

4.2.5. Les mouvements du banc

Les Poissons en banc se caractérisent par le fait qu'ils nagent parallèlement les uns aux autres, gardant leurs distances grossièrement constantes, et changeant de trajectoire avec une simultanéité à peu près parfaite. Il n'y a pas de *leader*. En réaction de fuite, le banc perd sa structure, les individus cherchant à gagner le centre ou au contraire se dispersant en désordre.

Les bancs peuvent effectuer des mouvements verticaux. Lorsqu'ils remontent, ils ont tendance à s'étaler et à s'aplatir ; la « boule » en profondeur devient « nappe » en surface.

4.3. Rôles du comportement grégaire

L'hypothèse la plus classique est que le groupement en banc **diminue la prédation** ; pour un prédateur, la probabilité de la rencontre d'un banc dans un volume donné est plus faible que celle de la rencontre d'un individu isolé si le même nombre d'individus y est uniformément réparti, mais rien n'empêche le prédateur, une fois le banc découvert, de le suivre et de vivre largement sur lui ; on observe en effet couramment des captures régulières de prédateurs lors de la pêche de Clupeidés au filet tournant. Il ne semble pas que la masse du banc rebute des prédateurs ; seul intervient peut-être la difficulté de choisir et de suivre un individu-proie noyé dans le banc : éclatement ou comportement « en fontaine » (voir figure 53)).

Le banc permettrait un **déplacement** plus facile de l'ensemble ; on l'a vu, les espaces entre individus seraient réglés par des lois d'hydrodynamique telles que les turbulences soient minimales et la traînée totale du banc est très inférieure à la somme des traînées individuelles.

Le banc assure au mieux le brassage des individus, maintenant un **équilibre génétique** qui permet la réalisation d'un phénotype moyen correspondant parfaitement aux conditions locales de milieu, les phénomènes migratoires (ci-dessous), assurant le rassemblement du maximum d'individus sur les zones écologiquement favorables.

5. Les migrations

On appelle **migrations** des déplacements périodiques, orientés, réguliers, intéressant la totalité des individus d'une espèce, ou limités à certains groupes d'âge. Ces déplacements s'effectuent souvent collectivement et de nombreux migrateurs témoignent d'une sociabilité très développée particulièrement évidente dans le cas des Poissons où il y a souvent corrélation entre le phénomène migratoire et la constitution de bancs.

5.1. Causes déclenchantes

Assez artificiellement, on évoque 4 types de causes déterminant des comportements migratoires :

1) **Nécessités trophiques** : la migration trophique étend généralement l'aire de collecte alimentaire de l'espèce. C'est le cas de la migration de dispersion trophique de certains Clupeidés qui peut les amener jusqu'en eaux plus ou moins saumâtres. C'est le cas aussi de la migration extensive de certains Thonidés comme le Thon rouge, qui fonctionne par dispersion. Il peut y avoir maintien de la structure en bancs et dispersion de ceux-ci (Sardines) ou éclatement des bancs et dispersion des individus (Thons) ; ces modalités dépendent de la stratégie alimentaire elle-même liée à la plus ou moins forte concentration de la ressource.

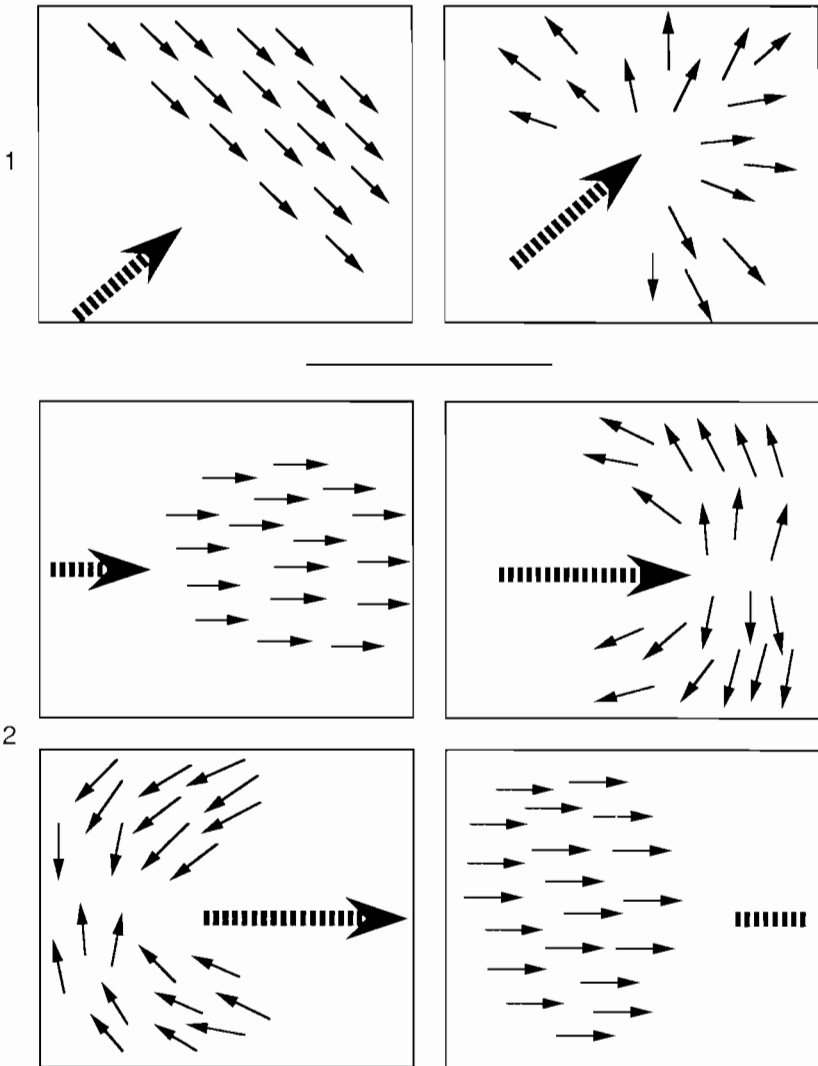


FIGURE 53 : *Le banc défense contre la prédation ?*

1. *La dispersion* dite « éclair » du banc de harengs est la tactique de fuite la plus impressionnante. Au moment où la barracuda frappe, le banc se disperse radialement en une demi-seconde. Cette fuite résulte d'un seul battement de queue. On n'a jamais observé de collisions lors de l'éclatement du banc : il apparaît que chaque poisson sait où iront ses voisins quand le prédateur attaque.

2. *L'effet de fontaine* est une tactique par laquelle un banc de proies petites et peu rapides décourage un prédateur qu'elles ne peuvent distancer. Quand un barracuda se dirige vers un banc de harengs nains, le banc se sépare et se regroupe ensuite en deux parties derrière le prédateur qui est emporté par son propre élan. Le banc se reforme derrière le barracuda. Si le prédateur se retourne pour refaire face au banc, la manœuvre est répétée jusqu'à épuisement moral (?) et physique du prédateur.

D'après B. PARTRIDGE, (1982).

2) **Nécessités génétiques** : les adultes génétiquement mûrs ou en voie de maturation, recherchent et reviennent dans des zones ou dans des régions dont les caractéristiques abiotiques permettent (ou provoquent) l'émission des produits génitaux (Hareng, Morue, Anguille,...).

3) **Facteurs climatiques** : certaines espèces se concentrent à proximité de structures climatiques ou hydrologiques précises et les suivent dans leurs déplacements. C'est le cas des Germons que l'on retrouve (et que l'on pêche) chaque année immédiatement au sud du front chaud atlantique ou des Sardinelles de la région sénégal-mauritanienne qui se concentrent au nord du front tropical.

4) **Osmo-régulation** : si le milieu intérieur du Poisson se trouve en déséquilibre vis-à-vis du milieu extérieur (déséquilibre lié à l'évolution physiologique de l'individu), le comportement migratoire apparaît alors comme la recherche d'un milieu plus favorable. C'est le cas des migrations (génétiques) du Saumon, de l'Anguille, de la Lamproie... qui les amènent à changer radicalement de milieu. Lorsque ce changement ne peut pas se réaliser, on voit apparaître des perturbations physiologiques graves.

D'après Richard (1967), on peut résumer le déterminisme d'un comportement migratoire dans ses modalités générales. Les conditions hydro-climatiques jouent un rôle essentiel dans le déroulement des migrations, mais celles-ci ne se déclenchent que chez des animaux prêts à partir c'est-à-dire qui sont parvenus à un stade biologique et physiologique précis leur permettant de percevoir ou de rechercher des stimuli particuliers. Le déterminisme de l'évolution physiologique est encore mal élucidé, les facteurs internes d'ordre génétique y étant probablement prépondérants mais soumis aux facteurs de l'environnement, en particulier saisonniers.

Les déplacements orientés des animaux, sous la commande du système nerveux, dépendent probablement de variations des seuils de sensibilité à des facteurs externes, variations liées aux états du métabolisme interne qui ont déjà déterminé la préparation aux déplacements. Le déplacement déclenché sera maintenu orienté par des facteurs d'ordre taxiques visant à la recherche de stimuli-signes indicateurs des buts de la migration : lieux de reproduction ou de nutrition. Ces stimuli-signes sont actuellement rarement identifiés de façon précise. Chez le Saumon de remontée, la perfusion des sacs olfactifs avec de l'eau des ruisseaux où ils sont nés provoque une intense réponse électroencéphalographique, alors qu'une eau quelconque n'a aucun effet. Le Saumon arrivé à proximité du littoral, rechercherait l'image olfactive (mémorisée ?) de sa rivière d'origine.

On peut simplifier en admettant que l'accomplissement d'un cycle biologique réclame une coïncidence permanente entre les éléments du milieu extérieur et ceux du milieu intérieur tous deux variables, la migration étant la recherche de cette coïncidence.

5.2. Typologie

En fonction des milieux dans lesquels se déroule la migration, on distingue différents types de migrateurs : (*voir aussi chapitre XII, 5*).

1) **Les océanodromes** ne quittent pas le milieu océanique ; exemples :
 – **Les Harengs** dont les différentes populations occupent, à l'intérieur d'une aire générale, des secteurs relativement étroits dans lesquels ils ont un comportement migratoire précis et particulier. Leurs routes peuvent se recouper et entraîner des mélanges en période de dispersion trophique, mais on assiste statistiquement à une disjonction et à un regroupement par population sur les frayères. (3 populations distinctes entre la Manche et le sud de la Norvège avec des frayères et des périodes de pontes bien différenciées.)

– **Les Morues** qui se reproduisent en hiver dans le sud de leur aire d'extension (Lofoten, Terre-Neuve) et remontent au nord à partir du printemps.

– **Les Thons blancs ou Germons** qui sont en hiver dans les eaux profondes tropicales où ils se reproduisent et dont les jeunes de 1 à 3 ou 4 ans remontent chaque été vers le nord ; on en signale alors jusqu'en Islande.

– **Les Seiches** qui, en Manche, sont en hiver au large et en été près de la côte.

2) **Les diadromes** changent de milieu ; leur migration les mène du milieu marin vers l'eau douce (migration anadrome) ou de l'eau douce vers l'eau de mer (migration catadrome). En relation avec le facteur génétique, on distingue parmi eux les **potamotoques** qui vivent en mer et se reproduisent en eau douce et les **thalassotoques** qui vivent en eau douce et se reproduisent en mer.

3) **Les amphidromes** qui passent d'un milieu à l'autre sans corrélation précise avec la reproduction. Ce sont généralement des espèces estuariennes sténohalines.

5.3. Modes de migration

1) **Par dérive** : Dans ce cas, le Poisson s'abandonne au courant qui le véhicule. C'est en particulier le cas de l'Alose qui retourne à la mer après la ponte. C'est surtout le cas des déplacements de la plupart des larves qui font partie de l'ichtyoplancton.

2) **Par mouvements actifs** :

– *Par cinèses* : mouvements apparemment aléatoires et sans orientation définie mais dont l'intégration à grande échelle se traduit par un déplacement global orienté (juvéniles subadultes d'Anguille).

– *Par taxis* (ou tactismes) : ce sont des déplacements orientés positifs par rapport à un stimulus. Ils ont souvent déterminés par des seuils, les sens d'un tactisme pouvant s'inverser à partir d'un certain seuil. Les taxis se manifestent généralement par un mouvement qui suit une droite ou une courbe régulière reliant l'animal à la source du stimulus comme chez les Anguilles, civelles anadromes ou adultes mûres catadromes.

Dans certains cas (Crevettes pénéides par exemple) deux ou trois modes peuvent se succéder (*voir* 5.6).

3) **Vitesse**

Dans le cas des mouvements de dérive, la vitesse est évidemment égale ou légèrement inférieure à celle de la masse d'eau.

Dans les mouvements actifs, la vitesse du déplacement instantanée est de l'ordre de 2 à 3 fois la longueur du corps du Poisson par seconde avec des pointes à 10 fois.

5.4. Schéma général du comportement migratoire (Voir figure 54)

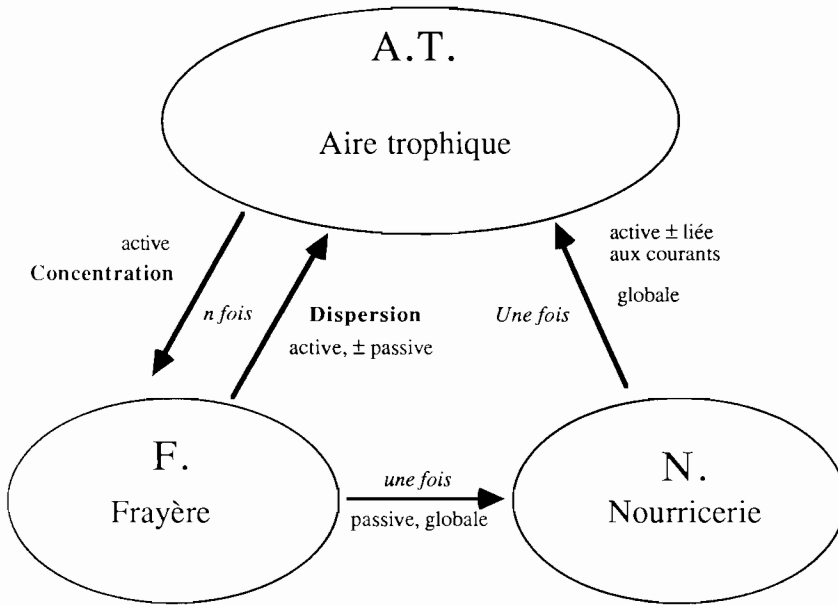


FIGURE 54 : Schéma du cadre général du comportement migratoire dans un cycle biologique complet (Commentaires dans le texte)

Observé dans sa globalité, le comportement migratoire est une adaptation à la vie entre trois « pôles d'attraction » : zone de frayère **F.**, aire trophique **A.T.** et zone de croissance juvénile **N.** Ces 3 zones peuvent être plus ou moins confondues et en particulier l'aire trophique peut englober les 2 autres. Dans le cas le plus général :

1) Après l'éclosion sur la frayère **F** ou aux environs, les jeunes à l'état de larves sont emportés par un mouvement passif pendant un temps correspondant à la consommation du vitellus parfois suivi d'une phase trophique, sous forme d'ichtyoplancton.

2) Ce déplacement les amène aux premiers stades juvéniles où ils s'installent pour une durée variable dans des zones riches en nourriture dimensionnellement adaptée, les nourriceries **N.**

3) Après un temps plus ou moins long de stabilité ils présentent un mouvement de migration actif qui les conduit à une aire plus vaste : l'aire trophique de l'espèce, **A.T.**

4) A la maturité sexuelle, ils reviennent activement à la frayère généralement de surface faible. Il y a concentration génétique.

5) Après la ponte ils retournent (parfois passivement) à l'aire trophique. Cette phase est souvent un étalement. Il y a dispersion trophique. L'aire trophique pouvant être une simple dilatation de la zone de frayère.

Ce schéma, très général, doit tenir compte de nombreux facteurs entraînant des variantes, et sa réalisation suit des modalités différentes suivant les exigences de l'adulte et les conditions hydrologiques. Par ailleurs le mouvement : **A.T.** → **F.** → **A.T.** peut être cyclique, alternatif et périodique à un rythme annuel à partir de l'âge adulte ou **A.T.** → **F.** unique dans la vie de l'individu.

5.5. Migrations verticales

Les migrations vues jusqu'ici sont des migrations en latitude et les changements de profondeurs, lorsqu'il y en a, ont lieu obliquement. Il est d'autres migrations strictement verticales, toutes liées au trophisme, et généralement calquées sur les mouvements du plancton.

On a constaté que les Poissons planctonophages ont tendance à se nourrir surtout à la fin de la journée (taux de réplétion de l'estomac maximum au crépuscule). Il existe chez eux un réflexe d'ascension qui amène le prédateur vers la surface. La vitesse de cette ascension dépend de la durée de l'aube ou du crépuscule. Elle est plus rapide à l'équateur où la nuit tombe très vite. Ce type de migration, purement trophique, est d'ailleurs freiné au moment de la reproduction, les animaux mûrs se nourrissant moins. On retrouve ici un phénomène analogue à celui signalé pour le plancton avec les mêmes conséquences.

La présence d'une thermocline accentuée peut bloquer la migration ascendante de certaines espèces sténothermes psychrophiles à une certaine distance de la surface, mais si la thermocline disparaît, la montée jusqu'à la surface devient possible ; ainsi en Méditerranée occidentale voit-on parfois en surface la nuit, en février, mois où cette mer est thermiquement à peu près homogène de la surface jusqu'au fond, des quantités importantes de Poissons de la famille des Myctophidés qui ne peuplent normalement que la zone infrapélagique.

5.6. Un exemple : les migrations des Crevettes pénéides tropicales côtières

(largement repris d'après les travaux de GARCIA, O.R.S.T.O.M.)

Le cycle migratoire amphihalal de ces espèces, lié avec leur cycle vital, se déroule le long d'un gradient de salinité allant de 0,1 ‰ à 36 ‰, c'est-à-dire entre des ambiances pratiquement dulçaquicoles et des conditions marines pures. La fourchette peut toutefois être plus étroite selon les régions et les espèces. Le schéma présenté ici se retrouve chez différentes espèces dans l'Atlantique et dans l'océan Indien.

Ces Crevettes sont des diadromes thalassotoques : la ponte a lieu en mer et la plus grande partie de leur vie, en tout cas toute la phase adulte, se déroule elle aussi en mer. Le milieu lagunaire dessalé ne concerne que les larves et les juvéniles. Dans la vie d'un individu, la migration diadrome est unique.

1) **Les adultes** occupent des fonds vaseux ou sablo-vaseux en mer, entre la côte et 100 mètres environ de profondeur. Au moment de la reproduction, les œufs sont émis librement dans l'eau et éclosent en quelques heures. Le développement larvaire dure 2 à 4 semaines ; il comprend

plusieurs stades pélagiques (nauplii, zoe, mysis et postlarves) au cours desquels les larves se rapprochent de la surface à la côte, au voisinage de l'entrée des estuaires, selon un mécanisme d'approche qui est mal connu. Un simple transport passif ne permettrait pas aux larves de se concentrer dans l'estuaire à travers des chenaux balayés par des courants de marée qui changent de sens 2 ou 4 fois par jour.

2) **La migration anadrome des larves.** Dans la zone estuarienne, la postlarve nage activement et s'élève au-dessus du fond quand la marée monte : elle est alors entraînée par le flot. Lorsque le courant s'inverse et que la salinité décroît, c'est-à-dire à marée descendante, la larve diminue son niveau d'activité et tombe près du fond où les courants sont faibles. La résultante du mouvement la conduirait donc vers l'amont.

Au terme de leur migration que l'on pourrait appeler « trophique », ces postlarves se concentrent dans des zones vaseuses, très peu profondes (quelques dizaines de centimètres), situées très en amont, riches en matière organique et débris végétaux. Là elles atteignent la taille de 6 centimètres en 2 mois environ. Le séjour total en estuaire ou lagune pourrait atteindre 6 mois. Au cours de leur phase de croissance rapide, les juvéniles redescendent graduellement vers les chenaux plus profonds, à mesure que leur taille augmente.

3) **La migration catadrome des immatures.** Vers 8 centimètres de longueur totale, les immatures âgés de 3 à 6 mois entreprennent leur deuxième migration qui les reconduira en mer vers les fonds de vase sableuse où ils atteindront la maturité sexuelle vers l'âge de 6 mois à 1 an. Au cours de cette migration, les immatures sont soumis à une prédation intense de la part des Poissons (et de l'homme).

Lorsqu'on élève des Crevettes en lagune dans des enclos, la croissance d'abord rapide ralentit beaucoup lorsque l'animal dépasse les 8 à 10 centimètres de longueur totale ; si l'animal est bloqué dans l'enclos, la croissance devient très lente sinon nulle et la maturation n'est jamais atteinte pour les femelles.

4) **Les migrations océanodromes des adultes.** Au cours de la suite de leur croissance qui les amène à maturité 3 mois plus tard les Crevettes vont gagner les fonds de reproduction, zones privilégiées caractérisées par la finesse du sédiment (75 % des particules inférieures à 50 microns) et leur grande teneur en matière organique. Elles vont ensuite descendre vers des profondeurs plus élevées à mesure qu'elles vieillissent (jusqu'à 4 à 6 ans). Ces migrations lentes donnent au stock une structure démographique caractéristique liée à la bathymétrie : l'âge augmente avec la profondeur.

CONCLUSION

En fait, déterminisme et mécanisme des migrations posent encore de nombreuses questions. Si certaines d'entre elles ont probablement des réponses générales, un grand nombre doivent être abordées comme ci-dessus sous la forme de monographies spécifiques.

Comme par ailleurs nombre des espèces de Poissons migrateurs constituent des biomasses importantes qui au cours de leurs migrations se présentent selon des accessibilités à la capture variables, on comprendra que la connaissance des rythmes et des routes migratoires constitue un chapitre important de la biologie halieutique.

CHAPITRE VIII

Le domaine benthique Généralités

Ce chapitre s'inspire largement de PERES, 1961 et de PERES, 1976 (4).

1. Définition et contenu

Le domaine benthique marin est la fraction de la biosphère, extrêmement mince, liée étroitement au fond des mers et des océans. Il s'étend de la ligne de rivage jusqu'aux plus grandes profondeurs (*Voir coupe générale chap. II.5 et fig. 2*). Les organismes qui y vivent ou **benthontes** constituent le **benthos**. La description de la morphologie et de la structure de ce milieu fait l'objet de l'océanographie physique et de la sédimentologie. L'analyse et la description des peuplements qui y sont installés concerne l'**écologie benthique** qui fait appel à 3 notions dominantes pour la délimitation et l'identification des biotopes :

- la profondeur avec toutes ses implications, en particulier sur le taux et la qualité de l'éclairement, la température, les ressources trophiques,
- la qualité de l'eau et ses paramètres chimiques, physiques et dynamiques,
- la nature et la structure du substrat.

Tous les grands groupes floro-faunistiques marins sont représentés dans le benthos à l'exception des Chaetognathes et des Cténaïres (dont on a toutefois décrit des formes plus ou moins aberrantes, rampantes). Leur identification et l'étude de leurs biologies spécifiques relèvent de la botanique et de la zoologie marines ; même une rapide revue comme celle qui figure à propos des organismes planctoniques n'était guère concevable dans le présent cadre et on se reportera aux traités et précis de zoologie classiques ou, pour des synthèses courtes, aux articles de l'*Encyclopaedia universalis*.

Nombre d'espèces, on l'a vu à propos du plancton, ont un cycle vital qui les fait participer successivement au pelagos et au benthos. Du fait que, chez la plupart d'entre elles, la phase benthique correspond au stade adulte (sauf chez certaines Méduses), pour le zoologiste, l'espèce est décrite comme fondamentalement benthique présentant une larve

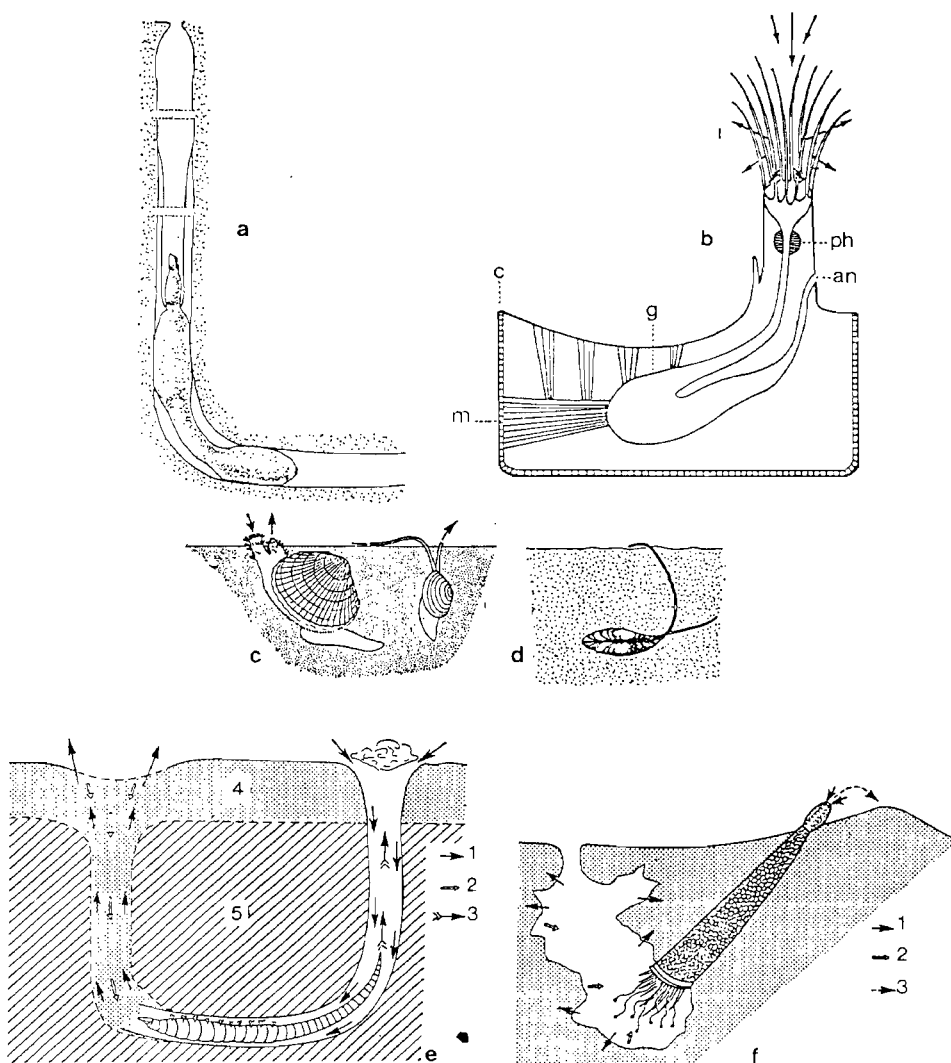


FIGURE 55 : Types d'organismes et de comportements benthiques

a : Echiurien, organisme fouisseur dans son tube à revêtement muqueux – b : Bryozoaire, individu d'une colonie encroûtante; suspensivore actif; les flèches indiquent les mouvements de l'eau chargée de particules ph: pharynx; an: anus; g: tractus digestif; c: cystide; m: muscles – c: *Caridum*, Pélécylope fouisseur, suspensivore; les deux siphons courts sont dressés perpendiculairement au sédiment – d: Pélécyposes fouisseurs, détritivores, lécheurs; le siphon inhalant, fin, est plaqué au sédiment (*Tellina et Macoma*) – e: Arénicole, Polychète fouisseur détritivore; 1: sens de la circulation de l'eau dans le terric; 2: sens de déplacement du sédiment superficiel et de l'eau de fond apportant les particules alimentaires; 3: rejet des fèces; 4: sable superficiel oxydé; 5: sable réduit (adapté d'après WELLS) – f: Pectinaire, Polychète fouisseur détritivore dans son tube de particules agglomérées.

Réf.: (3).

pélagique qui appartient alors au méro-plancton (on ne parle pas de « méro-benthos »).

L'ensemble du benthos est extrêmement divers avec un nombre d'espèces très élevé. On est donc amené à le répartir en sous-ensembles (plus ou moins rigidement délimités) en fonction de différents critères.

En premier lieu on distingue évidemment le **Phytobenthos** végétal du **Zoobenthos** animal et à l'intérieur de chacun de ces groupes, on applique les classifications zoologique et botanique classiques.

Au point de vue dimensionnel, on sépare arbitrairement sur la base de tris par tamisage :

- * le **microbenthos**, de taille inférieur à 0,1 mm.

- * le **meiobenthos**, de taille comprise entre 0,1 et 1 (ou 2) mm.

- * le **macrobenthos**, de taille supérieure à 1 (ou 2) mm.

... et on notera tout de suite que, d'une façon générale, le macrobenthos est beaucoup mieux connu et plus étudié que les meio- et microbenthos.

Mais en utilisant des critères plus spécifiques biologiques ou écologiques on proposera ci-dessous des catégories plus riches en information ; elles concernent surtout le macrobenthos à propos duquel elles ont été établies (fig. 55).

2. Le substrat

Compte tenu de la définition même du benthos, c'est évidemment ici le facteur écologique le plus important. Du seul point de vue de l'étroitesse des relations benthos-substrat, on distingue :

- les organismes qui vivent à l'intérieur même du substrat ; les **endobiontes** qui constituent l'**endobiose**.

- les organismes qui vivent à la surface du substrat : les **épibiontes** qui constituent l'**épibiose** ; ces derniers peuvent être fixés, rampants, marcheurs ou nageurs et les plus actifs de ceux-ci constituent le **nectobenthos** déjà évoqué précédemment (*ch. VII*).

2.1. Les différents substrats

On en distingue fondamentalement deux catégories : les substrats durs et les substrats meubles.

- Les **substrats durs** sont constitués par les roches en place, immobiles, auxquelles s'ajoutent les substrats fixes artificiels liés aux activités humaines ainsi que... les coques de navires. Leurs peuplements sont généralement indépendants de la nature chimique du support mais très sensibles à sa dureté et à son « grain » (rugosité).

- Les **substrats meubles** sont ceux dont les éléments constitutifs sont mobiles les uns par rapport aux autres, des galets aux vases colloïdales (granulométrie allant de 1 micron à 25 centimètres !).

On notera qu'un substrat constitué d'éléments indépendants pourra être considéré (et se comportera) comme dur (fixe) ou meuble selon le degré d'agitation de l'eau (houle, courants). Par ailleurs un fond meuble peut évoluer en substrat dur du fait de l'activité d'organismes sécréteurs

de calcaire (organismes encroûtant comme des Algues Corallinacées, certains Bryozoaires, Spongiaires, etc.) qui agrègent et soudent entre eux les éléments mobiles. A l'inverse, des organismes perforants (Algues, Spongiaires, Mollusques) peuvent pulvériser un substrat dur et continu et en faire du gravier. Enfin du matériel d'origine vivante, débris de squelettes ou de tests calcaires ou siliceux, peut être à l'origine de dépôts « organogènes » meubles très abondants qui recouvrent un substrat sous-jacent lui-même dur.

2.2. Les peuplements sur substrats durs

Parmi les organismes épibiontes sur substrat dur, on distingue les organismes **sessiles** fixés à demeure sur le support : Algues macrophytes, Eponges, Bryozoaires, certains Annélides (Serpules) et Crustacés (Balanes), etc. Lorsqu'ils ont tendance à s'étaler et à couvrir le support, ces organismes sont dits **encroûtants**. On leur oppose les **sédentaires**, rampants ou marcheurs, capables de faibles déplacements : Chitons, Gastropodes, Echinodermes, nombreux Annélides et Crustacés, etc.

Les organismes endobiontes de substrat dur sont tous des **foreurs** ; ils se creusent une loge soit mécaniquement par usure des roches relativement tendres (Pholades), soit chimiquement dans des roches calcaires (Algues, Eponges, Lamellibranches divers), les deux modalités pouvant coexister. Il existe aussi des foreurs de bois comme les Tarets.

2.3. Les peuplements sur substrats meubles

Sur les substrats meubles, il n'y a pratiquement pas de formes immobiles sessiles ou encroûtantes, totalement épibiontes. Par contre, les formes **pivotantes**, implantées dans le sédiment par leur base et développées au-dessus sont fréquentes : Phanérogames marines, Pennatulaires, etc. Les **sédentaires** rampants ou marcheurs devront être adaptés à la consistance du sédiment ; en particulier des sédiments très mobiles et très fins ne peuvent pas supporter de formes marcheuses qui n'y trouvent pas un appui suffisant.

Ce sont les endobiontes ou **endogés** qui constituent le peuplement animal essentiel des substrats meubles. La plupart du temps ces formes **fouisseuses** ont un terrier communiquant avec la surface du sédiment, et dont les parois peuvent être plus ou moins consolidées par exemple par du mucus (*fig. 55a*) ou être l'objet d'un entretien permanent au moyen d'un courant d'eau entretenu par l'animal (mouvements ciliaires, appendices). Les modalités du fouissage sont très diverses :

- les Polychètes opèrent par des ondulations péristaltiques du corps et des mouvements des parapodes, parfois aidés par la trompe ;
- les Crustacés utilisent leurs péréiopodes comme point d'appui, tandis que les pléopodes créent un courant d'eau pour chasser le sédiment ;
- les Oursins réguliers s'enfouissent par des mouvements coordonnés des piquants de même que les Etoiles de mer dont les bras sont garnis latéralement de solides épines ;

— chez les Sipunculides, chez diverses Holothuries, et surtout chez les Mollusques Pélécytopodes et Scaphopodes, le fouissage résulte de mouvements de type péristaltique portant sur l'ensemble du corps chez les deux premiers groupes (qui sont vermiformes) et sur le pied chez les Mollusques.

2.4. Formes vagiles

Enfin il existe des formes **vagiles** marcheuses ou nageuses, capables de se déplacer plus ou moins vite sur le fond ou à proximité ; elles font le passage vers les formes nectobenthiques et sont relativement moins dépendantes du type de substrat.

3. L'éclairement

Il ne joue évidemment un rôle que dans le système phytal, mais il y est prépondérant, car d'une part, il conditionne l'intensité de la biosynthèse par les végétaux photoautotrophes et d'autre part, il agit sur la distribution des animaux. Très schématiquement, on observe, en fonction des profondeurs croissantes, une diminution graduelle de l'importance de la macroflore et une augmentation corrélatrice de la biomasse animale.

On appelle **photophiles** les espèces qui exigent un éclairement important, et **sciaphiles** celles qui, au contraire, ne tolèrent qu'un éclairement quantitativement diminué et plus ou moins modifié quant à sa composition spectrale ; les espèces aptes à supporter une large gamme d'éclaircissements sont dites **euryphotés**. Les Macrophytes comprennent une majorité de formes photophiles. Au contraire, au sein du règne animal, les espèces franchement photophiles sont relativement peu nombreuses et les peuplements à dominance en biomasse du macrozoobenthos s'observeront donc surtout à partir d'une certaine profondeur. Les « récifs de Coraux » des côtes rocheuses tropicales ne représentent pas une exception à la règle de la dominance des végétaux sur les animaux sur les fonds les plus éclairés, puisque ces Cnidaires constructeurs vivent en symbiose avec des Algues unicellulaires : des Zooxanthelles (*voir Chap. XI, 3.1.3*).

On notera que dans les zones de substrats durs, des particularités topographiques (surplombs, grottes, fissures, amas de blocs) modifient les conditions d'éclairement qui localement peuvent ne plus être liées à la profondeur, d'où la présence d'enclaves et de « remontées » de faune.

4. Le comportement alimentaire

La distinction entre **macrophage** et **microphage**, est intuitive, mais doit être interprétée en fonction du rapport de dimension entre l'animal et la nourriture qu'il consomme : les microphages, utilisent des proies petites par rapport à la taille du consommateur, et les macrophages, des proies

relativement volumineuses. Cette distinction purement dimensionnelle est de plus trop large, et on doit y adjoindre les **brouteurs** de végétaux ou d'animaux sessiles, encroûtants ou fixés, Par ailleurs, parmi les microphages et suivant que les particules de petite taille collectées par l'animal sont en suspension dans l'eau, ou déposées au niveau du film superficiel du sédiment, on parle de **suspensivores** (ou sestonophages) ou **détritivores**; lorsque la collecte des particules déposées intéresse globalement le sédiment, on parle de **limivores**.

On arrive ainsi à proposer 5 types de comportements alimentaires correspondant plus ou moins à des compartiments ou « niches » écologiques.

4.1. Les suspensivores (= sestonophages)

La modalité la plus simple de la sestonophagie consiste en la capture plus ou moins passive des particules, nutritives ou non, mises en mouvement ou maintenues en suspension par l'eau, ce qui exige évidemment que celle-ci soit constamment agitée et renouvelée. La capture peut être réalisée au moyen d'appendices plumeux largement étalés qui jouent le rôle de filtres externes (Crustacés). Lorsqu'ils sont suffisamment chargés ils sont rétractés et léchés ou peignés. Le même résultat peut être obtenu par l'émission de filaments muqueux ou même d'une véritable nappe de mucus qui se déploie dans l'eau puis est « récupérée » et ingérée avec les particules engluées (Vermets).

L'efficacité de la collecte peut être améliorée par des mécanismes avec lesquels l'animal crée son propre courant d'eau, lequel assure aussi d'ailleurs le renouvellement de l'oxygène dissous nécessaire à la respiration. Le système aquifère des Eponges en est un bon exemple. Chez les Polychètes Spionidés, les cils portés par deux longs palpes assurent le transport vers la bouche des particules qui sont, de plus, agglomérées par une sécrétion muqueuse.

A son niveau le plus élaboré, la sestonophagie utilise à la fois des mécanismes de mise en mouvement de l'eau et des mécanismes de filtration souvent complétés par des sécrétions muqueuses qui agglomèrent les particules et par des dispositifs de tri qui éliminent les éléments jugés inutilisables. On en rencontre de nombreux exemples : panache tentaculaire des Polychètes Serpulidés et Sabellidés, lophophore des Bryozoaires (fig. 55 b), et des Phoronidiens, podia buccaux ramifiés des Holothuries Aspidochirotés, éventail de bras des Crinoïdes, siphons inhalant et exhalant de certains Lamellibranches du type *Cardium* (fig. 55 c). Ces derniers, munis de siphons courts dressés verticalement au-dessus du sédiment, effectuent un véritable pompage de grandes quantités d'eau et opèrent un tri sélectif sur leurs grilles branchiales. L'élimination du matériel non utilisable, est très efficace; après agglomération par du mucus, il est rejeté directement par le siphon exhalant, sous forme de pseudo-fèces. Ces suspensivores, dont certains arrivent à filtrer une quantité d'eau de l'ordre de 50 à 100 fois leur propre volume par heure, peuvent, lorsqu'ils sont en populations denses, assurer une véritable épuration biologique de l'eau et jouer un rôle déterminant dans l'évolution de leur biotope (envasement général des Moulières).

On peut noter que les suspensivores, utilisateurs de matériel dispersé et en suspension dans le milieu, prennent le relais au point de vue trophique des « filtreurs » du plancton, en prélevant leur nourriture sur le seston dans sa couche la plus profonde.

4.2. Les détritivores

Ce sont aussi des microphages mais qui se nourrissent à partir du contenu du film superficiel complexe déposé à la surface du substrat. Ce film est riche en matériel organique particulaire ou adsorbé sur les grains du sédiment, et en Bactéries. Ce type de régime alimentaire, sans équivalent dans le plancton, se rencontre, bien caractérisé chez des endobiontes de substrat meuble.

La collecte peut être mécanique : les Amphipodes du genre *Corophium* ratissent le sédiment autour de l'orifice de leur terrier ; divers Décapodes (espèces vagiles) peignent avec les maxillipèdes la surface du sédiment puis trient le matériel ainsi collecté ; divers *Echiurus* l'explorent avec leur trompe, dessinant un cercle parfait autour de l'orifice de leur terrier.

Des mécanismes de collecte du film fondés sur la création d'un courant d'eau se rencontrent aussi chez des détritivores. Ainsi *Arenicola marina* (fig. 55 e) rejette l'eau dans l'axe de l'orifice antérieur de son terrier, ce qui provoque, à la périphérie de celui-ci, un contre-courant qui y pénètre et y entraîne des particules très fines remises en suspension. Les Pectinaires (fig. 55 f) qui vivent dans un tube de sable aggloméré procèdent d'une manière un peu analogue, mais c'est dans une cavité ménagée dans le sédiment par le courant de sortie que les particules sont remises en suspension et captées par des tentacules.

Chez les Pélécytopodes détritivores (Tellinidés, Scrobiculariidés) le mécanisme de collecte est sensiblement le même que chez les suspensivores : « pompage d'eau chargée de particules et filtrage » ; mais ces détritivores « lécheurs » ont un siphon exhalant assez court et effilé qui rejette l'eau à distance, tandis que le siphon inhalant long et flexible aspire le film du sédiment autour du point d'enfouissement de l'animal (fig. 55 d).

4.3. Les limivores

Il s'agit encore de microphages mais ces espèces ingèrent directement, sans tri ni remise en suspension, des masses importantes de sédiment, y compris le film superficiel quand il s'agit de formes épigées, mais uniquement les couches subsuperficielles quand il s'agit de formes à vie endogée permanente. Les différentes modalités de ce comportement prend en compte le degré de sélection que l'animal exerce dans la collecte du mélange sédiment-matériel nutritif. On l'apprécie par le rapport **pd/pc** (poids du contenu digestif/poids du corps). Quand ce rapport est supérieur à 1/3 on peut dire qu'on est en présence d'un **limivore non sélectif** ; c'est, par exemple, le cas de la Polychète *Ophelia*, des Holothurioides *Parastichopus*, *Chiridota*, de l'Echinoïde *Brisaster*, de l'Astéroïde

Ctenodiscus, etc. Certains limivores exercent une certaine sélection, éliminant une partie du sédiment grâce par exemple à des podia buccaux ; c'est le cas des Holothurioides *Elpidia*, *Psychropotes* ; on observe alors un rapport **pd/pc** compris entre 1/3 et 1/5.

La sélectivité est plus poussée encore chez les Scaphopodes qui choisissent et capturent, au sein du sédiment, les Foraminifères, les petits Mollusques et parfois les Diatomées dont ils se nourrissent grâce à la ventouse adhésive qui garnit l'extrémité de captacules rétractiles qui entourent le mufle. On rejoint là un comportement de prédateur bien que microphage.

4.4. Les brouteurs

Ce sont les organismes qui exploitent l'importante biomasse fixée, sessile ou encroûtante des substrats durs. Dans leur cas, la distinction macro-microphage perd de sa signification car, se nourrissant parfois sur de gros Macrophytes ou Métazoaires solitaires ou coloniaux, ils procèdent presque toujours en détachant des petites particules qui, seules, sont ingérées. En revanche la distinction entre carnassiers et phytophage est souvent possible ce qui est rarement le cas chez les microphages précédents.

Un grand nombre des brouteurs de végétaux consomment la microflore unicellulaire (Diatomées et Cyanophycées) vivant en épibiose sur les substrats solides ou sur des métaphytes ; c'est ainsi que presque tous les Polyplacophores et de très nombreux Prosobranches râpent le substrat avec leur radula pour en détacher la pellicule épiphytique. Mais il y a aussi des mangeurs d'Algues multicellulaires vivantes. Parmi eux les Prosobranches sont très peu nombreux (à peine une trentaine d'espèces) tandis que les Opisthobranches sont bien représentés : *Aplysia* consommant des Rhodophytes, Nudibranches Saccoglosses consommant surtout des Chlorophytes parfois avec une sélectivité spécifique poussée. Beaucoup d'Echinoïdes réguliers sont aussi des consommateurs d'Algues multicellulaires fraîches qu'ils déchiquètent avec leurs dents. Les Poissons Téléostéens marins strictement phytophages sont très peu nombreux : Mugilidés mangeurs de Chlorophytes filamenteuses et de Cyanophytes, Saupé de la Méditerranée qui se nourrit largement des Cystoseires (dont il digère sans aucun doute aussi les épibioses animales). Un cas particulier est celui de Téléostéens des milieux coralliens (Balistidés, Scaridés, etc.) armés de dents puissantes avec lesquelles ils détachent les Cyanophytes qui recouvrent les Coraux morts. Certaines espèces, raclent la partie vivante des Coraux, mais à la limite on peut considérer ces Poissons corallivores comme encore semi-végétariens, en raison de la participation importante des zooxanthelles à la biomasse des Coraux.

A côté de ces brouteurs herbivores, ou omnivores à dominance de végétaux, il y a également des carnassiers brouteurs d'Invertébrés sessiles (Eponges, Hydroïdes, Anthozoaires divers, Bryozoaires), notamment parmi les Nudibranches, mais aussi parmi les Astéroïdes. Ainsi *Acanthaster planci* se nourrit des polypes de certains Coraux qu'elle digère par extroversion de l'estomac ; la Polychète *Hermodice carunculata* et les Poissons Chaetodontidés, eux, sucent les Polypes un à un. Ces derniers cas font le passage vers la macrophagie vraie.

4.5. Les macrophages

Ce comportement alimentaire se présente sous des aspects extrêmement divers et il est impossible de reconnaître une progression linéaire dans les adaptations. Même à l'intérieur d'une seule unité systématique, il peut y avoir des variations importantes de l'éthologie alimentaire. Mais, comme dans le cas du plancton et du necton, on retrouvera isolées ou en synergie, les phases : choix, préhension, contention, mort et ingestion de la proie individualisée, l'ensemble constituant le comportement **prédateur**.

La classe des Astéroïdes, renferme des formes brouteuses, mais on y rencontre des espèces fouisseuses dont les proies, Pélécy-podes, Gastropodes et petits Oursins irréguliers, sont ingérées entières grâce à des mouvements des épines entourant la bouche et à l'action des podia buccaux ; les parties non digestibles sont ensuite rejetées par la bouche, en raison de l'absence d'anus.

Chez les Gastropodes Prosobranches, à côté des nombreuses formes détritivores, il y a des espèces prédatrices à adaptations diverses dont le type le plus spécifique et celui des **perceurs** qui pratiquent, par mouvements de lime de la radula, un trou circulaire dans la coquille de leur proie. La famille tropicale des Conidés présente une adaptation remarquable ; la proie (le plus souvent un Ver ou un Mollusque, mais parfois un Poisson) est paralysée et (ou) tuée par un venin injecté par projection d'une dent de la radula.

Enfin les formes benthiques vagiles, comme les Crustacés Décapodes, les Céphalopodes, les Poissons, ont des modes de capture si divers et des régimes alimentaires si différents, qu'il est impossible de les passer en revue ici ; prédation et **nécrophagie** étant souvent pratiquées concurremment.

4.6. Implications écologiques

L'importance des besoins alimentaires des animaux benthiques est évidemment comme chez les pélagiques, un élément déterminant de leur distribution quantitative. Les espèces à métabolisme élevé ne se rencontrant en nombre que là où les ressources sont abondantes.

Mais l'aspect qualitatif doit aussi être considéré et l'influence du mode de collecte intervient ; cela est particulièrement net sur la distribution des Invertébrés microphages des fonds meubles. Si la circulation de l'eau au voisinage du fond est suffisamment intense pour maintenir les particules en suspension, le film organique est quasi-inexistant et les suspensivores domineront ; si au contraire la circulation est peu active, il y a tendance au dépôt des particules, ce qui accroît l'épaisseur et la richesse en matériel organique du film superficiel et du sédiment et les détritivores seront les plus nombreux. Ainsi, sur les fonds inclinés ou au niveau des ruptures de pente à convexité tournée vers le haut (rebord du talus continental) où les courants de fond sont plus intenses, les espèces suspensivores seront abondantes alors que l'on aura une dominance des formes détritivores (et même limivores) dans les cuvettes, les plaines abyssales et les aires de décantation.

5. Quelques aspects de la reproduction

En ce qui concerne la reproduction, aucune caractéristique spécifique fondamentale n'existe, particulière aux animaux du benthos. C'est l'importance et la fréquence relative des différentes modalités qui sera intéressante à préciser. On pourra observer que les processus de multiplication asexuée, conduisant souvent (mais pas toujours) à la vie coloniale ou sociale, sont particulièrement répandus chez les Invertébrés sessiles (Hydroïdes, Bryozoaires, Ascidies « composées », divers Polychètes Serpulides, etc.), ce qui est en rapport avec les problèmes d'occupation du substrat évoqués plus loin. C'est aussi parmi les formes sessiles que l'on rencontre le plus fort pourcentage de formes hermaphrodites (Cirripèdes, Ascidies, etc.), ce qui, bien que la fécondation croisée soit pratiquement la règle, double théoriquement la fécondité par rapport à l'effectif de la population.

Mais ce sont surtout les différents modes de développement des jeunes qui semblent jouer un rôle important. Schématiquement, on distingue :

1) **Le développement direct**, avec absence de stade larvaire, dans lequel l'individu de la nouvelle génération est, au moment où il commence à mener une vie libre, identique, à la taille près, à ses géniteurs. Ce résultat peut être obtenu selon divers processus :

— tantôt les œufs, libérés dans le milieu, renferment une quantité de vitellus suffisante pour aboutir à l'éclosion à la forme parfaite de l'espèce. Dans ce cas, ces œufs sont gros et peu abondants,

— tantôt il y a viviparité, soit avec une incubation simple, soit avec fourniture par le parent de substances nutritives,

— tantôt, enfin, les œufs sont groupés et agglutinés en pontes nues ou dans des capsules ovigères au sein desquelles les embryons se nourrissent soit d'un fluide nourricier dans lequel ils baignent, soit aux dépens d'autres embryons qui sont abortifs (adelphophagie).

Dans tous les cas de développement direct, les œufs sont peu abondants et la fécondité faible est compensé par un taux de survie des jeunes élevé. Les potentialités d'extension de l'aire de répartition de l'espèce sont lentes liées aux déplacements propres des individus.

2) **Le développement indirect**, qui comporte à partir de l'œuf, le passage par un ou plusieurs stades larvaires, dans l'immense majorité des cas planctoniques. Thorson a classé ces larves planctoniques d'Invertébrés benthiques (celles des Poissons s'inscrivent dans le même schéma), en deux catégories en fonction des rapports d'ordre trophique qu'elles contractent avec le plancton, les **larves planctotrophiques**, qui se nourrissent pendant leur séjour dans le plancton, réparties selon la durée de la vie planctonique en larves planctotrophiques à vie longue (LPL) ou larves planctotrophiques à vie brève (LPB) et les **larves lécitotrophiques** (LL) qui subsistent uniquement sur leurs réserves vitellines.

La fréquence relative de ces divers types de développement est très différente selon les régions et ceci essentiellement en fonction du potentiel trophique des milieux pélagiques.

a) Dans les grands fonds, le développement direct est pratiquement la règle sous ses différentes modalités.

b) Dans les mers des hautes latitudes où la poussée planctonique est brève, brutale avec une période de plancton abondant, courte, les formes à développement direct sont majoritaires avec environ 5 % seulement d'espèces planctotrophiques, toutes **LPB**, qui ont ajusté leur période de reproduction sur la courte période de richesse du plancton et qui sont, de ce fait, momentanément très abondantes numériquement ; les espèces à **LL** paraissent manquer.

c) Dans les mers tempérées froides, telle la mer du Nord, on compte parmi les Invertébrés benthiques environ 20 % d'espèces à développement direct, 60 à 65 % d'espèces à **LPL** et 15-20 % pour l'ensemble des espèces à **LPB** et **LL**.

d) En zone intertropicale, où la production planctonique globalement assez faible, est relativement uniforme dans le temps, les espèces à larves planctotrophiques **LPL**, dominantes, représentent couramment de l'ordre de 80 à 85 % de l'ensemble des Invertébrés benthiques.

La présence de phases larvaires planctoniques implique en général une fécondité élevée avec une forte mortalité larvaire, (sauf dans les cas à **LL**) et des potentialités d'extension de l'aire de répartition liées à la dispersion passive de larves, qui peut être très importante pour les espèces à **LPL**.

Ces divers modes de développement vont avoir des implications sur la dynamique des populations. Les espèces à larves planctotrophiques surtout du type **LPL** et à fécondité élevée présenteront des variations d'abondance rapides et importantes encore accentuées dans le cas d'espèces à vie adulte courte. A l'inverse les espèces à développement direct (ou à larve de type **LL**) surtout si elles sont très longévives se présenteront en populations relativement stables (*fig. 56*). Ceci s'explique par le fait que les fluctuations du recrutement des nouvelles générations sont

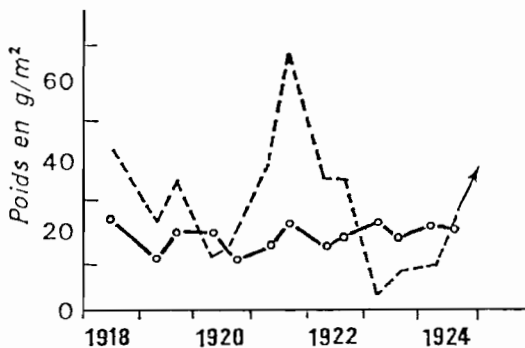


FIGURE 56 : Corrélation entre type de développement et fluctuations de l'abondance pondérale

Différence d'amplitude des variations pluriannuelles de la biomasse chez *Abra alba*, à vie larvaire planctonique longue et longévité faible après métamorphose (traits continus) et chez *Macoma calcarea*, à développement direct et longévité élevée (tiretés).

Réf. : THORSON (3).

essentiellement liées aux mortalités larvaires et juvéniles particulièrement élevées lors des phases larvaires planctoniques, fragiles, « sans défense », et souvent entraînées vers des milieux incompatibles avec leur survie. Au contraire les formes à développement direct donnent naissance à des jeunes déjà aptes à « se défendre » dans un milieu proche de celui de l'adulte donc auquel ils sont écologiquement adaptés.

6. L'espace disponible

Le problème de l'espace disponible, secondaire et même inexistant, on l'a dit, dans le domaine pélagique, se pose avec plus d'acuité pour le benthos, surtout sur les substrats durs et pour les formes sessiles en particulier. Le taux de couverture y est en effet, en général au moins dans les étages supérieurs, de 100 %, sauf exceptions correspondant à une agression permanente d'un facteur ambiant tels que le défaut d'humectation pour les horizons les plus élevés, une abrasion permanente par des éléments mobiles (sable ou gravier) mis en suspension, une obscurité totale (grottes) dans un étage du système phytal.

Les larves sont toujours de très petite taille par rapport à l'individu ou à la colonie qui va résulter de leur développement. Si celui-ci conduit à une forme encroûtante qui occupe sur le support une superficie relativement importante, la larve après avoir trouvé un point de fixation ne peut que recouvrir des individus voisins ou dépérir. Au contraire, si l'espèce dont la larve s'est installée est dressée ou pendante elle s'accommodera de ce point de fixation réduit, à partir duquel elle se développera perpendiculairement à la surface, conservant ainsi une large surface de contact avec le milieu extérieur. Mais les conditions d'agitation du milieu (hydrodynamisme) interviennent alors dans la survie des espèces en fonction de leur morphologie et de leur consistance : sur les roches battues par les vagues, seules peuvent subsister les formes qui sont largement et solidement fixées, encroûtantes, sessiles ou sédentaires ; les formes ramifiées, ou dressées en lames, surtout si elles sont rigides, exigent un calme relatif des eaux ; elles ne peuvent s'accommoder d'un mode assez agité qu'à condition d'avoir une certaine souplesse ou une consistance cornée (Gorgonaires).

L'âpreté de la compétition pour l'espace disponible, surtout pour les formes sessiles et encroûtantes, est attestée par la rapidité avec laquelle se peuplent les substrats solides vierges. Il suffit en général de 5 à 7 mois, un an au maximum, pour que, dans de bonnes conditions, un support « blanc » à l'origine soit entièrement recouvert ; sur les substrats durs on constate même alors, en général, l'existence de deux strates superposées : une strate encroûtante recouvrant directement le support et une strate supérieure constituée d'organismes élevés fixés entre les précédents ou même sur certains d'entre eux en **épibiose** (fig. 57).

Cette tendance à la stratification en plusieurs couches des peuplements benthiques a un caractère très général et, on pourra distinguer trois strates : la strate élevée dominant (ou suspendue sous) le support, la strate appliquée sur le support, et la strate correspondant aux espèces

endogées (foreuses et fouisseuses). Au total, et dans des conditions favorables on aboutit à un taux de recouvrement supérieur à 100 %.

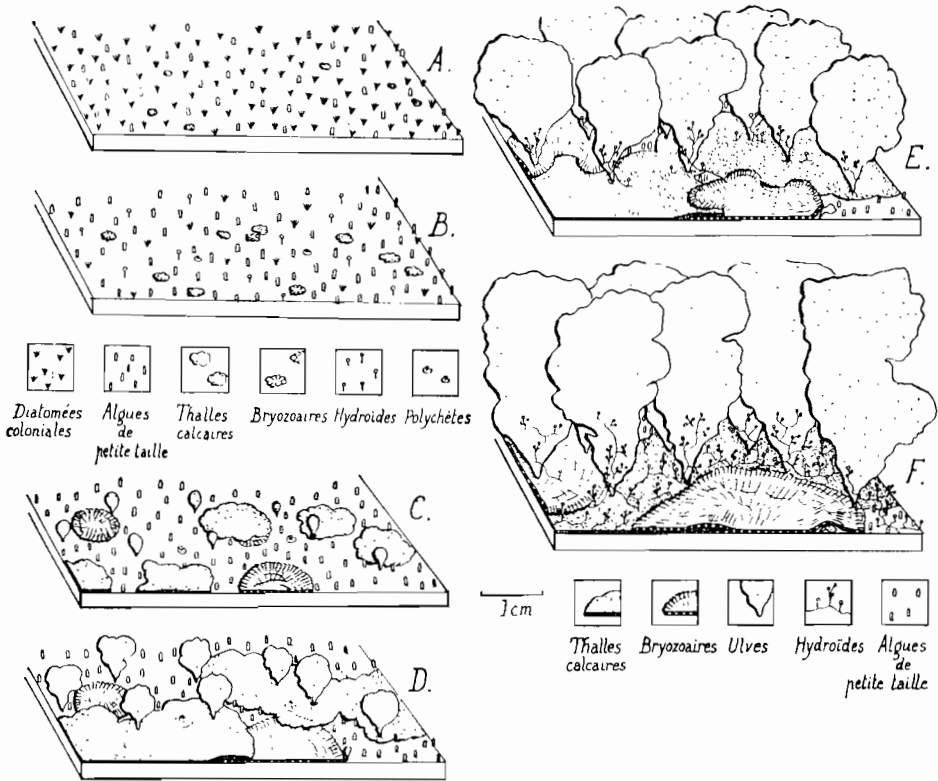


FIGURE 57: Succession des peuplements sessiles sur un substrat solide neuf

A, B, C, D, E, F indiquent les six stades successifs principaux du peuplement de la surface.
 Réf.: HUVE, 1953 (3).

CHAPITRE IX

Le domaine benthique Méthodes d'étude

1. Remarques générales

Comme dans le cas du domaine pélagique et comme pour toutes les recherches écologiques descriptives, on va tenter d'appréhender et de décrire aussi fidèlement que possible l'aspect réel des peuplements benthiques à partir d'observations ou de prélèvements ponctuels dans ces peuplements. Ces prélèvements ont 2 objectifs pour lesquels les méthodologies diffèrent sensiblement :

- définir et délimiter les biocénoses en fonction des biotopes en vue de la **description** du domaine benthique ;
- évaluer les biomasses et les productions en vue d'obtenir des données sur les possibilités d'**exploitation**.

A l'heure actuelle, et contrairement à ce qui se passe dans le domaine pélagique, les études sur le meio-benthos et *a fortiori* sur le micro-benthos sont encore très ponctuelles et assez « balbutiantes ». Ce qui va suivre ne concerne donc en général que le macro-benthos, limité de façon floue vers le bas aux organismes de 1 mm. D'autre part, c'est surtout à partir des peuplements sédentaires ou peu mobiles que les définitions des biocénoses ont été proposées. Compte tenu enfin de l'importance du substrat dans sa nature et sa structure comme facteur prépondérant des biotopes, les unités écologiques auront dans le domaine benthique (et à l'inverse de ce qui se passe dans le domaine pélagique) des coordonnées géographiques fixes. On cherchera à établir des cartes écologiques où figureront la nature du fond et les limites des biocénoses. On retrouve ici des méthodes proches de celles de l'écologie continentale.

2. Observations et Échantillonnage

(Un travail très complet à ce sujet figure sous la signature de Reys et Salvat dans : Lamotte et Boulière, 1971 ; on s'en inspire ici largement).

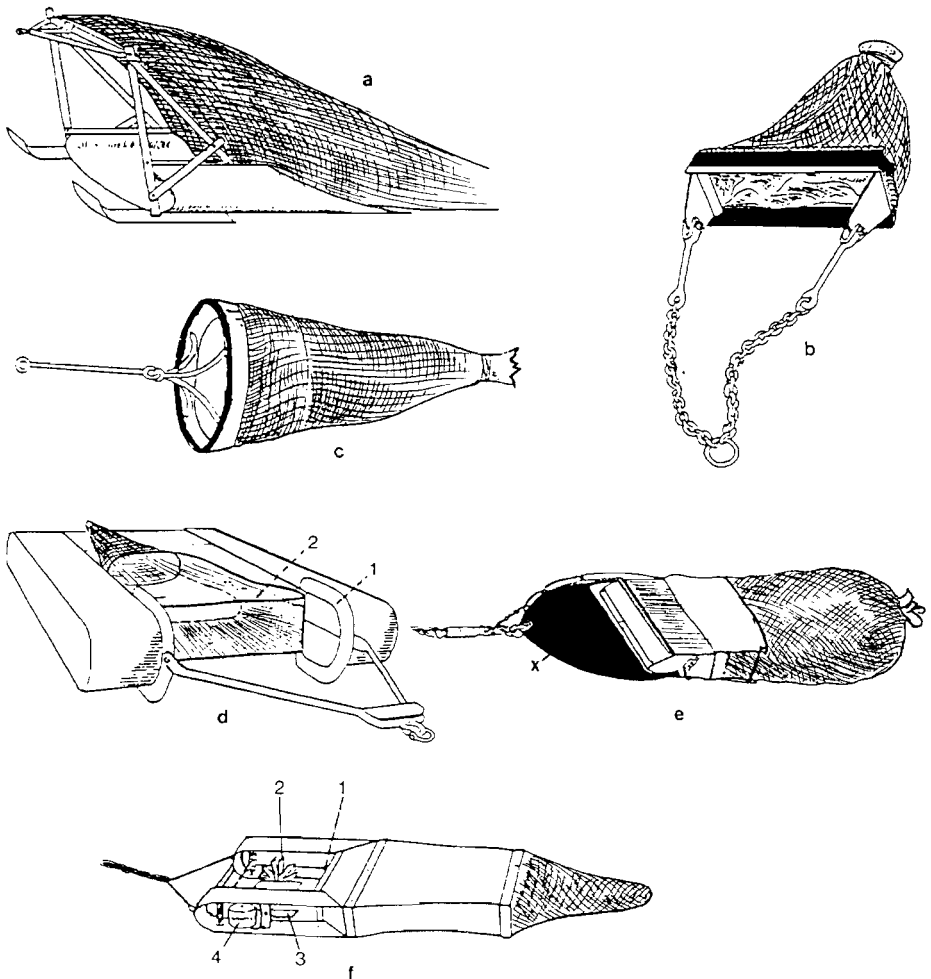


FIGURE 58: Différents types d'engins pour l'échantillonnage qualitatif du benthos

a : Chalut-drague ISAAC-KID (1953). — b : Drague CHARCOT (PICARD, 1965). — c : Drague RALLIER du BATY. — d : Drague pour épifaune (HESSLER et SANDERS, 1967); les plaques verticales (1) évitent que les bourelets de sédiments qui se forment devant les patins obstruent la gueule de la drague; la hauteur de la gueule (2) au-dessus du sédiment est réglable. — e : Drague de SANDERS, HESSLER et HAMPSON (1965); la large plaque (x) devant l'ouverture régularise l'épaisseur de sédiment prélevé. — f : Drague de RIEDL; devant l'ouverture (1) de la drague dont les couteaux sont réglables en hauteur, se trouvent un compteur métrique (2), une lame (3) qui enregistre sur un tambour (4), les variations du profil de la surface du sédiment.

D'après REYS et SALVAT *in* LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1971.

2.1. Dans la zone continuellement immergée

C'est-à-dire sur la quasi totalité du domaine benthique, la récolte des données fait appel à deux méthodologies distinctes :

- **Prospection aveugle**, elle consiste en prélèvements d'échantillons à partir d'un bateau de surface avec des engins de récolte divers : c'est la méthode la plus courante et la plus généralement employée ;
- **Prospection visuelle**, soit directe par pénétration de l'homme dans le milieu, soit indirecte par photo ou télévision sous-marine.

2.1.1. Prospection aveugle

Elle peut être réalisée en faisant ou non référence à la surface (du substrat) ou au volume (du sédiment) prospecté.

a) **Sans faire référence** à une surface (ou un volume), on obtient des listes floro-faunistiques, (données sur la présence ou l'absence des espèces) ; la comparaison de ces listes amène à de bonnes indications sur les biocénoses. De tels résultats sont essentiellement qualitatifs. On les complète par des comptages et des pesées qui amènent à des informations sur l'abondance relative numérique ou pondérale des espèces.

Engins de prélèvement : (voir les figures 58, a-f)

– **Chaluts**. Ils sont dérivés des engins de la pêche professionnelle. C'est grâce à eux que les premières données ont été recueillies sur les peuplements profonds. Le chalut standard est décrit en technologie des engins de pêche. Les adaptations principales à la recherche écologique sont :

- * réduction des dimensions et des maillages (jusqu'à 10 mm de côté mais guère en dessous).
- * renforcement de l'ouverture souvent montée sur un cadre rigide (chalut à perche).
- * adjonction d'un compteur métrique permettant d'évaluer la distance parcourue sur le fond (roue à palette placée au coin inférieur à l'extérieur du cadre).

Ces engins sont intermédiaires entre les chaluts vrais et les dragues. Ils récoltent essentiellement l'épifaune vagile et les animaux démersaux sur des fonds assez lisses. Un des plus connus est le chalut drague Isaac-Kidd, qui comporte des patins et une plaque-cuillère qui écrème le sédiment. Ce sont de bons engins pour la capture de la faune mobile car ils se déplacent assez vite (1 à 2 nœuds).

– **Dragues**. Elles ont l'avantage de pénétrer plus ou moins profondément dans les sédiments meubles et de récolter l'épifaune sessile et l'endofaune, mais la faune mobile leur échappe en partie. Elles peuvent aussi gratter les fonds durs. Elles ont toutes un fort cadre métallique qui peut être carré (drague de Muller), rectangulaire (60 × 20 cm pour la drague Charcot) ou circulaire (d = 40 cm pour la drague Rallier du Baty). Cette dernière est une des plus utilisées sur les fonds difficiles par les spécialistes de Bretagne (Cabioch, Glemarec, Toulemon, etc.). Des appareils plus élaborés ont été utilisés comme la drague de Sanders, Hessler et Hampson qui régularise l'épaisseur du sédiment prélevé ou la drague de Riedl munie de patins et à couteau d'épaisseur réglable. L'ouverture et la fermeture en sont pré-réglés en fonction de la distance effectivement parcourue au contact du fond. Cet appareil fait la liaison avec ceux du groupe suivant.

b) **En faisant référence à une surface du fond** ou à un **volume de sédiment**. On peut alors effectuer des comptages et des pesées qui apportent des données quantitatives en valeurs absolues sur les densités réelles et les biomasses.

Engins de prélèvement : (voir les figures 59, a-e)

– **Bennes**. Elles sont toutes plus ou moins dérivées de la classique benne de Petersen adaptée des engins classiques de manutention. Les bennes à 2 mâchoires sont généralement à fermeture automatique. Elles prélèvent théoriquement un volume demi-cylindrique de sédiment. Pour les fonds de sable et de gravier, on préfère la benne de Van Veen plus puissante. Enfin on a étudié des bennes à fermeture assistée au moyen d'un ressort, dont une des plus récente est la benne de Smith-McIntyre. Il existe un modèle de benne à 4 mâchoires dite « orange-peel » qui prélève une portion de sphère. Elle est utilisée au U.S.A. et en France en particulier à Marseille. enfin, Holme a mis au point un collecteur compliqué, efficace probablement, mais difficile à manier.

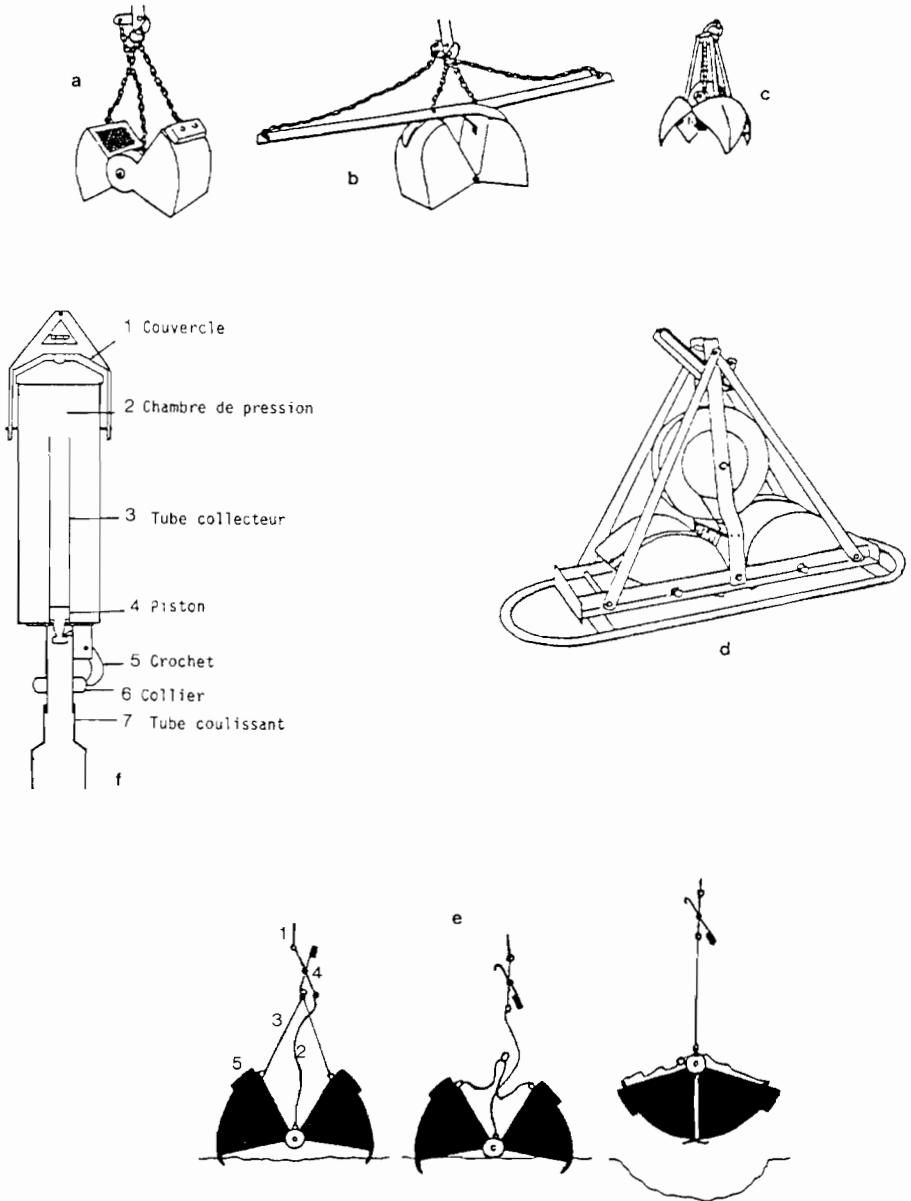


FIGURE 59 : Différents types d'engins pour l'échantillonnage quantitatif du benthos

a : Benne de PETERSEN. — b : Benne de VAN VEEN. — c : Benne « Orange-peel ». — d : Collecteur de HOLME. — e : Fonctionnement d'une benne type PETERSEN : 1 câble de remontée ; 2, câble de fermeture ; 3, câble maintenant les mâchoires ouvertes pendant la descente ; 4, crochet avec contre-poids ; 5, lest. — f : Carottier de HOLME (1955) ; le piston est libéré (4) et l'équilibration des pressions fait entrer le sédiment dans le tube collecteur (3).

D'après REYS et SALVAT *in* LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1971.

– **Carottiers.** Ils ont l'avantage de prélever un cylindre de sédiment perpendiculaire à la surface. Mais leurs défauts sont la petitesse de l'échantillon et la mauvaise étanchéité à la remontée. Holme a mis au point un carottier spécialement adapté travaillant par succion.

– Récemment on a mis au point des **pompes** à sédiment dont le rendement paraît remarquable mais dont la profondeur d'utilisation est limitée.

La multiplicité des appareils et leurs principes de fonctionnement différents montrent bien qu'aucun ne donne vraiment satisfaction. Les qualités exigées seraient les suivantes pour un appareil idéal :

- régularité de profondeur de pénétration dans les différents types de sédiment.
- déclenchement brutal et puissant au moment voulu.
- bonne rétention de la prise.
- stabilité sur le fond et passage de l'eau au travers à la descente sans trop de turbulences.

Il est souhaitable qu'un bon appareil soit mis au point et reconnu par tous les chercheurs dès que possible. Son emploi permettrait une comparaison de résultats actuellement fort disparates, comme en témoigne une étude comparative fait par Reys en 1964 (voir *tableau II*) et qui semble donner l'avantage à une petite benne « orange-peel ». On notera qu'aucun carottier n'y figure.

2.1.2. Méthodes visuelles

En dehors de leur intérêt propre, elles ont permis d'étudier le comportement des engins de prélèvement aveugle et d'en améliorer le rendement.

a) **Le scaphandre autonome.** Les prospections benthiques effectués en scaphandre autonome sont maintenant très courantes pour les océanographes. Cette technique est même la seule possible pour l'étude des substrats rocheux avec surplombs et grottes ou pour celle des récifs coralliens, milieux où aucun appareil ou engin n'est utilisable. Certains substrats « meubles » relèvent aussi de cette méthode, en particulier les « herbiers » qu'il faut entamer à la bêche en plongée. On peut ainsi procéder à des observations qualitatives, à des comptages *in situ* et à des prélèvements. L'utilisation du scaphandre autonome est évidemment liée aux possibilités physiques de l'observateur.

b) **Les habitacles sous-marins.** Leur nombre et leurs qualités ne cessent de croître un peu partout dans le monde. Soucoupes plongeantes, sous-marins d'observation et bathyscaphes permettent maintenant en principe d'accéder et d'observer à toutes les profondeurs. Mais ce sont des engins coûteux, exigeant un important support logistique et dont les capacités d'intervention restent limitées.

c) **Photo – Cinéma – Télévision.** Les premières caméra sous-marines sont apparues en 1953. Leur rendement, mauvais au début, fut amélioré grâce à un sondeur autonome qui permettait un réglage des objectifs en fonction de la distance caméra-fond. La « Troïka » a représenté un progrès considérable. C'est un traineau sur lequel est montée une caméra équipée d'un flash électronique. Remorquée à 2 ou 3 nœuds, elle prend 800 clichés à l'heure soit un cliché par 5 mètres environ. L'appareil peut fonctionner jusqu'à 5 000 mètres de fond. D'autre part, la télévision sous-marine par câble et en circuit fermé, s'est très largement répandue et paraît maintenant un outil indispensable.

Dans l'ensemble, ces techniques visuelles, directes ou indirectes présentent l'énorme avantage de faire voir le benthos en position biologique car, contrairement au pélagos, il est généralement bien visible et, pour une part, peu mobile. Elles sont strictement limitées au macro-benthos, et la difficulté de prélèvement des échantillons pour ces engins sous-marins, réduit leur domaine d'utilisation.

2.2. La zone intertidale

Elle ne représente qu'une mince ligne mais d'accès facile.

a) Sur les **substrats durs**, on procède par observation directe, soit qualitativement, (inventaires), soit quantitativement (comptages et pesées) en ramenant les résultats à une surface unitaire.

b) Dans le cas des **sédiments meubles** sableux et sablo-vaseux, on emploie plusieurs techniques :
 – faire un trou dans le sédiment et à y récolter grâce à un filet les organismes nageant dans l'eau accumulée au fond de la cuvette ;
 – bêcher la plage, émietter et tamiser les pelletées ;
 – récolter le sédiment et le laisser reposer, ce qui fait remonter les animaux à la recherche de l'oxygène qui finit par manquer dans l'eau interstitielle.

TABLEAU II

Nombre d'individus et nombre d'espèces obtenues
au cours d'essais comparatifs dans le golfe de Marseille
avec les différents types de bennes

Benne Superficie m ² Volume prélevé	Vase avec scories				Sable fin compact			
	Holmes	Van Veen	Grande Orange peel	Petite Orange peel	Holmes	Van Veen	Grande Orange peel	Petite Orange peel
	0,44 7 l.	0,66 40 l.	1 80 l.	1 45 l.	0,44 2 l.	0,88 22 l.	1 34 l.	1 40 l.
Mollusques	31 ind. (7,0) 12 esp.	57 ind. (8,6) 19 esp.	43 ind. (4,3) 17 esp.	87 ind. (8,7) 21 esp.	391 ind. (88,8) 8 esp.	2 046 ind. (232,5) 16 esp.	908 ind. (90,8) 15 esp.	1 879 ind. (187,9) 22 esp.
Crustacés	3 ind. (0,6) 2 esp.	11 ind. (1,6) 5 esp.	5 ind. (0,5) 3 esp.	18 ind. (1,8) 8 esp.	31 ind. (0,7) 4 esp.	227 ind. (25,8) 7 esp.	126 ind. (12,6) 5 esp.	312 ind. (31,2) 9 esp.
Polychètes sédentaires	15 ind. (3,5) 8 esp.	41 ind. (5,4) 11 esp.	34 ind. (3,4) 11 esp.	57 ind. (5,7) 14 esp.	108 ind. (24,5) 4 esp.	815 ind. (92,6) 7 esp.	876 ind. (87,6) 8 esp.	1 090 ind. (109,0) 8 esp.
Polychètes errantes	45 ind. (10,2) 15 esp.	67 ind. (10,4) 13 esp.	56 ind. (5,6) 16 esp.	90 ind. (9,0) 18 esp.	31 ind. (7,0) 8 esp.	61 ind. (6,9) 11 esp.	116 ind. (11,6) 10 esp.	141 ind. (14,1) 13 esp.
Ascidies	10 ind. (2,2) 3 esp.	9 ind. (1,3) 2 esp.	15 ind. (1,5) 5 esp.	23 ind. (2,3) 4 esp.	Néant	Néant	Néant	Néant
Echinodermes	12 ind. (2,7) 4 esp.	20 ind. (3,3) 8 esp.	36 ind. (3,6) 6 esp.	50 ind. (5,0) 12 esp.	Néant	Néant	Néant	Néant
Divers	12 ind. (2,7)	45 ind. (6,8)	33 ind. (3,3)	56 ind. (5,6)	144 ind. (32,7)	160 ind. (18,1)	155 ind. (15,5)	430 ind. (43,0)
Total	128 ind. (29,6) 44 esp.	250 ind. (37,8) 58 esp.	222 ind. (22,2) 58 esp.	381 ind. (38,1) 77 esp.	705 ind. (160,2) 24 esp.	3 309 ind. (376,0) 41 esp.	2 181 ind. (218,1) 38 esp.	3 852 ind. (385,2) 52 esp.

(Les chiffres entre parenthèses concernent le nombre d'individus rapporté au 1/10 m²)

3. Traitement des prélèvements

3.1. Tri

Les engins évoqués en 2.1.1., quels qu'ils soient, ramènent toujours à bord du bateau un mélange de faune et de sédiment. Il faudra donc procéder à un **tri** immédiat au moins grossier, par lavage sous jet d'eau sous pression pour briser les mottes sur tamis directement ou sur des tables inclinées. Les tris du matériel retenu sont poursuivis à bord ou en laboratoire, toujours d'abord par tamisage. Il est évident que la maille des tamis a une influence sur le matériel retenu ; le choix sera différent en fonction du but recherché. C'est un travail long et fastidieux, car entièrement manuel, chaque individu devant être manipulé avec précautions au moins une fois.

3.2. Conservation

Le matériel recueilli est mis en liquide conservateur en flacons soigneusement étiquetés dedans et dehors :

- formol entre 5 % et 10 % (de la solution commerciale de formaldéhyde à 40 %), soigneusement neutralisé. Ce liquide est à exclure pour les animaux à cuticule : (arthropodes) où dont les calcifications fines devront être étudiées par la suite,
- alcool à 60°-70° à renouveler une fois.

3.3. Identifications

Dès que l'on veut approfondir le travail quantitatif et utiliser la notion de densité, il faut obtenir correctement les données sur :

- le nombre d'espèces (et leur identification ce qui est plus facile que pour le plancton),
- le nombre d'individus de chaque espèce,
- la biomasse (partielle et totale).

3.4. La Biomasse

Cette donnée, très importante, est délicate à évaluer. Elle peut s'exprimer en poids humide (frais, alcoolique ou formolé) ou en poids sec.

a) **Le poids humide.** Au début on a utilisé le poids frais réel, mais la difficulté de la pesée précise en bateau a amené à peser les organismes conservés, ce qui peut entraîner des erreurs dans le cas de conservation à l'alcool car l'échange eau-alcool dans les tissus entraîne un changement de densité de l'organisme. On a longtemps admis que la conservation dans le formol conservait le poids, mais des recherches précises ont montré qu'il en résultait des fluctuations non systématiques.

D'autre part, comme pour le plancton, la méthode de la pesée est difficile à standardiser : égouttage, séchage sur papier filtre, etc.; toutes ces pratiques sont relativement aléatoires du fait de la rétention variable du liquide par les organismes, de l'ambiance, etc. Tout travail sur le poids frais devra donc exiger un établissement rigoureux des conditions et du protocole de manipulations adopté qui devra être très clairement décrit ou alors se limiter à une évaluation grossière.

b) **Le poids sec.** Les poids secs sont obtenus généralement par dessiccation du matériel (frais ou conservé) à 105-110° jusqu'à poids constant. Les résultats sont apparus comme relativement stables et on a pu établir des tableaux de correspondance poids sec/poids frais ou/poids alcoolique (Thorson, 1957), pour de nombreuses espèces.

c) **Les squelettes et le contenu digestif** (problème spécifique au Benthos car dans le plancton, les calcifications sont réduites et le contenu du tube digestif est organique).

Vis-à-vis des calcifications, les attitudes adoptées par les auteurs sont très diverses :

- pesées incluant les calcifications ;
- élimination manuelle des coquilles de Mollusques ou tests d'Echinodermes (non consommables) ;
- décalcification totale à l'acide.

Quant aux contenus digestifs, ils peuvent représenter une part notable du poids total chez certains limivores (jusqu'à 34 % de sédiment dans le tube digestif de certaines Holoturies). L'évaluation correcte de la biomasse en tant que ressource trophique exige donc l'emploi de termes correctifs.

d) Pour certaines espèces, on a établi des *tables de corrélation Taille/Poids* qui peuvent être une solution pour le calcul des biomasses lorsque les mensurations peuvent être effectuées avec précision (macrofaune des formes rigides ou à une dimension prédominante). On a aussi réalisé des tableaux donnant le poids moyen de l'adulte de chaque espèce, utilisables sur des peuplements importants.

4. Expression des résultats

Le mode d'expression des résultats, dans le domaine de l'écologie benthique a, comme les méthodes de travail, beaucoup évolué ; on aura l'occasion d'y revenir.

Petersen qui est à l'origine des recherches quantitatives estimait que les peuplements étaient bien mieux caractérisés par un petit nombre d'espèces dominantes dites « pilotes » que par de longues listes qualitatives. Ces espèces pilotes devaient :

- être suffisamment abondantes pour être fréquemment capturées dans les bennes ;
- ne pas être saisonnières ;
- être à répartition homogène sur le fond.

D'après Thorson, son continuateur, il est préférable de retenir comme espèces pilotes, un choix d'espèces à éthologie alimentaire différentes.

Par ailleurs, Pérès, qui prend en compte la totalité des peuplements, a adopté le classement en espèces :

- caractéristiques,
- accompagnatrices,
- accidentelles.

Pour aller plus loin, des auteurs ont proposé l'emploi d'indices et de paramètres quantitatifs ; Reys et Salvat en donnent une bonne synthèse résumée succinctement dans le Tableau III. On constate que les paramètres à la disposition des écologistes du benthos, pour définir des biocénoses ou les comparer entre elles assez objectivement, sont assez nombreux. Il est regrettable toutefois que l'accord ne soit pas fait sur la signification des termes ni sur l'adoption de certains d'entre eux à l'exclusion des autres. Par ailleurs, des traitements mathématiques des données (analyses en composantes principales), sans être la « recette miracle » commencent à donner des résultats intéressants encore que rarement « révolutionnaires ».

TABLEAU III
Bionomie benthique
Expression des résultats d'observations
après identification et comptage
 (d'après REYS et SALVAT)

- 1 - Sur un prélèvement ou une station ayant fourni I individus.
 Pour l'espèce a :
Abondance : $A_a =$ nombre d'individus de l'espèce a
Dominance : $D_a = A_a / I \times 100$
 Si on se réfère à une surface connue S :
 Densité = A_a / S
- 2 - Sur plusieurs (N) prélèvements provenant d'un biotope homogène.
Abondance moyenne : $\bar{A}_a = \Sigma A_a / N$
Dominance moyenne : $\bar{D}_a = \Sigma D_a / N$
 Avec N_a : nombre de prélèvements contenant a :
Fréquence = Occurrence : $F_a = N_a / N$
- 3 - Comparaison de plusieurs biotopes (1), (2), (3), etc., en fonction d'une espèce.
Coefficient de présence dans un biotope (1) donné :
 $P_{a1} = F_{a1} / F_{a1} + F_{a2} + F_{a3} \dots$
Coefficient Dominance-Présence en (1) = $D_{a1} \times P_{a1}$
Coefficient Abondance-Fréquence en (1) = A_{a1} / F_{a1}
 On comparera ces différents coefficients pour les différents biotopes et en fonction d'autres espèces.
- 4 - Relations entre espèces à partir de prélèvements (stations) sur divers biotopes.
Indice de compatibilité entre deux espèces a et b ; n : nombre de stations
 $I_{c(a,b)} = n_{(a+b)} \times 200 / n_a + n_b$
- 5 - Comparaisons entre différents biotopes : (1), (2), ... ; W : nombre total d'espèces.
Coefficient d'affinité : $C_{af} = W_{(1 \text{ et } 2)} \times 100 / W_1 + W_2 - W_{(1 \text{ et } 2)}$
Coefficient de similarité : $C_{Si} = 2W_{(1 + 2)} \times 100 / W_1 + W_2$
 etc.

5. Voies d'approche de l'identification des unités de peuplement

Lorsqu'on cherche à identifier une biocénose benthique, on se base souvent sur une approche d'abord qualitative : comparaison de listes d'espèces aussi complètes que possible pour mettre en évidence les ensembles, les régions à peuplement homogène et leurs limites ; ensuite on fait éventuellement intervenir des comparaisons d'abondances relatives.

On devrait prendre en compte, en principe, la totalité du peuplement. En fait, on l'a déjà dit (*Chap. I*), on établit des listes partielles à limitations dimensionnelles et (ou) ne couvrant que telle ou telle unité systématique. Une biocénose pourra être considérée comme d'autant plus valable, en tant qu'individu concret, que l'on arrivera ainsi à des résultats superposables.

Lorsqu'on dispose de données quantitatives, en valeurs absolues, nombreuses et sûres, la délimitation et l'identification des unités de peuplement peut se fonder sur la recherche des espèces dominantes en nombre et en poids ; en général on insiste même plus sur l'aspect pondéral que sur l'aspect numérique car la notion de biomasse, donc le rôle

trophique (dans les deux sens), devient prépondérante. On parle alors en général de communautés qui ne sont pas forcément superposables à des biocénoses, car les espèces dominantes peuvent parfois être relativement ubiquistes (Communauté à *Abra alba* de la Baltique). L'origine de la méthode quantitative est en partie la tentative par Petersen qui visait à l'évaluation de la richesse en Invertébrés benthiques utilisables comme nourriture par des Poissons exploitables (Plies de la côte Danoise) et non à l'identification de biocénose, notion à l'époque mal définie. (On y reviendra dans la 2^e partie).

Sur le plan méthodologique, le problème qui se pose est de savoir si la délimitation des unités de peuplement de valeur écologique doit être faite suivant la méthode qualitative ou suivant la méthode quantitative.

5.1. Méthode quantitative

A première vue, une **méthode quantitative**, s'appuyant sur les rapports d'abondances numériques, paraît la plus satisfaisante. Elle consistera à prendre comme unité de peuplement la totalité de l'aire sur laquelle une ou plusieurs espèces, fixes ou peu mobiles, sont nettement dominantes. En fait au point de vue de l'écologie, cette méthode présente des inconvénients et des incertitudes bien analysés par Pérès (4).

1) **L'obtention des données**, liée aux méthodes décrites plus haut, présente sur le plan quantitatif, une fiabilité incertaine. La collecte, par benne fournit bien des données quantitatives en valeur absolue mais à partir d'une liste d'espèces très incomplète ; en particulier elle ne collecte qu'exceptionnellement des animaux « rares », un peu agiles ou de grande dimension ; or ces derniers peuvent être un élément important de l'unité de peuplement. L'utilisation de dragues ou de petits chaluts répond partiellement à ce défaut ; mais les données quantitatives ne sont alors que relatives et d'autre part, du fait de la longueur des traits, on peut récolter des mélanges de deux communautés contiguës qui feront croire à un continuum.

2) Mais surtout une méthode d'abord quantitative d'identification des unités de peuplement postule un préalable : le peuplement d'une biocénose serait quantitativement homogène dans l'espace et stable dans le temps. Or on constate que, au sein d'un biotope où règnent, par définition, des conditions ambiantes dont les dominantes sont uniformes, on observe parfois dans l'espace de très fortes variations dans les pourcentages respectifs des diverses espèces en présence. Ces irrégularités de distribution ne découlant pas des facteurs abiotiques qui sont homogènes, elles doivent être liées à des facteurs intrinsèques à la biocénose elle-même, en particulier des facteurs d'interdépendance ou d'interactions ponctuelles entre espèces (prédation, répulsion, effets de groupe...). Dans le temps aussi, la valeur des pourcentages respectifs de certaines espèces d'une même biocénose, est susceptible de varier dans des limites assez larges.

Ces fluctuations peuvent relever des phénomènes de compétition spatiale, dont certains sont liés aux rythmes variés des développements larvaires. Les espèces à long développement larvaire présentent des taux de variation d'abondance plus élevés que les espèces à développement direct, car la

compétition et le prélèvement trophiques sont intenses surtout pendant les stades planctoniques (*Ch. VIII, 5, fig. 56*). Les organismes coloniaux encroûtants qui se développent par extension des colonies présenteront la meilleure stabilité quantitative dans le temps.

Mais ces fluctuations, en rapport avec les variations de la mortalité larvaire paraissent de moindre amplitude que celles qui découlent des rapports directs de prédation. On peut ici prendre pour exemple les fluctuations qui affectent les populations des formes « proies » que sont les Lamellibranches (et certains Gastéropodes détritivores) et des formes « prédatrices » que sont vis-à-vis des premiers, d'autres Gastéropodes et surtout des Echinodermes ; ces fluctuations interdépendantes peuvent mener à un affaiblissement très poussé (mais jamais à l'élimination totale) d'un groupe par l'autre.

Si, dans une région, on part d'une population dense de Lamellibranches, l'abondance de ceux-ci entraînera un accroissement numérique des Echinodermes prédateurs par immigration à partir des zones voisines moins riches et surtout par amélioration sur place de leur fécondité et du recrutement du fait de la disponibilité des proies de toutes tailles mais surtout des jeunes. Les Echinodermes des fonds meubles, Oursins, Spatangides et Ophiures diverses, sont en effet de grands consommateurs de post-larves et de juvéniles de Lamellibranches et quand la population de ces Echinodermes s'accroît, on peut arriver à une destruction massive des jeunes Lamellibranches dont le recrutement diminue ; lorsque les adultes reproducteurs arrivent en fin de vie, on assiste à un effondrement de la biomasse féconde donc de la fécondité. La population totale de Lamellibranches régresse ce qui va entraîner, après un certain délai, une régression des Echinodermes par émigration et réduction de la fécondité. Les conditions redeviennent alors favorables au développement d'une nouvelle population importante de Lamellibranches à partir des quelques survivants.

Ces fluctuations périodiques peuvent se transposer dans l'espace. En effet, sur un biotope assez étendu et supportant une unique biocénose présentant ce type d'interaction, il est probable que ces fluctuations ne sont pas partout synchronisées, absence de synchronisme qui assure sur l'ensemble du biotope le maintien d'individus, à l'origine de la reconstitution périodique des populations diminuées par leurs « adversaires ».

Par exemple dans certains fonds vaseux du nord de l'Adriatique constituant à l'évidence un biotope unique, on a trouvé en pourcentages par rapport à la biomasse totale de la communauté, les chiffres suivants relatifs aux Echinodermes et aux Lamellibranches (pourcentage en nombre sur l'ensemble de la macrofaune).

	<i>Zone occidentale</i>	<i>Zone méridionale</i>
Lamellibranches	6,8	91,6
Echinodermes	75,1	1,3

Ces pourcentages inverses d'une zone à l'autre pour les deux groupes envisagés, s'expliqueraient par le fait que, au moment où les relevés ont été effectués, les Lamellibranches étaient dans la zone méridionale au voisinage de leur maximum d'abondance dans le temps, tandis que, dans

la zone occidentale, les Echinodermes les avaient au contraire presque complètement détruits. Il est très probable que des relevés ultérieurs dans ces deux mêmes zones auraient montré une inversion progressive des pourcentages respectifs des deux groupes dont les rapports étroits en font à l'évidence des éléments d'une même biocénose.

L'importance des fluctuations numériques liées aux rapports de prédation amène à considérer que les méthodes quantitatives n'ont qu'une valeur limitée dans la **délimitation des unités de peuplement** de valeur écologique. (Sur la plan des ressources et de la richesse des fonds, il en est autrement, on le verra dans la 2^e partie.) Sur une base strictement quantitative, on ne pourrait pas considérer que les deux fonds évoqués ci-dessus appartiennent à la même unité de peuplement, puisque les pourcentages des deux groupes les plus importants y sont précisément inversés d'une aire à l'autre.

5.2. Méthode qualitative

On est ainsi amené à admettre que les critères de discrimination des unités de peuplement de valeur écologique, c'est-à-dire directement liées aux conditions du milieu, sont les **critères qualitatifs** aboutissant à la description des biocénoses telles qu'elles ont été définies précédemment.

Dans un premier temps, la mise en évidence et la reconnaissance de la biocénose doit s'appuyer sur une liste initiale d'espèces (c'est-à-dire sur un inventaire du peuplement) aussi étendue que possible ; à l'aide de cette liste, on peut, par comparaison avec d'autres unités de peuplement déjà définies, s'assurer de la spécificité du peuplement en cause en relation avec un biotope particulier.

Après avoir isolé l'unité de peuplement, et précisé son environnement abiotique on l'identifiera et on la caractérisera en distinguant parmi la totalité des espèces de la liste, trois sous-ensembles :

- Les **espèces caractéristiques** : ce sont celles qui, toujours présentes, abondantes ou non, apparaissent étroitement liées au biotope. On les subdivise en caractéristiques **exclusives**, strictement inféodées (sauf « accident ») au biotope, et caractéristiques **préférentielles** simplement significativement plus abondantes que dans d'autres biotopes. Ce sont des espèces sensibles à l'ensemble des facteurs abiotiques.

- Les espèces **accompagnatrices**, sont normalement régulièrement présentes aussi bien sur le biotope considéré que dans d'autres biotopes voisins ; ce sont des espèces relativement ubiquistes ou liées à un seul facteur édaphique et indifférentes aux autres.

- Les espèces **accidentelles** sont des espèces caractéristiques d'autres biocénoses et rencontrées ici isolées ou en état de vitalité réduite.

Par la suite seulement, on ajoutera les données relatives aux proportions numériques moyennes existant entre les populations des différents espèces de la biocénose. Les méthodes quantitatives amèneront alors du point de vue écologique, à déterminer des **faciès** à condition que des observations, échelonnées sur une période dépassant largement la longévité moyenne des espèces en présence, permettent d'éliminer le cas où il y a vraiment « rotation biologique », c'est-à-dire dominance successive (cyclique) d'une ou de l'autre des espèces ou groupes d'espèces « adverses ». Mais surtout

ces observations seront essentielles pour mettre en évidence les phénomènes d'interdépendance donc décrire la dynamique interne de la biocénose.

En définitive, l'individualité d'un peuplement tient essentiellement à ce que les espèces qui le composent ont les mêmes exigences ou les mêmes tolérances vis-à-vis des facteurs ambiants, ce qui correspond justement à une des définitions de la biocénose.

Les faits d'interdépendance des espèces, inhérents à la réalité concrète de la biocénose (et surtout les interdépendances de prédation) sont susceptibles d'altérer momentanément ou cycliquement la physionomie d'une unité de peuplement ; ils ne sauraient être retenus seuls pour aider à la délimiter, mais sont primordiaux dans sa description dynamique. Les études quantitatives doivent donc être considérées comme le complément indispensable à la connaissance qualitative des biocénoses benthiques. Elles permettent de juger de l'équilibre et de certaines interactions entre les divers éléments constituant les peuplements notamment à propos du macrozoobenthos, ce qui conduit à dessiner les liens qui assurent la cohésion de « l'individu biocénotique ». Elles sont par ailleurs répétées à la base de toutes les recherches sur la production et la « richesse » des fonds (*voir 2^e partie*).

CHAPITRE X

Le domaine benthique

Les étages

En utilisant les méthodes de travail qui viennent d'être exposées, ou des méthodes similaires, les océanographes ont pu tracer un tableau des peuplements benthiques de l'Océan mondial qui, encore parfois incomplet et relativement subjectif, est toutefois incomparablement plus satisfaisant que dans le cas du pélagos.

On a vu qu'il existe une zonation verticale des peuplements planctoniques. Un **étagement** analogue existe pour les peuplements benthiques et c'est lui qui servira de cadre à leur revue à l'échelle de l'ensemble du monde, revue qui sera forcément très générale (*voir Ch. II. 5. et figure 2*).

a) **La notion d'étage.** Les facteurs humectation (à la limite supérieure) puis éclaircissement sur lesquels se fonde l'étagement sur tous les substrats où la vie autotrophe est possible, ont une influence évidente sur les espèces épibiontes ; mais le rôle de la lumière dans la distribution de l'endofaune ne peut être qu'indirecte et il est probable que les facteurs trophiques (présence ou non de microphytobenthos, apports en provenance du domaine pélagique ou du benthos sus-jacent) liés plus ou moins directement à la profondeur jouent alors un rôle important.

Dans un premier découpage on peut considérer dans le domaine benthique (comme dans le domaine pélagique) les 2 grands systèmes :

— **phytal** sur les fonds duquel la vie végétale autotrophe est possible ; les noms des étages de ce système se terminent tous par le suffixe « -littoral ».

— **aphytal** où elle ne l'est pas.

Les critères sommaires de délimitation des étages seront donnés ci-dessous à propos de chacun d'eux.

b) A l'intérieur de ces différents étages, on décrit une juxtaposition de biotopes-biocénoses généralement définis par un (ou des) facteurs édaphiques puis par la latitude et le contexte géographique. On notera que certaines biocénoses absolument indiscutables débordent sur plusieurs étages.

1) **Etage supralittoral.** C'est l'étage où se localisent les organismes liés au milieu marin mais qui exigent ou supportent une *émersion continue*. C'est la zone d'humectation salée au sens vrai. Exceptionnellement, par

très grandes marées dans les mers à marées ou à l'occasion de coups de vent ou d'oscillations apériodiques exceptionnelles dans les mers sans marées, une partie de cet étage peut subir une immersion temporaire courte en tous cas jamais cyclique. On y rencontre de nombreux organismes aériens adaptés à l'ambiance marine.

2) **Étage médiolittoral.** C'est l'étage où se localisent les organismes qui exigent ou supportent des *émersions et immersions cycliques* plus ou moins prolongées. Il renferme une partie des peuplements intertidaux. Dans les mers à fortes marées il se situe entre le niveau des « pleines mers de petites vives eaux » et celui des « basses mers de petites mortes eaux » ; dans les mers à marées faibles ou sans marées, entre les zones d'émersion totale et d'immersion totale dans des conditions de temps moyen.

3) **Étage infralittoral.** C'est l'étage où se localisent les organismes qui exigent une *immersion continue* avec pour certains des émersion occasionnelles en grandes vives eaux, en même temps qu'un *éclaircissement intense*. Sa limite inférieure se situe au niveau où disparaissent les phanérogames marines (Zostéracées) et les algues, photophiles, c'est-à-dire au moment où, sur les substrats qui leur sont favorables, la prédominance des végétaux disparaît (15-20 mètres pour les hautes latitudes, 30-40 mètres en Méditerranée, 80 mètres dans les régions intertropicales).

4) **Étage circalittoral.** Il s'étend depuis la limite inférieure de vie des végétaux photophiles jusqu'à la profondeur extrême compatible avec la *survie* des algues les plus tolérantes aux éclaircissements faibles, c'est-à-dire les plus sciaphiles. La biomasse animale l'emporte toujours sur la végétale. Cela ne veut pas dire que les algues y soient partout présentes, mais qu'elles y seraient dans des conditions de substrat convenables. Il y a des communautés circalittorales sans végétaux.

L'ensemble des 4 étages cités constitue le **système littoral ou système phytal**. On remarque que, sur le plan général, aucune donnée bathymétrique absolue n'est intervenue mais seulement le peuplement fondamental. Localement toutefois, ces données biologiques peuvent être transposées en données bathymétriques.

5) **Étage bathyal.** Il correspond aux peuplements qui occupent le talus continental et la portion des fonds en pente adoucie qui se trouve immédiatement au pied de ce talus. La limite inférieure de l'étage bathyal que Brown (1956) faisait coïncider avec l'isotherme 4° est considéré par Pérès et Picard (1959) à la suite de Vinogradova (1958) comme caractérisée par un changement assez radical dans le peuplement (extinction de la plupart des espèces animales eurybathes du système phytal, apparition de nouveaux groupes). Elle se situerait un peu au-delà de 3 000 mètres. Sur le plan trophique, les influences néritiques se font encore sentir, surtout devant les zones à forts apports fluviaux (importance de la production paraprimaire).

6) **Étage abyssal.** Il correspond aux peuplements de la grande plaine à très faible pente qui s'étend jusque vers 6 000 à 7 000 mètres (limite géomorphologique). La faune y est renouvelée par rapport à l'étage supérieur (Holoturies particulières). On y rencontre en enclaves les biocénoses, découvertes récemment, liées aux sources hydrothermales profondes.

7) **Etage hadal**. Il ne comprend que les fosses et ravins au-delà de 7 000 mètres. Son peuplement est caractérisé par un appauvrissement qualitatif et quantitatif général et par la présence de **Bactéries** particulières dites **barophiles** (Zobell).

Les trois derniers étages sont groupés en un système profond ou **système aphytal**. Les zones de transition ou écotones y sont évidemment beaucoup plus larges que dans le système phytal, car les gradients verticaux des divers facteurs sont d'autant plus faibles que la profondeur est plus grande.

CHAPITRE XI

Revue sommaire des principales biocénoses benthiques

Ce chapitre, purement descriptif et énumératif, est une illustration du chapitre précédent dont il pourrait être considéré comme une simple annexe. Il peut sans inconvénient majeur être sauté. Son absence aurait toutefois pu être ressentie comme une lacune, c'est pourquoi il a été maintenu.

A — LE BENTHOS DU SYSTÈME PHYTAL

Bien que sa superficie soit beaucoup plus réduite que celle du système aphytal, on y rencontre 99 % des espèces animales benthiques connues (non des individus ni de la biomasse), ainsi naturellement que la totalité des Végétaux autotrophes. Cette abondance et cette variété sont dues à la présence de lumière et à la variabilité dans l'espace et dans le temps des conditions édaphiques (substrats très divers sous des modes variés), climatiques et trophiques (apports terrigènes, production végétale, formation d'upwellings).

Les unités de peuplement dans ce système, si elles sont parfois intuitivement assez apparentes, peuvent être difficiles à présenter et à caractériser d'une façon simple et logique, du fait de leur variété liée à l'interaction des facteurs et à l'interpénétration des unités et des zones de transition. On y relève une règle générale : à mesure que la profondeur augmente on observe une diminution de la densité et de la variété des peuplements végétaux et une augmentation corrélative des peuplements animaux.

Péres (1961, *chapitre VI*) en a proposé une synthèse valable à l'échelle mondiale. Il la considérait alors comme provisoire et pourtant elle a peu évolué depuis. Ce qui suit en est souvent un simple résumé, parfois même transcrit littéralement. Des coupures ont dû être pratiquées afin de ne pas déséquilibrer l'ensemble de ce livre. Leur choix, subjectif, n'implique aucune remise en cause de certaines parties de cette synthèse mais une prise en compte de leur importance du point de vue halieutique, point de vue qui a provoqué l'ajout de quelques remarques.

REMARQUE : lorsque, pour certaines communautés de valeur générale, des genres ou des espèces sont citées, ces précisions illustrent souvent

le cas de communautés de l'Atlantique Nord-Ouest ou de la Méditerranée. Dans d'autres régions géographiques, si on retrouve la même communauté, elles seront peuplées de genres et espèces différentes mais occupant la même niche (vicariance).

1. Etage supra-littoral (= adlittoral)

L'étage supra-littoral est celui qui n'est immergé qu'exceptionnellement : les êtres qui y vivent ne sont, en général, soumis à l'influence marine que du fait des fortes vagues ou des éclaboussures et embruns ; dans les mers à marées fortes (plus de 1,50 m d'amplitude en Vives Eaux), sa limite inférieure coïncide à peu près avec le niveau des Pleines Mers des Vives Eaux ; il s'étend vers le haut jusqu'à la limite extrême compatible avec l'existence d'espèces inféodées à l'ambiance marine (humidité et salure), puis passe aux milieux continentaux.

1.1. Sur les côtes rocheuses

Sur les côtes rocheuses les peuplements de l'étage supra-littoral paraissent présenter, à l'échelle du monde, une homogénéité physiologique assez remarquable. On y relève en effet à peu près toujours les éléments suivants :

- des **Chlorophycées** et surtout des **Cyanophycées**, épilithes et endolithes ;
- les plus résistants à l'exondation des **Gastéropodes Littorinidés** brouteurs qui se nourrissent de ces algues et sont capables de se déplacer en « altitude » pour tenir compte des variations de l'agitation moyenne de l'eau ;
- des **Crustacés Isopodes Ligiidés** ; très agiles ils font des incursions pour chercher leur nourriture dans l'étage médio-littoral sous-jacent et sont capables de se grouper dans des fissures ou dans des surplombs pour se soustraire aux effets de la dessiccation ;
- il s'y ajoute fréquemment des **Lichens**, par exemple les *Verrucaria* qui forment une bande noirâtre sur beaucoup de côtes de l'Europe occidentale, des **Diptères** spécifiques et souvent aussi, dans les régions tropicales et subtropicales, des **Crabes Grapsidés**, présents notamment au moment des pleines mers.

L'extension verticale de ces peuplements supra-littoraux, directement conditionnée par l'agitation des eaux, est plus importante en mode agité et battu qu'en mode abrité ou calme. L'influence du régime des marées est, en revanche, moins grande ici que dans l'étage médio-littoral. La largeur du « ruban » supra-littoral des côtes rocheuses dépendra de la géomorphologie et de la météorologie locales.

1.2. Sur les sables et les sables vaseux

Sur les sables vaseux supra-littoraux, il semble y avoir aussi une assez grande uniformité des peuplements à l'échelle mondiale. Ceux-ci sont essentiellement à base d'**Amphipodes** sauteurs lesquels paraissent, au point de vue de leur éthologie alimentaire, se répartir en 2 groupes :

- les **Talitres** qui sont fouisseurs et se nourrissent de petits détritiques organiques divers mêlés de sable ;
- les *Orchestia*, *Talorchestia*, etc., qui se trouvent plutôt dans les matières végétales en décomposition rejetées par la mer. Il s'y ajoute souvent des **Isopodes** et des **Coléoptères** dont certains, carnivores, s'attaquent aux **Amphipodes** ;
- dans les régions tropicales et subtropicales, on observe des **Crabes (Ocyropodes, Uca)** eux aussi, mangeurs de détritiques qui, du fait de leur comportement fouisseur, peuvent parfois remplacer totalement les peuplements ci-dessus lorsque les sables trop grossiers retiennent mal l'humidité. Ils peuvent être très abondants.

1.3. Sur les vases proprement dites

Sur les vases proprement dites on trouve fréquemment dans les zones tempérées des communautés de type « **Schorre** » à base de **Salicornes** abritant des **Arthropodes aériens** et des **Gastropodes pulmonés**. Dans les zones intertropicales, **Crabes** et **Pagures** sont très abondants.

2. Étage médio-littoral

L'étage médio-littoral est l'étage où alternent plus ou moins régulièrement immersions et émergences.

Dans les mers à marées faibles, où les variations de niveau liées aux marées sont souvent masquées par celles dues aux fluctuations météorologiques, le médio-littoral est subdivisé en 2 sous-étages :

- le supérieur, seulement mouillé par les vagues ;
- l'inférieur immergé quand les eaux sont hautes et encore mouillé par les vagues lorsque les eaux sont basses.

Dans les mers à marées fortes, la situation est très différente puisque le rythme des marées assure une humectation périodique et régulière de tout l'étage, et que l'action du ressac, au lieu d'être nettement plus importante dans la moitié inférieure de l'étage, est beaucoup plus uniforme avec un maximum d'ensemble au niveau moyen. De ce fait, l'étage bien que plus large, sera paradoxalement unique et on y distinguera des « ceintures » étagées.

2.1. Côtes rocheuses à marées faibles

Sur les côtes à marées faibles les communautés du **médio-littoral supérieur** sont essentiellement caractérisées par les **Cirripèdes thoraciques** les plus résistants : **Balanes** et **Chthamales**. Très abondant, ils attirent temporairement des **Gastropodes** prédateurs qui vivent normalement plus bas. Il y a encore des **Algues unicellulaires** épilithes et endolithes (**Cyanophycées** surtout) et pratiquement toujours des **Gastropodes patelliformes** brouteurs vivant aux dépens de celles-ci.

Dans les mers chaudes, il y a également souvent à ce niveau des **Crabes Grapsidés** et dans les microclimats (anfractuosités) des taches d'**Algues macrophytes**.

Le sous-étage **médio-littoral inférieur** est essentiellement caractérisée par des communautés à base d'Algues rouges **Corallinacées encroûtantes**. C'est la plus élevée des 4 grandes biocénoses à calcaire biogène. Ces « **Mélobésiées** » proprement médio-littorales peuvent se manifester sous 2 aspects principaux, unis par tous les intermédiaires :

- soit comme un mince placage couvrant la roche, lorsqu'elle est subhorizontale ;
- soit, le long des parois verticales ou très obliques, sous la forme d'une véritable corniche construite, surajoutée à la roche, quand les conditions écologiques sont favorables : « **trottoir** » à *Lithophyllum tortuosum* de la Méditerranée occidentale.

A ces Mélobésiées qui sont l'élément fondamental des communautés du médio-littoral inférieur des substrats rocheux, s'ajoutent divers **Gastéropodes** « herbivores » et carnassiers, des **Pélécy-podes mytilidés**, et des **Algues macrophytes** plus abondantes vers le bas.

Lorsque les formations construites à base d'Algues calcaires sont assez importantes, le peuplement animal se trouve augmenté de nombreux éléments lucifuges : **Chitons**, **Annélides**, etc., qui se logent dans les anfractuosités. On y trouve aussi des formes à affinités terrestres : **Araignées**, **Myriapodes** et **petits Insectes** adaptées à des immersions fréquentes de courte durée.

2.2. Mers à marées appréciables

Dans les **mers à marées appréciables** (dépassant 1,50 m à 2 m d'amplitude maximale), les **fonds rocheux** de l'étage médio-littoral balayés régulièrement par le va-et-vient des eaux et éventuellement soumis au ressac, montrent un sous-étagement moins net et très fréquemment, mais pas toujours, masqué par des « **ceintures** » successives mono ou oligospécifiques d'**Algues multicellulaires**; aux latitudes moyennes, il s'agit généralement d'Algues brunes; aux basses latitudes s'y ajoutent ou s'y substituent souvent diverses Algues rouges ou vertes.

Cette répartition verticale des diverses Algues en « ceintures » est essentiellement fonction de leur tolérance (ou de leurs exigences) vis-à-vis de l'exondation. Leur répartition horizontale dépend de la température (climat) et de l'agitation de l'eau (mode). Avec ces Algues coexiste un peuplement d'accompagnement: épiflore et épifaune de petites espèces sur les frondes elles-mêmes et, en « sous-strate », un important peuplement animal qui trouve là un abri contre les facteurs défavorables du milieu lors de la basse mer (dessiccation, chaleur et lumière). Cette faune des ceintures algales paraît, dans les régions où elle a été étudiée, présenter une relative homogénéité dans l'ensemble de l'étage médio-littoral, au moins en ce qui concerne la sous-strate, ce qui conduit à considérer l'ensemble des ceintures d'Algues du médio-littoral des mers à marées fortes (dans une station donnée), comme une communauté unique, dans laquelle on distinguera naturellement des horizons.

Sur les **côtes battues**, les ceintures d'Algues disparaissent généralement et on voit réapparaître une tendance à la distinction de deux sous-étages avec des peuplements dans lesquels les **Cirripèdes thoraciques** sont généralement dominants vers le haut et plus ou moins mêlés à des **Mélobésiées** vers le bas. A la base de ce médio-littoral rocheux en mode agité, en mers tempérées et chaudes, on trouve des peuplements de **Cirripèdes pédonculés** (Pouce-pieds ou Anatifes) dont certains, nettement surexploités pour la consommation humaine, sont en forte régression.

L'interprétation du faciès de la « **Moulière** » que l'on rencontre un peu partout à la partie inférieure du médio-littoral des côtes à marées fortes n'est pas immédiate. Les causes de sa localisation sont multiples: abiotiques (agitation de l'eau, substrat dur, éclaircissement) et biotiques (présence d'Algues filamenteuses servant de support aux larves). Ce faciès est remarquable par sa biomasse comprenant les Moules et leur faune accompagnatrice, de l'ordre de 20-25 kg/m² et qui peut atteindre 80 kg/m² (dont 70 % de biomasse inerte sous forme de calcaire). La faune accompagnatrice très variée et partout la même, comprend **Balanes, Hydroïdes, Eponges, Bryozoaires, Annelides, Crustacés** et des **Gastropodes prédateurs**. (On notera que dans les mers à marées faibles, les **Mytilidés** se situent plus vas dans l'infra-littoral.)

Enfin il faut signaler que sur les **côtes rocheuses des zones intertropicales** même intéressées par des marées d'amplitude importante, les effets photiques et thermiques liés à l'exondation sont suffisamment intenses pour faire réapparaître une subdivision assez nette du médio-littoral en 2 sous-étages, car le revêtement protecteur des Algues disparaît.

L'étage médio-littoral homogène avec ceintures algales, biocénose classique dans l'Atlantique européen et si caractéristique sur le littoral Breton, n'est donc qu'un cas assez particulier.

2.3. Les substrats meubles

La délimitation de l'étage médio-littoral, et, par là, des communautés qui peuvent lui être rapportées, est beaucoup plus difficile sur les **substrats meubles**, où l'on peut mal relier directement la répartition des espèces aux variations du niveau marin, en raison:

- de la propriété plus ou moins grande du sédiment à retenir l'eau au moment de l'exondation, aptitude qui entraîne une atténuation considérable, dès 10-15 cm de profondeur, des fluctuations de divers facteurs, en particulier de la température et de la salinité.
- de l'aptitude de beaucoup d'espèces de substrats meubles à l'enfouissement au moment de l'exondation.

De ce fait, souvent, les peuplements de substrats meubles topographiquement médio-littoraux sont des expansions plus ou moins appauvries (en espèces) des peuplements infra-littoraux proches. On peut toutefois les caractériser par des associations Polychète-Amphipode.

Il semble bien en effet qu'il y ait dans l'ensemble du monde, à l'exception de très hautes latitudes, une nette subdivision du médio-littoral de substrat sableux ou très faiblement vaseux en 2 sous-étages:

- Communauté supérieure avec un Polychète (*Ophelia*) et un Amphipode (*Haustorius*).
- Communauté inférieure avec un Polychète (*Nérine*), un Amphipode (*Bathyporeia*) et tout en bas un Pélécy-pode (*Mesodesma corneum*).

Sur les **côtes tropicales**, on trouve, à la base du médio-littoral inférieur, des peuplements fouisseurs de Pélécy-podes des genres *Mesodesma* et *Donax* et d'**Anomoures Hippides**. Cet **ensemble Hippidés-Donax** se présente en réalité comme un peuplement très étroit, presque linéaire, mobile, migrant avec la zone de déferlement à la limite médio-infra-littoral. Ce comportement est bien connu par les récolteurs.

Sur les **substrats vaseux**, le peuplement véritablement médio-littoral est plus limité encore que sur les substrats sableux en raison du pouvoir de rétention d'eau encore plus élevé des vases. En Europe, on y trouve la « **Slikke** » avec le Polychète *Nereis diversicolor* accompagné, là où la salinité diminue, par un Amphipode fouisseur (*Corophium*).

2.4. La mangrove

C'est dans le **médio-littoral sur substrat meuble** que l'on situe classiquement la **Mangrove** intertropicale. (V. Kiener A. — « Les Mangroves du globe » — *Bull. Mus. Hist. Nat.* — 3^e série — N° 164 — 1973 — PARIS). En réalité, topographiquement et hydrologiquement, c'est un ensemble à cheval sur 3 étages :

- supra-littoral pour les parties aériennes des arbres ;
- médio-littoral pour la base des troncs et les racines émergentes alternativement immergées et exondées ;
- infra-littoral pour la masse de sédiment vaseux, à fraction fine et colloïdale dominante, toujours saturé d'eau qui supporte les arbres.

La Mangrove a en effet pour constituants fondamentaux, des **arbres, les Palétuviers**, terme sans valeur systématique puisque, en dépit d'une convergence morphologique très accusée, ils appartiennent à des familles très différentes. Ces arbres sont répartis suivant une zonation régulière, formant l'équivalent des ceintures algales.

Pour qu'une Mangrove se maintienne, certaines conditions doivent être réalisées ou en sont les conséquences :

- température supérieure à 20° ;
- amplitude de marée assez faible ;
- mode peu agité ;
- salinité inférieure à la normale (estuaires, affleurement de nappes phréatiques, lessivages) ;
- sédiment vaseux, réducteur, à teneur en matière organique élevée.

D'une façon générale, on peut dire que la faune liée à la Mangrove présente les caractères essentiels suivants :

- eurythermie accentuée généralement accompagnée d'euryhalinité ;
- aptitude à vivre dans les eaux à faibles teneur en oxygène dissous, notamment grâce à des processus respiratoires annexes ;
- existence fréquente d'un terrier permanent descendant jusqu'au niveau de la nappe souterraine ;
- base animale de la pyramide alimentaire formée de détritivores ;
- **Crabes** abondants.

Si les Mangroves d'Amérique et d'Afrique (y compris Madagascar) ne sont encore généralement exploitées que d'une façon très extensive, les Mangroves d'Extrême-Orient le sont de façon très intensive. Les possibilités de mise en valeur revêtent deux aspects essentiels, tous deux en relation directe avec une production primaire particulièrement forte et des biomasses animales atteignant souvent des valeurs exceptionnelles. La faune benthique de certaines zones dépasse quelquefois le kilogramme par mètre carré (abondance particulières des **Vers**, **Mollusques** et **Crustacés**). Le peuplement animal a une évolution saisonnière généralement assez nette avec une faune « transfuge » (Poissons et Crustacés) souvent plus importante en saison chaude, ce qui détermine pendant cette période l'existence de milieux naturels halieutiquement très riches. Dans la Mangrove de Namakia, au sud de Majunga, la biomasse animale moyenne, en période de mi-saison (octobre) atteint environ 350 g/m², ce qui est remarquable pour une moyenne valable pour d'aussi grandes superficies. Ce biotope particulièrement productif par lui-même, représente un milieu tropique de choix pour tout la faune carnassière mobile avoisinante.

La Mangrove ne recèle que peu d'espèces exploitables sédentaires et parmi elles pas de poissons exploités. Toutes la faune exploitée est migratrice et son recrutement est assuré de l'extérieur. De ce fait pour toutes les Mangroves africaines et américaines, on peut affirmer que l'augmentation locale de l'intensité des pêches ne peut guère entraîner de surexploitation dans l'immédiat. Dans ces eaux saumâtres, le peuplement piscicole se renouvelle constamment à partir des populations existant dans la zone côtière marine voisine et il est possible que, si les pêches sont intensifiées, ces captures n'affectent que bien peu le stock ichtyologique marin qui les alimentes. Il y a là une notion de « résilience » toute particulière, à étudier dans ce

milieu où les lois de la production naturelle sont différentes de ce qu'elles sont dans des systèmes autonomes.

L'aquaculture sous ses divers aspects y présente aussi de très belles possibilités. En Extrême-Orient, plusieurs centaines de milliers d'hectares de Mangroves ont été aménagés en particulier pour l'élevage du Milkfish.

Dans son ensemble, l'exploitation de l'étage médio-littoral relève de la « pêche à pied » qui, si elle est peu agressive vis-à-vis de très jeunes individus, entraîne souvent des perturbations mécaniques constantes du biotope, et surtout, très sélective, a tendance à favoriser le développement des espèces sans intérêt aux dépens des espèces recherchées. Compte tenu de l'ancienneté et de l'universalité de ces pratiques, il est toutefois difficile de reconstituer ces biocénoses dans leur état originel et donc de juger de l'impact de leur exploitation.

3. Étage infra-littoral

Il est, par définition, caractérisé par les peuplements de **Phanérogames marines**; bien que celles-ci n'y occupent que des superficies restreintes, prises comme base de référence, elles peuvent être remplacées par des **Algues photophiles**; l'étude des passages latéraux permet de reconnaître ceux des fonds, attribuables à cet étage, qui sont dépourvus de végétation; la limite supérieure de l'étage est marquée par le niveau extrême occupé par les peuplements qui ne peuvent subir sans dommages une émergence quelque peu prolongée (dans les mers à marées fortes, niveau des basses mers de vives eaux). Les peuplements sont, à l'échelle de l'ensemble du monde (parmi les peuplements immergés), les plus variés et les mieux connus, car les plus accessibles aux recherches.

3.1. Substrats durs

D'un point de vue très général, on peut dire que sur les roches de l'étage infra-littoral, étage qui est essentiellement celui des êtres photophiles, on relève deux types opposés de peuplement: à base d'Algues photophiles d'une part, à base de « Coraux » constructeurs de récifs d'autre part; mais, on le verra, l'opposition est plus apparente et spectaculaire que fondamentale.

3.1.1. Les peuplements à base d'Algues photophiles

(Algues rouges, mêlées ou non d'Algues brunes et vertes) ont leur aspect le plus typique dans les **mers à marées faibles** et sur les portions de côtes où les eaux sont suffisamment pures. Lorsque cette biocénose est normalement développée, on peut y distinguer l'existence d'une sous-strate formée d'Algues **gazonnantes** diverses et d'une strate élevée d'Algues **Phéophycées** ou **Rhodophycées** pourvues de nombreux épiphytes. La faune y est riche, bien que cela n'apparaisse pas toujours au premier coup d'œil en raison de la taille généralement petite des espèces: faune dite « de l'eau phytale », formée d'espèces qui nagent dans les touffes d'Algues. Il y a aussi une faune d'espèces sessiles ou sédentaires, vivant sur les thalles. Sur la roche même, on trouve des **Oursins Réguliers**, de nombreux **Gastéropodes** surtout herbivores, des petits **Brachyours**, des **Ophiures**, etc., des poissons d'anfractuosités. Des biocénoses analogues paraissent exister un peu partout dans le monde.

Cette biocénose infra-littorale **des eaux pures à base de Rhodophycées** (paradis de la plongée) est susceptible de se diversifier en faciès extrêmement nombreux.

– facies où dominent les **Oursins Réguliers** herbivores qui arrivent à éliminer les Algues molles au profit d'**Algues encroûtantes**.

– facies à **Polychètes** tubicoles ou à **Vermets** (Gastropodes tubicoles sessiles) qui peuvent constituer des placages et même de véritables trottoirs toujours submergés.

Dans la frange infra-littorale supérieure des **mers à marées moyennes à fortes**, les facteurs ambiants présentent des gradients assez forts pour mener à la formation de *ceintures* en particulier en eaux tempérées ou froides favorables aux **Algues brunes** qui affaiblissent les peuplements typiques d'Algues rouges. Sur les côtes d'Europe occidentale, particulièrement bien étudiées, on trouve les ceintures à *Fucus serratus* puis à *Himanthalia elongata* et au-delà ce qu'on appelle très généralement la « **zone des Laminaires** ». Ces grandes Algues brunes forment des prairies parfois très denses.

Très schématiquement, le peuplement associé aux grandes Algues et en particulier aux Laminaires comporte trois entités :

- les espèces des frondes elles-mêmes ;
- les espèces à tendance sciaphile vivant dans le lacis des rhizomes ;
- les espèces vagiles nageant parmi les frondes.

En réalité cette zone à Laminaires déborde de l'étage infra-littoral vers le bas car certaines espèces sont assez sciaphiles pour prospérer dans l'étage circa-littoral alors que les *Macrocystis* australes, très euryphotes sont dominantes sur les deux étages, les stipes fixés en profondeur portent des frondes très longues s'étalant près de la surface.

3.1.2. Les Sargasses tropicales atlantiques

Bien que flottantes, donc pélagiques, ce sont en fait des Algues benthiques photophiles isolées au sein d'un milieu pélagique et abritant des communautés typiquement benthiques. On y distingue plusieurs espèces, toutes tropicales dont certaines se retrouvent fixées à la côte. Ces Sargasses flottantes (*Sargassum natans* est la plus abondante et la plus connue) sont remarquables par l'absence de toute sexualité et le remplacement de celle-ci par une multiplication végétative. Le peuplement associé, très semblable en moins varié à celui qui accompagne les Algues photophiles benthiques, est constitué d'**Algues épiphytes** et d'une faune typiquement benthique riche en individus mais pauvre en espèces avec :

- un compartiment de formes sessiles : **Hydroïdes**, **Bryozoaires**, **Cirripèdes**, etc,
- un compartiment de formes rampantes : **Nudibranches**, **Isopodes**, un **Crabe**, un **Pycnogonide**,
- un compartiment de formes libres : **Crevettes** et **Poissons**.

Cette faune, est nettement dérivée du benthos des Algues infra-littorales de la région des Antilles.

3.1.3. Le Récif de « Corail »

En zone intertropicale, les substrats durs de l'étage infra-littoral sont fréquemment occupés, non par des peuplements à dominance d'Algues, mais par des récifs de Coraux. Le terme de « Coraux » est employé usuellement pour désigner les **Scléactini** (= Madréporaires) constructeurs (**Anthozoaires Hexacoralliaires**), dont la plupart vivent en symbiose avec des Algues unicellulaires, des **Zooxanthelles** et sont dits, pour cette raison, **Hermatypiques**. Des **Corallinacées** encroûtantes, des **Foraminifères**, des **Hydrocoralliaires** (*Millepora*), des **Alcyonidés** à squelette cohérent, des **Polychètes Serpulidés**, des **Bryozoaires**, des **Mollusques**, etc., en proportions variables, ajoutent leurs élaborations calcaires respectives à l'activité constructrice des Madréporaires. Le Récif de « Corail » est la deuxième grande biocénose à base de calcaire biogène.

La présence d'une activité constructrice importante de la part de ces Madrépores exige un certain nombre de conditions ambiantes favorables :

- température moyenne annuelle élevée (28° environ) sans refroidissement saisonnier trop prolongé (niveau léthal à 18°) ;
- absence de dessalure et d'apports terrigènes ou sédimentaires importants ; eaux limpides ;
- mode relativement agité.

Il faut souligner que le récif constitue une entité écologique remarquable et difficilement dissociable. Il est logique de l'envisager au sein de l'étage infra-littoral dont il occupe toute la hauteur, bien que, comme la « zone à Laminaires » ou la « Mangrove », il en déborde largement tant vers le médio-littoral que vers le circa-littoral. Des études fines ont mis en évidence toute une zonation topographique et faunistique du complexe récifal. Cette zonation, bien fixée maintenant, a une valeur et une application générale. On ne s'y attardera pas ici.

La faune du complexe corallien, toujours très variée, paraît atteindre sa richesse maximale dans la région située entre l'Indonésie et le Pacifique central (Grande Barrière du nord de l'Australie, Célèbes, Iles Marshall), avec un second centre de dispersion entre le sud de l'Inde et Madagascar. A partir de ces 2 aires de richesse maximale, on assiste, à mesure qu'on s'en éloigne, à un appauvrissement graduel en nombre d'espèces des peuplements qui sont au plus bas dans les Récifs de la mer Rouge et surtout de la Basse-Californie.

Dans l'Atlantique tropical la faune récifale est beaucoup moins riche, aussi bien en ce qui concerne les « Coraux » constructeurs qu'au point de vue du peuplement d'accompagnement. Généralement les Madréporaires vivants ne paraissent pas former un récif continu mais plutôt des massifs épars. Seul le groupe des **Gorgones** est plus richement représenté dans l'Atlantique tropical que dans l'Indo-Pacifique. Cette pauvreté relative des récifs Atlantiques est due au fait que les grands édifices récifaux de cette région ont été détruits par le refroidissement des eaux au début de l'ère Quaternaire ; les rares espèces qui ont échappé à cette destruction sont en train de reconstituer de nouveaux récifs qui sont par conséquent, des récifs jeunes.

La présence des **Zooxanthelles** symbiotiques des Coraux hermatypiques, déjà signalée, mérite que l'on y revienne. **Scléractiniaires** et **Hydrocoralliaires** sont physiologiquement purement carnivores et les zooxanthelles ne peuvent pas leur servir directement de nourriture. Mais ces Algues remplissent dans la physiologie des Coraux plusieurs autres fonctions importantes. Elles utilisent pour leur photosynthèse les déchets azotés et phosphorés du métabolisme ainsi que du CO_2 produit par la respiration des tissus, en même temps qu'elles fournissent l'oxygène directement au sein de ces tissus. Les zooxanthelles jouent également un rôle important dans le métabolisme du Calcium. On a montré que les zooxanthelles cèdent aux polypes certains produits de leur métabolisme et participent ainsi indirectement à leur nutrition.

Les **Zooxanthelles** n'existent pas seulement chez les **Madréporaires** et **Hydrocoralliaires**, on en trouve également dans la faune récifale chez des **Alcyonnaires**, des **Zoanthaires**, des **Actinies**, des **Foraminifères** et surtout chez les **Tridacnes**, les plus grands Pélécyropodes connus qui ont une bouche très petite et un tube digestif régressé, généralement vide ; les zooxanthelles véritablement « cultivées » dans le manteau grâce à des organites collecteurs de lumière, sont ensuite phagocytées par les cellules de l'hémolymphe ; la symbiose est ici plus poussée et encore plus complète que chez les Coraux.

Il est intéressant de chercher à dégager les grandes lignes de la structure trophique du complexe biocénotique représenté par un récif de Coraux hermatypique.

La biomasse fixée ou peu mobile paraît généralement élevée, de l'ordre de 600 à 1 350 gr/m² en poids sec après décalcification. Cette biomasse (complexe zoo- végétal) est exploitée directement par une énorme variété d'organismes brouteurs.

L'écosystème récifal est baigné par des eaux à production primaire et secondaire intrinsèque faibles (eaux océaniques claires et transparentes) comme c'est le cas général en zone intertropicale ; c'est donc un ensemble biocénotique qui reçoit très peu de l'extérieur, mais qui, par contre, enrichit les eaux qui le baignent. A l'échelon primaire, la production du complexe semble très élevée du fait des zooxanthelles symbiotes. Leur physiologie spéciale rend toute évaluation illusoire. Une partie de cette production est indirectement utilisée par les Coraux symbiotes sous forme de produits du métabolisme de ces Algues ; une autre partie est libérée sous forme de cellules isolées constituant un pseudo-phytoplancton qui va enrichir l'eau baignant le récif et dont une part va se disperser dans le milieu océanique voisin. Sur les platiers on trouve de plus un peuplement en **Cyanophycées** très important mais apparemment assez mal utilisé par les brouteurs.

Au total, on peut admettre que l'ensemble des productions primaires et para-primaires du complexe récifal est certainement remarquablement élevé. Par contre les Poissons sont *relativement* peu nombreux en regard de cette production primaire et, en conséquence, la production utilisable par l'homme reste au total assez faible, malgré certains aspects spectaculaires. L'essentiel de l'échelon secondaire est enfermé dans un réseau de lacunes du récif mort, qui retient une part importante du matériel organique issu des productions primaires et transitant dans la masse d'eau du récif. Cette part de la production secondaire doit s'épuiser en un réseau trophique interne complexe peu accessible aux Poissons de l'échelon tertiaire. Enfin une part importante de l'échelon secondaire de l'ensemble du complexe récifal est utilisé par les grands Invertébrés prédateurs rampants (**Astéroïdes**, **Gastéropodes**, **Décapodes**) concurrents des Poissons.

Dans l'ensemble, les peuplements récifaux apparaissent donc comme présentant une structure trophique qui, si elle alimente une pêche artisanale de subsistance importante, paraît défavorable à une exploitation halieutique intensive.

3.2. Substrats meubles

Parmi les peuplements de substrats meubles référables à l'étage infra-littoral, on peut distinguer deux grands groupes :

- ceux qui sont dépourvus de végétation métaphytique (Phanérogames ou Algues multicellulaires) pour des raisons hydrodynamiques, de substrat ou biogéographiques.
- ceux qui sont pourvus d'une couverture algale ou phanérogamique plus ou moins développée.

3.2.1. Fonds sans végétation métaphytique

Sur les **fonds sans végétation métaphytique**, le peuplement est largement lié aux conditions de sédimentation, (elles-mêmes fonction de l'hydrodynamisme), de salinité et à la biogéographie. La granulométrie, elle aussi liée à l'hydrodynamisme, va influencer sur les peuplements endogés donc sur les ressources trophiques. C'est donc, en dernière analyse, l'hydrodynamisme, par ses implications, qui semble jouer ici le rôle essentiel. Par ailleurs, à l'échelle planétaire, ce sont des **Pélécy-podes fouisseurs** qui caractérisent le mieux tous ces peuplements.

1) A faible distance de la ligne de rivage, et souvent jusque dans les horizons exondables, on trouve des peuplements à *Macoma* (**Pélécy-podes Détritviores**), dans des sédiments assez variés, généralement en mode calme et souvent dans les eaux de salinité diminuée ce qui entraîne l'élimination des Echinodermes prédateurs. Les *Macoma* sont généralement associés à une **Polychète** du genre *Arenicola* qui utilise principalement le film nutritif du fond et à un **Suspensivore** qui est généralement du type *Cardium* (coque). La biomasse est assez élevée de l'ordre de quelques centaines de g/m² de poids frais et parfois plus, mais en raison de la longévité moyenne des espèces, la production est faible. Ces peuplements peuvent présenter des facies variés.

2) En mode généralement plus agité, depuis des horizons rarement exondables, jusqu'à une profondeur qui est de l'ordre de 2 à 5 mètres au-dessous du niveau des basses mers de grandes vives eaux, on trouve des peuplements qu'on peut grouper sous le nom de leur biotope : « **sables fins des hauts niveaux** », où dominent les *Donax*, accompagnés de **Crustacés Peracarides** divers et d'**Oursins Irréguliers**.

3) En mode calme, mais à une profondeur généralement supérieur à celle des peuplements à *Macoma*, cités précédemment on observe des peuplements que l'on peut grouper sous le nom de biotope : « **sables vaseux en mode calme** » caractérisé par la cohabitation de **Polychètes Détritviores** et de **Pélécy-podes Suspensiviores**. Dans les régions intertropicales, c'est le domaine des Crevettes peneïdes côtières.

4) Une autre catégorie de peuplements, est répandue plus encore que la précédente dans presque toutes les mers du monde, c'est celle des **sables terrigènes fins bien calibrés** souvent mêlés d'une faible fraction de vase. Elle est caractérisée par une faune de **Pélécy-podes** assez variée parmi lesquels dominent des suspensivores comme les *Venus*, *Mactres* et genres voisins associés à des détritviores comme les *Tellines*. Il y existe pratiquement toujours des prédateurs vivant aux dépens des Pélécy-podes : **Echinodermes** et **Gastropodes** carnivores.

Ces peuplements présentent toujours une fraction importante d'espèces vagiles, notamment des **Décapodes** nageurs, mais aussi des **Poissons** avec des espèces sédentaires (**Pleuronectes** et **Sparidés** notamment), mais aussi, à certaines saisons, des stades jeunes de nombreuses espèces dont les adultes vivent ailleurs.

Ces biotopes jouent souvent le rôle de nourriceries s'étendant à marée haute sur le médio-littoral, et du fait de leur intérêt halieutique, méritent d'être strictement protégés contre la pratique des arts traïnants ou des engins fixes à très petites mailles.

Ces peuplements sont susceptibles de se diversifier en faciès très nombreux surtout dans les régions intertropicales.

5) Sur des substrats meubles très variés, mais baignés par des eaux à forte production primaire, on trouve en mers tropicales une biocénose particulière à petits Crustacés décapodes, **Brachyours Pinnotheridés** et (ou) **Anomours Paguridés**, tous détritivores et qui constituent la presque totalité de la macrofaune. Or en Méditerranée, la biocénose des S.F.B.C. présente une faciès estival à dominance de petits Pagures tout à fait comparable.

6) Les **vases infra-littorales** très fines, du fait de leur pouvoir élevé de rétention d'eau, débordent largement dans la zone exondable. Elles abritent un peuplement à base de Pélécy-podes fouisseurs et de Polychètes errantes (**Myidés** et **Nereidés**) bien réalisé en particulier dans les vases molles d'estuaires de l'Atlantique Nord, mais de valeur générale lorsque, sur l'ensemble de l'océan planétaire, ce biotope se trouve réalisé.

3.2.2. Substrats meubles avec végétation : L'Herbier à Phanérogames

Il existe des cas où l'on peut considérer le peuplement à Phanérogames marins comme une véritable entité biocénotique. Le type le plus complet et le plus complexe de ces peuplements d'**Herbiers** est celui des **Posidonies** de Méditerranée dont la biocénose comprend 5 compartiments essentiels :

- les formes sessiles fixées sur les feuilles vertes, vivantes ;
- les formes sédentaires vivant sous les feuilles vertes ;
- la microfaune (très variée) du feutrage épiphytique lui-même ;
- les espèces nageuses qui viennent se reposer sur les feuilles ;
- l'épifaune des portions de rhizome émergeant du sédiment et dont la composition dépend, dans une certaine mesure, de l'importance de la frondaison.

Il faut ajouter à ces 5 peuplements assez bien déterminés :

- la faune vagile vivant « à l'ombre » des feuilles, c'est-à-dire notamment des *Poissons* et *Crustacés* (Crevettes surtout), de composition très variable en fonction des saisons ;
- la faune du sédiment, non caractéristique, mais modifiée par la présence des Phanérogames.

Ces Herbiers, ne jouent qu'un rôle restreint en tant que producteurs primaires, mais ils servent d'abri et de frayère à de nombreuses espèces de la macrofaune en particulier à des Poissons côtiers. Ce sont des biocénoses fragiles biologiquement très sensibles à la pollution et mécaniquement facilement détruits par le pratique des arts traînants (dragues et chaluts). En régression dans de nombreuses régions, ils doivent être protégés et des actions en vue de leur régénération ont été entreprises.

3.3. Les fonds spongifères

Ils méritent qu'on leur fasse une place à part. Ce sont les fonds sur lesquels prospèrent les Eponges cornées utilisées commercialement. De quelques mètres à 30-40 mètres de profondeur ils n'existent pratiquement que dans les mers tropicales et subtropicales, et présentent un caractère mixte entre les fonds durs et les fonds meubles. Les Eponges, en effet, se développent sur des substrats durs (parfois très petits), isolés, au milieu d'étendues meubles (généralement sableuses). Ces substrats durs peuvent être des roches, des squelettes de Gorgones, des Coraux morts et même des Végétaux (souches de **Posidonies**). Les Eponges, leurs épibiontes et leur endofaune constituent à elles seules une communauté ne comportant, outre les Eponges elles-mêmes, qu'une gamme d'espèces qui leur sont strictement inféodées. Cette communauté apparaît ainsi comme assez indépendante du biotope et n'est même pas strictement infra-littorale. La condition essentielle de son établissement paraît être l'existence des courants suffisamment intenses et constants pour assurer le renouvellement des particules alimentaires (notamment de très petite taille) en suspension, nécessaires à la nourriture des Eponges.

Les fonds spongifères, quoique centrés sur l'étage infra-littoral, sont un exemple de peuplement lié à un facteur édaphique et relativement indépendant d'un étage précis. Dans le même genre, mais avec caractère eurybathe encore plus affirmé, on peut citer :

3.4. Les fonds à *Amphioxus*

Très répandus dans toutes les mers du monde, ils sont formés de sables grossiers mêlés de graviers souvent riches en débris organogènes et toujours pauvres en fractions fines. La microfaune, riche en espèces, est très différente de celle des sables fins terrigènes ; la macrofaune est assez pauvre, en espèces comme en individus. Le peuplement comprend toujours des **Rhodophycées** calcifiées libres, des **Céphalocordés**, et des Poissons **Amnodytidés**. Il s'y ajoute généralement des **Polychètes Aphroditidés** à corps allongé des **Crustacés**, **Décapodes Brachyours** et des **Pagures**, des **Pélécytopodes** filtreurs (dans les mers européennes : *Venus casina* et *Dosinia exoleta*).

Fréquents dans l'étage infra-littoral, notamment dans les passes et au débouché de certains estuaires, ces peuplements qui exigent des courants intenses au voisinage du fond et un sédiment grossier, peuvent descendre jusqu'à plusieurs dizaines de mètres et même, localement, jusque vers 200-250 mètres. Dans ce cas, le peuplement métaphytique disparaît et la macrofaune s'appauvrit progressivement.

3.5. Les peuplements à *Macoma calcaria*

Ce peuplement est directement lié aux basses températures. Il s'établit sur des substrats meubles plutôt sableux. Les espèces caractéristiques sont des Pélécytopodes : *Macoma calcaria*, *Cardium groenlandicum*, *Astarte*, etc., la Polychète *Pectinaria granulata* et l'Ophiuroïde *Ophiocten sericeum*. On rencontre ce peuplement, que l'on peut probablement assimiler à une biocénose susceptible d'apparaître sous différents faciès, depuis quelques mètres de profondeur dans les mers polaires, jusque vers 300 mètres lorsqu'on descend en latitude vers les mers tempérées froides. Il paraît lié à la présence près du fond, d'eaux arctiques ou subarctiques à température généralement négative, pouvant temporairement monter au-dessus de 0°, avec un maximum à 4°.

L'exploitation halieutique de l'étage infra-littoral est intense, fort ancienne et utilise des méthodes très variées. 1°) — pêche à pied, avec ses conséquences déjà évoquées plus haut, dans les horizons supérieurs lors des grandes marées. 2°) — engins « dormants », pièges, casiers, lignes de fond sur les fonds durs ; ces engins relativement sélectifs et peu agressifs vis-à-vis de l'environnement permettent, s'ils sont judicieusement utilisés, une exploitation rationnelle des peuplements sédentaires. 3°) — arts « traînants » sur les fonds meubles ; en principe partout interdits, sur cet étage (jusqu'à 3 milles au large), leur usage fait souvent l'objet de dérogations particulières ou relève d'un certain laxisme ; leur action est mécaniquement incontestablement très grave sur la végétation ; elle l'est moins sur les fonds nus, mais partout, leur impact écologique est important par le bouleversement des zones de ponte et surtout la destruction des très jeunes Poissons sur les frayères. 4°) — Enfin la chasse sous-marine par sa sélectivité y a eu un impact indiscutable, au moins localement, entraînant la raréfaction, parfois très forte, de certaines espèces-cibles. A cet étage encore, les biocénoses originelles doivent être devenues très rares.

4. Étage circa-littoral

Il s'étend sur la zone profonde du plateau continental et ses peuplements présentent des aspects extraordinairement divers. Si cet étage est caractérisé par la présence des Algues multicellulaires les plus tolérantes

aux faibles éclaircissements, celles-ci peuvent toutefois souvent manquer par suite de la qualité du substrat, en particulier dans le cas de substrats fins, ou être très rares et ne jouer qu'un rôle très effacé. Le caractère essentiel des peuplements circa-littoraux est l'*augmentation des peuplements sessiles animaux* au détriment des Algues. Si celles-ci sont caractéristiques, elles ne sont jamais dominantes.

La pénétration de la lumière, les conditions de sédimentation et l'hydrodynamisme (mouvements des eaux liés aux courants ou aux contre-coups en profondeur des houles et des vagues), sont les trois facteurs essentiels qui conditionnent l'installation de tel ou tel type de végétation ou encore l'absence de végétation.

4.1. Substrats durs

4.1.1. Biocénose du coralligène

Le type le plus parfait de peuplement circa-littoral sur substrat dur correspond à la biocénose dite du « **Coralligène** », peuplement qui, parfaitement caractérisé en Méditerranée, avec des variations de détail paraît avoir une valeur mondiale.

Ce peuplement comprend les éléments fondamentaux suivants :

- des **Rhodophytes**, souvent majoritaires par rapport aux autres Algues, et dont une partie au moins sont élaboratrices de calcaire ; et constituent un substrat surimposé. Les Algues molles sont généralement peu nombreuses ;
- de nombreuses **Eponges** et des **Cnidaires** surtout **Alcyonnaires** et **Gorgones** branchues ;
- des **Polychètes** avec en particulier des **Serpulidés** à tube calcaire ;
- des **Brachiopodes** ; des **Bryozoaires** nombreux ;
- des **Echinodermes** qui comportent une minorité d'**Echinides** et une majorité d'**Ophiures**.

Du fait de l'abondance et de la vitalité des organismes encroûtants, le taux de recouvrement est souvent de 100 %. On notera que nous avons ici une troisième biocénose à base de calcaire biogène. On peut la rencontrer :

- sur des roches en place : pieds de falaises, blocs émergeant d'un sédiment meuble, rebord de la marge continentale soumis aux courants, etc.,
- sur des fonds originellement meuble où les **Rhodophytes** se développant sur des petits supports isolés (coquilles ou graviers), ont fini par créer une croûte continue, c'est le « **Coralligène de plateau** ».

La partie minérale du Coralligène abrite de nombreux organismes perforants qui transforment le recouvrement continu en fragments plus ou moins gros qui sont reconcrétionnés sur place ou transportés par les courants vers les fonds meubles où ils pourront aider à l'extension de la biocénose. On a donc une biocénose en constant ramaniement et qui tend à s'étendre par son propre dynamisme. On est très proche ici de « l'individu écologique ». D'une façon générale, on admet que, en biomasse, la fraction animale y est au moins égale à la fraction végétale, sinon supérieure et lorsque la profondeur augmente, la fraction végétale globale diminue et surtout s'appauvrit en espèces.

A partir de ce **Coralligène-type** se définissent diverses communautés et facies en fonction du taux de la fraction meuble, de son épaisseur et de l'éclaircissement.

1) Lorsque l'éclaircissement au niveau du substrat n'est pas suffisamment diminué, on observe un appauvrissement qualitatif de la biocénose Coralligène qui conduit à une augmentation en nombre d'individus des espèces les plus tolérantes. Les peuplements végétaux l'emportent alors sur les peuplements animaux et il y a diminution du rapport **Rhodophytes calcaires/Algues molles**. Ce peuplement est qualifié de « **Précoralligène** ».

On trouve le peuplement Précoralligène sur les pans rocheux superficiels assez ombragés, sur les rhizomes de **Posidonies** lorsqu'ils sont abrités d'une lumière trop vive (herbiers profonds ou très denses), dans les fissures des roches littorales superficielles en enclaves ou remontées dans l'infra-littoral.

2) Dans les grottes sous-marines incluses dans l'étage et aussi dans les excavations ou les fissures des concrétions formées par (ou dans) le « **Coralligène de plateau** », existe une biocénose qui correspond au contraire à une diminution accusée de l'éclaircissement ; cette biocénose dite

« des grottes semi-obscurées » est caractérisée par l'**Alcyonnaire** *Corallium rubrum* (le Corail de bijouterie) des **Zoanthaires** et une grande abondance d'**Eponges** et de **Madréporaires** spécifiques ou non. Cette biocénose, quoique circa-littorale ne comporte pas d'Algues, tout au moins multicellulaires.

Dans les portions de grottes où règne une obscurité totale, on trouve (en Méditerranée) une biocénose caractérisée par une diminution du taux de couverture du substrat par les animaux (moins de 30 %), avec seulement quelques **Bryozoaires** et **Polychètes Serpulidés** et aussi une **Eponge calcaire Pharétronide**, véritable fossile vivant. Dans ces « grottes obscures » la roche est couverte d'un mince enduit noirâtre qui paraît renfermer du Fer et du Manganèse ; l'obscurité favorise la remontée de certaines espèces profondes de l'étage bathyal, notamment diverses Crevettes.

4.1.2. Biocénose de la Roche du large

Dans le monde entier sur des substrats rocheux couverts d'une mince pellicule vaseuse, immédiatement en dessous de la rupture de pente du plateau continental, on rencontre des peuplements qui paraissent représenter une biocénose autonome dite « de la Roche du large ». Ces fonds sont caractérisés surtout par la dominance d'**Eponges siliceuses** dressées, mais on y trouve encore, souvent à l'état chétif, certaines espèces issues de la biocénose Coralligène ou de celle des grottes semi-obscurées. La biocénose de la « Roche du large » est certainement dépourvue d'Algues multicellulaires ; on ignore si elle en possède des unicellulaires encore que ce soit vraisemblable.

REMARQUE : on devrait logiquement ne pas classer dans l'étage circa-littoral les 3 derniers groupes de peuplement cités puisque du fait de la faiblesse de l'éclaircement, ils sont dépourvus d'Algues multicellulaires. Néanmoins ils présentent par ailleurs suffisamment d'affinités avec les peuplements Coralligènes pour qu'il soit préférable de ne pas les en séparer.

Ces biocénoses et leurs facies abritent un peuplement très varié de formes vagiles (sédentaires ou mobiles) macroscopiques : **Crustacés** et **Poissons** à régime brouteur ou carnassier, exploitant intensément la riche faune accompagnatrice d'Invertébrés. Il s'agit en particulier des « **Poissons de roche** » exploités par des pêches artisanales et côtières très sélectives.

4.2. Substrats meubles

Les fonds meubles circa-littoraux de la marge continentale sont constitués, soit d'apports terrigènes, sables et vases en proportions variables, soit des débris organogènes, formés essentiellement à partir d'organismes benthiques (actuels ou récents). La distribution différentielle des peuplements benthiques des fonds meubles de cet étage circa-littoral, c'est-à-dire de la zone profonde du plateau continental, ne peut être reliée qu'aux caractéristiques granulométriques du substrat, cela surtout parce qu'une fraction importante du Zoobenthos de ces fonds meubles mène une vie endogée et n'est donc pas soumise directement à l'éclaircement.

Lorsque les apports terrigènes fins et colloïdaux sont abondants (voisinage d'un estuaire), toute la partie inférieure de la marge continentale peut être occupée par des fonds de vase et d'argile qui passent progressivement aux vases bathyales. Mais lorsque les apports terrigènes fins sont moins abondants, on a fréquemment une disposition dans laquelle les fonds de vase sont intercalés entre deux bandes de fonds détritiques plus grossiers (sables et graviers) ; l'une située vers la côte (**détritique côtier**) est de formation essentiellement actuelle ; l'autre (**détritique du large**) juste avant la rupture de pente du plateau continental, souvent balayée par des courants plus vifs, correspond à des fonds « fossiles » mis en place au voisinage de la ligne de rivage lors de la dernière grande régression du Quaternaire. Cette succession est typique du littoral Atlantique eurafricain le long des côtes plates face au large.

Lorsque les apports fins sont pratiquement nuls ou constamment entraînés hors du plateau continental par des courants de fond intenses et portant au large, on a depuis la fin de l'étage infra-littoral jusqu'à la rupture de pente du plateau continental, une série de fonds détritiques sableux continue dans l'espace, mais aussi dans le temps, les plus anciennement formés étant les plus au large et les plus récents correspondant à la position présente du rivage et aux étapes les plus récentes de la transgression. C'est le cas de la Manche.

Compte tenu de l'influence déterminante de la nature du sédiment sur les peuplements, on conçoit que les cartes de pêche (au chalut) soient d'abord des cartes de la nature du fond.

4.2.1. Vases terrigènes côtières

Les fonds à dominance de vase qui couvrent souvent une partie importante du plateau continental sont les plus intéressants à considérer parce que c'est sur eux que s'exerce de préférence le chalutage côtier. Cette vase côtière est un sédiment terrigène dont la vitesse de sédimentation est très variable; elle peut être gluante lorsque le dépôt est rapide, plus compacte lorsque la sédimentation est plus lente.

Cette biocénose est bien caractérisée dans ses 4 « compartiments » éthologiques : (espèces citées du littoral Atlantique européen) :

- des endobiontes fouisseurs : *Sternapsis scutata* (Polychète), *Cardium paucicostatum* (Pélécylope), *Labidoplax digitata*, *Cucumaria elongata*, *C. tergestina* (Holoturies);

- des épibiontes pivotants : *Virgularia mirabilis*, *Veretillum cynomorium*, *Pennatula phosphorea* (Cnidaires);

- des épibiontes rampants : *Aphrodite aculeata* (Polychète), *Turritella tricarinata*, *Gastropteron meckeli* (Gastropodes), *Dorippe lanata*, *Pontocaris cataphracta* (Crustacés Décapodes), *Stichopus regalis* (Holoturie);

- des épibiontes sessiles fixés sur des petits éléments durs inclus dans la vase : *Alcyonium palmatum* (Cnidaire), *Pteria hirundo* (Pélécylope), *Diazona violacea* (Ascidie).

Ces espèces caractéristiques sont « accompagnées » de quelques espèces communes à l'ensemble des biocénoses circa-littorales et surtout d'espèces « vasicoles » eurybathes, telles que *Maldane glebifex* (Polychète) et nombre de Crustacés Décapodes et d'Echinodermes que l'on retrouvera dans les étages profonds.

Les abondances relatives des espèces caractéristiques varient en relation avec la texture et la composition de la vase permettant d'identifier des faciès comme entre autres le faciès à *Turritella communis* sur des vases molles mais non gluantes à sédimentation rapide.

La faune vagile, formée d'espèces nectobenthiques, **Décapodes** nageurs, **Céphalopodes** et surtout **Poissons**, est fondamentalement riche.

Cette **biocénose des vases terrigènes côtières** se retrouve sous différents aspects en fonction des conditions locales de sédimentation dans toutes les mers du monde avec un cas particulièrement évolué et bien illustré par la **Grande Vasière Sud-Bretonne** à peuplement de **Langoustines** dominant, faciès peut-être lié à la surexploitation par le chalutage, ce qui est le cas général de cette biocénose à peu près partout dans le monde. Toutefois dans certaines zones intertropicales, les observations écologiques ont débuté à peu près en même temps que le chalutage ce qui a parfois permis d'avoir une idée de la « biocénose originelle ».

4.2.2. Fonds détritiques côtiers

Ils sont constitués le plus souvent d'un gravier grossier organogène (issu en partie d'organismes benthiques actuels) plus ou moins mêlé d'une fraction sablo-vasreuse; c'est le seul groupe de peuplements des substrats meubles circa-littoraux où on trouve à peu près constamment des **Algues**, souvent à thalle calcifié. La faune très variée, généralement assez vivement colorée, riche en formes épibiontes vagiles, comprend des **Annélides Aphroditiens**, des **Bivalves** variés, des **Oursins** réguliers, des **Astéries**...

Au sein d'une même province biogéographique se diversifient souvent des faciès marqués par l'abondance d'une ou d'un petit nombre d'espèces. Tels sont par exemple dans la région Atlanto-Méditerranéenne les **fonds de Maerl** caractérisés par l'abondance des **Lithothamnes**, Algues calcifiées, ramifiés, « libres », sur un fond à faune appauvrie et représentée surtout par des **Polychètes** et des **Anomoures**. Cette biocénose est souvent le siège de nurseries et de frayères de Poissons.

4.2.3. Fonds détritiques du large

Ils occupent le rebord du plateau continental lorsque l'envasement n'y est pas trop important; ils ont un peuplement toujours nettement plus pauvre en espèces que celui des fonds détritiques côtiers. Ils portent souvent, des peuplements de **Crinoïdes**. Les **Echinodermes** y sont toujours

abondants. Lorsque la part meuble du sédiment est assez importante pour leur permettre de s'implanter, on voit apparaître de grands **Hydroïdes branchus** avec toute une faune spécifique associée : **Cirripèdes**, **Mollusques**, **Actinies**... ainsi que des **Brachiopodes** parfois particulièrement abondants.

4.2.4. *Fonds détritiques envasés* (biotope évolutif)

Il semble qu'il existe un groupe bien individualisé de peuplements correspondant aux zones d'envasement, par des apports terrigènes fins, des fonds détritiques envisagés précédemment. La fraction fine y est toujours prépondérante, mais la sédimentation est suffisamment lente pour qu'une épifaune sessile se développe sur les éléments les plus grossiers.

Il est toutefois très difficile de donner un aperçu des éléments caractéristiques des peuplements des Fonds Détritiques Envasés, ayant une valeur générale car ils sont très diversifiés. L'élément fondamental est formé par des **Polychètes** errantes (**Aphroditidés** à corps allongé, **Capitellidés**, **Maldanidés**), et des **Sipunculidés** associés à des **Pélécy-podes** et à des petits **Isopodes** et **Amphipodes**. Parmi les **Pélécy-podes**, les détritivores (**Taxodontes**, **Tellinidés**), l'emportent sur les suspensivores. Les espèces sessiles installées sur les graviers ou les débris de coquilles sont abondantes et variées : **Alcyonidés** et amas d'**Ascidies** en Méditerranée, **Hydroïdes** et **Bryozoaires** en certains points de la Mer du Nord, **Foraminifères** coloniaux (**Julienella**) au large de la côte occidentale d'Afrique, etc. Ces peuplements comportent un stock important d'espèces vasicoles parmi lesquelles on relève pratiquement toujours, des **Ophiures** à bras flexueux vivant dans des terriers, espèces accompagnatrices dans les biocénoses de fonds vaseux typiques.

C'est probablement sur cet étage circa-littoral, mais en particulier sur les fonds de vases terrigènes, que l'impact du chalutage a eu ses conséquences écologiques les plus profondes. Il a provoqué des modifications surtout dans les compartiments benthiques et nectobenthiques de la macrofaune des Poissons, Crustacés et Céphalopodes perturbant fortement les équilibres interspécifiques ainsi que la démographie de certaines espèces.

B — LE BENTHOS DU SYSTÈME APHYTAL

On a parfois voulu identifier un **étage intermédiaire** entre le système phytal et le peuplement typiquement bathyal. En fait on trouve ici sur les deux grands types de substrats (durs ou meubles), une zone plus ou moins large où coexistent des espèces circa-littorales et des espèces bathyales. Peut-être la microflore la plus sciaphile et la microfaune endogée montreraient-elles des espèces caractéristiques. Elles sont toutes deux très mal connues et pour l'instant on considérera cette zone plutôt comme un **écotone**.

Les fonds du **système aphytal**, qu'on peut considérer comme débutant de façon très imprécise vers 250 mètres, sont relativement divers puisqu'ils s'étendent jusqu'aux plus grandes profondeurs des grandes fosses océaniques. On peut pourtant considérer que leur environnement présente un certain nombre de caractères communs dont les principaux sont très sommairement résumés ci-après :

- facteurs présentant tous de faibles gradients de variation ;
- pression hydrostatique croissant de 100 bars par km de profondeur ;
- obscurité absolue à partir d'une profondeur variant, suivant les aires océaniques considérées, entre 300 et 900 mètres environ (l'obscurité « physiologique » apparaissant probablement plus haut) ;

— température localement constante et diminuant avec les profondeurs croissantes jusqu'à 5 000 mètres environ, profondeur à partir de laquelle on observe un léger réchauffement dû à l'augmentation de pression. Les méditerranées d'une part, certaines aires de très hautes latitudes à constitution hydrologique très hétérogène d'autre part, font exception à cette règle ;

— salinité très homogène, principalement dans les étages abyssal et hadal ;

— courants généralement faibles, d'où une très large dominance des substrats meubles. Il peut toutefois exister sur les talus continentaux et dans certaines aires localisées où le relief est accidenté, des « courants de turbidité » très puissants et très actifs qui intéressent largement le piedmont du talus. On ne trouve des fonds durs que dans ces aires parcourues par des courants intenses et dans les régions à volcanisme actif.

Au point de vue des adaptations des organismes, on peut noter qu'une de ses caractéristiques essentielles est une **psychrophilie** plus ou moins stricte qui, combinée avec une **eurybathie** variable suivant les cas, conditionne la distribution du macrobenthos profond. La sélection par la profondeur étant sans doute plus liée à des exigences trophiques ou édaphiques quantitatives ou qualitatives qu'à la pression.

Les espèces plus ou moins sténobathes, et en ce sens limitées aux zones profondes, peuvent être représentées par des taxons de rang plus ou moins élevé : embranchement des **Pogonophores**, classe des **Monoplacophores** chez les Mollusques ou des **Hexactinellides** chez les Spongiaires, ordre des **Elasipodes** chez les Holoturiers, mais aussi par des genres ou des espèces appartenant à des familles présentes dans le système phytal.

Parmi les eurybathes, on distingue :

— des **eurybathes eurythermes** à large distribution verticale qui peuvent vivre depuis le plateau ou le talus continental jusqu'à une certaine profondeur ne dépassant généralement pas, vers le bas, l'extrême base du talus continental (2 500-3 000 mètres). Au-delà la faune se renouvelle ;

— des **eurybathes** strictement **psychrophiles**, à distribution oblique respectant un préférendum thermique étroit : l'**Holothurie** *Elpidia glacialis*, est connue de 50 mètres en mer froide à 9 000 mètres environ en région intertropicale.

L'obscurité qui règne sur les grands fonds à l'exception des lumières produites par les animaux eux-mêmes, entraîne souvent, chez les formes vagiles, des modifications importantes des organes de la vision : yeux hyper-développés et modifiés pour capter des éclaircissements faibles et fugaces, ou au contraire atrophiés ou disparus. Dans le second cas, apparaissent fréquemment des organes particuliers, sans doute surtout percepteurs des vibrations, qui permettent à ces animaux de conserver un champ suffisant de perceptions sensorielles.

Le problème majeur qui se pose au benthos profond est l'ordre **trophique**. On a vu que l'abondance du pélagos profond décroît rapidement avec les profondeurs croissantes. Les sédiments des grands fonds sont, le plus souvent, pauvres en matière organique détritique, celle-ci constituée de plus par des molécules généralement peu dégradables par les microorganismes ; ainsi les Bactéries, source importante de nourriture

pour les Invertébrés filtreurs ou limivores, probablement plus nombreuses dans les sédiments profonds qu'on ne le croyait précédemment, ont un métabolisme lent sauf dans quelques aires privilégiées. Le rôle majeur joué par la base trophique dans la distribution du benthos profond est mis en évidence par le fait que l'abondance globale et la diversité spécifique diminuent, non seulement en fonction des profondeurs croissantes, mais aussi, à profondeur égale, en fonction de la distance aux terres émergées.

On a déjà noté que les suspensivores sont très défavorisés, sauf conditions locales permettant une accélération de la circulation de l'eau ; ainsi s'explique aussi bien la prédominance des limivores, que l'apparition de formes macrophages détritivores dans des taxons par ailleurs typiquement microphages filtreurs : *Cuspidaria* chez les **Pélécy-podes**, *Octacnemus* chez les **Ascidies**.

Les problèmes posés au benthos profond par leur **développement** ont déjà été évoqués à propos du plancton profond. Rares sont les formes qui conservent des stades larvaires pélagiques : quelques **Crustacés (Eryonidés)** ou **Poissons**. Les espèces à développement direct ou incubatrices seront donc majoritaires dans les grands fonds ; les espèces de certains taxons (**Hexactinellides** par ex.), paraissent même tendre à n'avoir plus qu'une reproduction asexuée.

On a cru longtemps, que la quasi-stabilité de la température sur les grands fonds entraînerait l'absence de tout cycle biologique saisonnier ; on sait maintenant que certaines espèces ont un cycle reproducteur, mais on ignore s'il s'agit d'une survivance de cycles préexistants chez des ancêtres issus de la province néritique ou s'il peut résulter au moins encore dans l'étage bathyal d'inégalités saisonnières dans l'apport trophique provenant des eaux et des fonds sus-jacents du système phytal. Par ailleurs, les structures calcifiées de certains Poissons montrent des stries dénotant des rythmes de croissance mais ils sont pour l'instant ininterprétables.

Le **gigantisme** de nombreuses espèces du benthos profond, relativement à leurs homologues du système phytal est indiscutable. Les causes en sont imprécises. Les basses températures, en ralentissant la croissance mais aussi en retardant l'apparition de la maturité sexuelle sont certainement une de ces causes, dont découle aussi une longévité élevée (et donc une faible productivité).

5. Etage bathyal

5.1. Substrats rocheux

Sur les **substrats rocheux**, on trouve un peu partout dans le monde, souvent entre 250-300 mètres (parfois 200 mètres) et 1 500 mètres, un peuplement de grands **Madrépores** rouges, **Scleractiniaires ahermatypiques** branchus, auxquels est associée une riche faune de **Spongiaires**, **Madréporaires** solitaires, **Gorgones**, **Antipathaires**, **Polychètes**, **Brachiopodes**, etc. Des **Echinodermes** caractéristiques : **Crinoïdes**, **Ophiures**, **Cidarides** ainsi que des **Cirripèdes** donnent à ce type de peuplement une physionomie bien particulière qui persiste même lorsque les **Scleractiniaires** branchus disparaissent.

La faune vagile au contraire (**Poissons** en particulier) est constituée d'espèces des biotopes voisins (ils trouvent là un « refuge » car le chalutage y est pratiquement impossible).

- C'est la quatrième biocénose à calcaire biogène : (pour mémoire)
- Dans le médio-littoral, le « **trottoir** » à **Mélobésiées** à base d'**Algues calcaires** (2.1.);
 - Dans l'*infra-littoral*, le « **récif** » à base de **Madrépores** hermatypiques (3.1.3.);
 - Dans le circa-littoral, le « **Coralligène** » constitué par un ensemble floro-faunistique constructeur (4.1.);
 - Dans le bathyal les « **Scleractiniaires ahermatypiques** ».

5.2. Substrats meubles

Sur les **Substrats meubles** de l'étage bathyal, on note d'abord une endofaune à dominance de **Polychètes**, de **Scaphodes**, et de petits **Pélécy-podes**; il s'y ajoute une épifaune dans laquelle les deux groupes les mieux représentés sont les **Cnidaires** (**Pennatulaires**, **Actinies** fouisseuses, **Antipathaires**) et les **Echinodermes** (**Holothuries** et **Ophiures**).

Les pentes d'inclinaison moyenne, à couverture vaseuse faible ou irrégulière, montrent, tout au moins en Méditerranée et dans le proche Atlantique, un facies caractérisé par la **Gorgone** articulée : *Isidella elongata*, caractéristique de la **biocénose de la vase bathyale**, situé sur des **vases compacts** comportant une couche superficielle molle (donc milieu facilement chalutable). La cause principale de l'établissement de ce facies (comme d'ailleurs de celui du **Pennatulaire** *Funiculina quadrangularis*, vicariante à moins grande profondeur) est notamment la présence de **grandes Crevettes Penéides** qui, en remuant la couche superficielle du sédiment, mettent en suspension les particules alimentaires nécessaires à la croissance et au maintien des colonies. Il faut ajouter que le biotope est bien défini également du point de vue hydrologique puisqu'il est situé dans la zone des « eaux intermédiaires ». La faune accompagnatrice du facies comporte naturellement les caractéristiques de la biocénose (*Dentalium agile*, *Sipho-dentalium quinquangulare*, *Calocaris macandreae*), mais aussi, en plus des Crustacés déjà cités, une riche faune ichtyologique.

Cette richesse des faunes vagiles de **Crustacés Décapodes** et de **Poissons** varie considérablement et dépend à la fois de l'abondance de la faune d'**Invertébrés** benthiques sédentaires ou fixés et de l'importance de l'apport organique au niveau du fond (lequel commande également, bien entendu, la densité de ce peuplement même d'**Invertébrés** benthiques). Cette biocénose est en conséquence très exploitée par le chalutage, en particulier le chalutage hauturier car elle abrite les stades adultes de plusieurs espèces-cibles de la pêche industrielle. Aussi est-elle très « évoluée » dans les mers tempérées boréales où sa gestion s'impose de plus en plus. Dans la zone intertropicale, elle peut parfois être encore pratiquement intacte ; en tous cas sa mise en exploitation récente y a souvent permis l'établissement d'un « point zéro » écologique.

Les **Squales** et les **Céphalopodes** qui vivent dans cette zone utilisent souvent les Gorgones comme support pour fixer leurs pontes. La destruction de celles-ci par le chalutage entraînerait un accroissement des populations de Crevettes en gênant le développement de leurs prédateurs.

6. Etage abyssal

Le peuplement abyssal a généralement été dans le passé considéré comme uniforme et largement composé d'espèces cosmopolite du fait de l'homogénéité apparente des biotopes.

6.1. Fonds meubles

Les **fonds meubles** occupent la majeure partie de l'étage abyssal ; on y trouve des formes caractéristiques inconnues plus haut : **Polychètes** de la famille des **Marellicéphaloïdés** par exemple, **Holothuries**, etc. Mais il est certain que la mise en évidence, si elles existent, d'unités de peuplement individualisables suppose la réalisation d'un réseau d'observation étendu relativement

dense sur 270 millions de km² (!), ce qui est loin d'être le cas actuellement. On a pu toutefois constater par la photographie et l'observation directe que les peuplements abyssaux, même sur un fond uniforme, présentent une nette micro-répartition liée peut-être à des ressources trophiques ponctuelles provenant des zones supérieures.

A plus grande échelle, on commence à penser que les peuplements abyssaux sont peut-être relativement diversifiés, pour des raisons biogéographiques (grandes surfaces plus ou moins isolées), mais surtout pour des raisons trophiques avec deux grandes sources d'alimentation à prendre en compte :

- la plus ou moins grande proximité des côtes ;
- l'abondance du pelagos sus-jacent.

Le meilleur tableau d'ensemble actuel est celui de Vinogradova (1959). Cet auteur a fait porter sa synthèse sur plus de 1 000 espèces récoltées au-delà de 2 000 mètres et appartenant aux groupes suivants : **Eponges, Coelentérés, Pycnogonides, Echinodermes, Isopodes, Décapodes**. Si les familles et même souvent les genres sont communs aux 3 grands océans on constate qu'il n'en est plus de même au niveau spécifique où 4 % des espèces seulement leurs sont communes. Le Pacifique et l'Atlantique ont respectivement 73,2 % et 76 % d'endémiques. Cet endémisme est moins accusé dans l'océan Indien.

Vinogradova (figure 60) répartit le benthos profond en trois grandes régions : Région Pacifique Nord-Indienne, Région Atlantique, Région Antarctique divisées chacune en un certain nombre de sous-régions, elles-mêmes subdivisées en provinces. Ces divisions sont valables pour des profondeurs allant jusqu'à 4 500 mètres. Au-delà l'aire de dispersion de beaucoup d'espèces tendrait à se restreindre et cette tendance trouverait son achèvement dans l'endémisme assez poussé de la faune hadale (voir VI.4 et 7 ci-dessous).

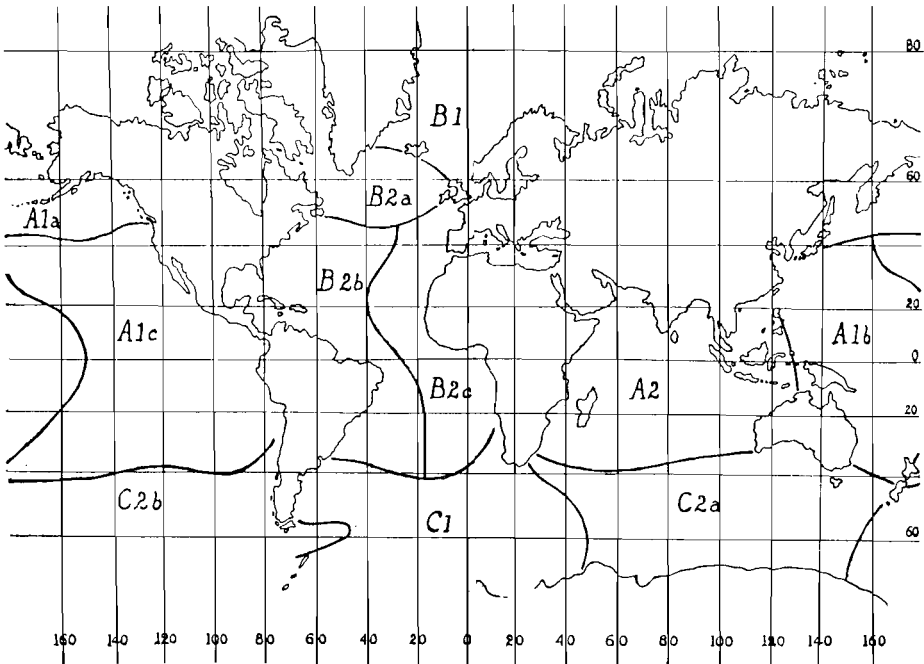


FIGURE 60 : Grandes régions biogéographiques du benthos abyssal

A : Région Pacifique ; A1 : Sous-région Pacifique (A1a : Province Nord-Pacifique ; A1b : Province Ouest-Pacifique ; A1c : Province Est-Pacifique) ; A2 : Sous-région Nord-Indienne ; B : Région Atlantique ; B1 : Sous-région Arctique ; B2 : Sous-région Atlantique (B2a : Province Nord-Atlantique ; B2b : Province Ouest-Atlantique ; B2c : Province Est-Atlantique) ; C : Région Antarctique ; C1 : Sous-région Antarctico-Atlantique ; C2 : Sous-région Antarctico-Indo-Pacifique (C2a : Province Sud-Indienne ; C2b : Province Sud-Pacifique).

Réf. : VINOGRADOVA, 1959 in PERES, 1961.

Toujours d'après Vinogradova, les espèces cosmopolites sont des eurybathes et les endémiques des sténobathes. De toutes façons, l'idée de cosmopolitisme général du benthos profond est à nuancer très sérieusement.

6.2. Fonds durs

Les **fonds durs**, jusqu'à une date récente, étaient considérés comme trop clairsemés pour être pris en compte valablement ; mais la découverte récente des structures volcaniques actives des dorsales et des sources hydrothermales profondes, a ouvert un nouveau Chapitre passionnant de l'écologie marine. Il est trop tôt pour en faire une synthèse quelconque. (Voir Mémoire de D.A.A., E.N.S.A.R., Fustec, 1983). On notera toutefois la profonde originalité de ces peuplements dont la base trophique semble liée à des Bactéries chimiosynthétiques, donc indépendante de la production primaire photosynthétique.

6.3. Méditerranées

Dans les **Méditerranées**, isolées des grandes plaines abyssales océaniques, et à caractères thermiques aberrants (homothermie générale), on ne trouve pas de peuplement abyssal caractérisé, mais un **peuplement bathyal appauvri** qualitativement, constitué d'espèces eurybathes.

7. Etage hadal

Limité aux grandes fosses, son (ou ses) peuplement(s) est relativement mal connu du fait des difficultés d'échantillonnage. Ils semblent dominés par des **Holoturies**, **Polychètes** et **Actinies**, puis par quelques **Isopodes**, **Amphipodes** et **Echinides** avec des espèces différentes de celles de l'étage abyssal. On note que filtreurs et suspensivores ont pratiquement disparu.

Dans chaque fosse, le taux d'espèces endémiques est élevé (isolement géographique) et chacune présente un aspect global du peuplement parfois caractéristique où le principe de vicariance n'est pas respecté malgré des conditions physico-chimique très comparables (facteurs historiques).

- Kouriles – Kamtchatka : 90 % en poids de l'**Holoturie** *Elpidia glacialis* ;
- Kermadec : 70 à 80 % en poids de **Pélécy-podes** ;
- Tonga : 50 % en poids d'**Isopodes** et d'**Amphipodes**.

La perte d'énergie à chaque passage d'un échelon trophique au suivant est bien illustrée par la quasi-disparition des prédateurs, l'énergie nécessaire à la recherche de proies au sein d'un peuplement très clairsemé étant supérieure à celle fournie par la proie elle-même.

REMARQUE : L'étage abyssal et l'étage hadal sont actuellement exempts de toute exploitation halieutique.

CHAPITRE XII

Une application halieutique : classement écologique et aires de distribution des espèces exploitées

(Ce chapitre est largement repris de E. Postel : *Eléments pour une classification écologique raisonnée de la faune exploitée (milieu marin)*. Bull. du Mus. Nat. d'Hist. Nat., 3^e série, n° 157, Mai-Juin 1973, Ecologie Générale, 13).

1. Délimitation du sujet

L'exploitation d'une espèce (ou d'un groupe biologiquement homogène d'espèces) par la pêche suppose, pour le biologiste conseiller de l'exploitant, des connaissances aussi précises que possible sur cette (ou ces) espèces dans de nombreux domaines et en particulier, pour ce qui nous concerne ici :

- sur la délimitation de son aire totale de distribution : répartition géographique et bathymétrique (notion de volume habité) ;
- sur les principaux facteurs écologiques, leurs valeurs et leurs modalités (seuils et moyennes) qui caractérisent cette aire (biotope) ;
- puis à l'intérieur de cette aire sur la répartition différentielle spatio-temporelle, soit :
 - a) la répartition de œufs, des larves et des juvéniles et les modifications saisonnières qui peuvent intervenir dans cette répartition,
 - b) la répartition des adultes, non seulement globale (présence ou absence) mais aussi quantitative (variations de densité) et, comme dans le cas précédent, modifications saisonnières qui peuvent intervenir dans cette répartition.

Cet objectif, conduit à la mise en œuvre d'informations abondantes qui font appel à la plupart des disciplines océanographiques, mais exploitent surtout deux sources principales de données de base :

- a) Pour les espèces déjà exploitées un examen approfondi des apports de la pêche commerciale, en relation avec des observations sur les zones de capture, permet de situer les zones de maximum de densité et leurs variations saisonnières. L'expérience du pêcheur professionnel est ici

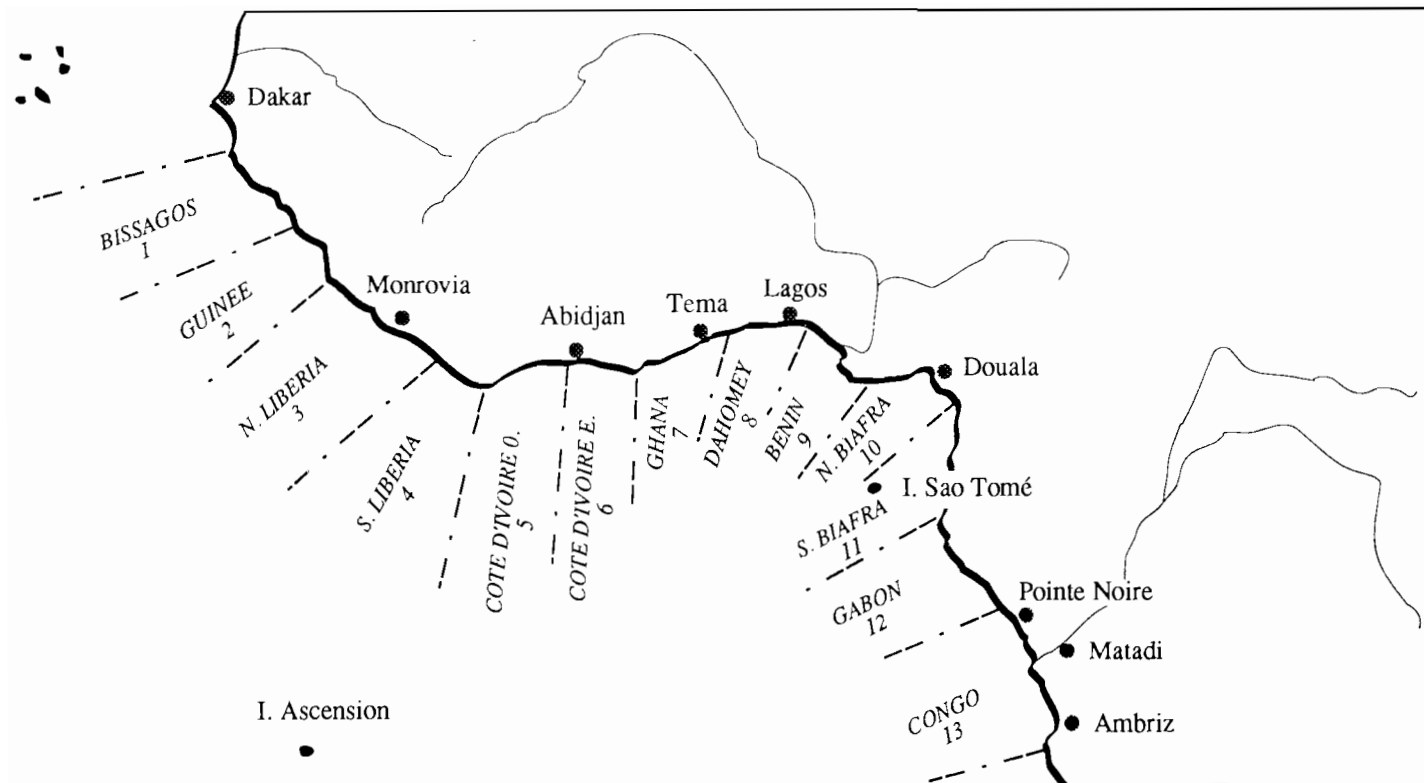


FIGURE 61 : Scénario de la Campagne de chalutage du Golfe de Guinée (G.T.S.), 15 juillet 1963-15 juillet 1964

irremplaçable. En complétant, aux frontières de la distribution ainsi établie, par des campagnes d'exploration ou de pêches expérimentales, on peut en préciser les limites extrêmes.

b) Pour les espèces et les régions non, ou encore peu, exploitées, (il y en a de moins en moins) des campagnes de pêches expérimentales permettront, non seulement de délimiter les aires générales de distribution, mais aussi les aires restreintes dans lesquelles les différentes espèces seraient éventuellement exploitables dans des conditions socio-économiques données. De telles opérations ont été fréquentes pendant les décennies 1950-60 dans les régions en voie de développement et un excellent exemple de ce type de recherches à objectif relativement exhaustif est donné par la **Campagne internationale de chalutage dans le golfe de Guinée** (*Guinean Trawling Survey* ou G.T.S.) organisée en 1963-64 par ce qui devait devenir l'O.U.A. On en trouvera le scénario ci-contre (*figure 61*).

Mais ce même type de campagne permet aussi d'établir, en région exploitée ou même surexploitée, une image quantifiée et datée des peuplements en macrofaune benthodémersale et, en la renouvelant, d'en suivre l'évolution.

On dispose déjà de données biogéographiques monographiques et d'informations autoécologiques sur un grand nombre d'espèces halieutiquement intéressantes alors que les travaux de synthèse en biogéographie et en écologie sont en général basés sur l'analyse des faunes d'Invertébrés peu mobiles et sans intérêt économique direct. Postel a tenté de combler cette lacune et, par la même occasion, de jeter les bases d'une **biogéographie halieutique à référence écologique** de valeur générale.

D'après lui, pour comprendre la distribution des espèces, il faut d'abord prêter attention au compartiment écologique auquel elles appartiennent,

(Légende de la fig. 61)

◀ **Zone d'opération** : Cap Roxo – Embouchure du Congo.

Moyens de travail : deux chalutiers rochelais de même jauge et de même puissance : 35 mètres ; 600 c.v., équipés d'engins identiques.

Deux campagnes de quatre mois, une en saison sèche, l'autre en saison des pluies, comportant chacune 60 radiales distantes l'une de l'autre de 40 milles et réparties entre les deux bateaux avec quatre radiales communes dans la zone centrale pour tester leur efficacité respective. Sur chaque radiale, chalutage à 15-20 m, 30, 40, 50, 75, 100, 200, 400 et 600 mètres.

Traits de chalut standardisés, de 1 heure à profondeur constante à vitesse de rotation de moteurs contrôlée. Sondeurs enregistreurs en route en permanence, toutes les bandes référencées et conservées. Les traits ont lieu de jour sauf sur les radiales proches des rares phares de la côte où, en conséquence, la position peut être connue avec exactitude ; dans ce cas les traits sont répétés de jour et de nuit.

Les captures de chaque trait sont évaluées globalement et par catégories. Le poisson est trié par espèce ou groupe d'espèces précisées préalablement et mis en paniers standardisés qui sont comptés. Evaluation de la biomasse capturable totale et pourcentage des différentes catégories. D'où variation de cette biomasse, globale et relative, d'un point à un autre et d'une saison à l'autre.

Observations hydrologiques concomitantes :

- mesure continue de la température de surface à l'aide d'un thermographe enregistreur ;
- mesure continue de la température sur le fond, à l'aide d'un thermographe enregistreur monté sur le chalut ;
- mesure de la coupe des températures verticales (jusqu'à 300 mètres) à chaque station, à l'aide d'un bathythermographe ;
- prises d'échantillons d'eau de mer à chaque station, en surface et sur le fond pour détermination de la salinité, de la densité et de la teneur en oxygène dissous ;
- immersion du Disque de Secchi.

d'où une première approche qui vise à une classification écologique raisonnée de la faune exploitée dans le milieu marin, dans un cadre très général, cette classification étant ensuite affinée dans différentes directions.

2. Rappel et critique de classifications antérieures

Alors que planctonologues et surtout benthologues ont abouti à un consensus généralement admis sur la classification écologique du matériel qu'ils étudient (*voir les chapitres antérieurs*), les biologistes des pêches se trouvaient en cette matière devant un tableau très flou, du fait qu'ils s'intéressent à des organismes en majorité nectoniques. Plusieurs auteurs ont abordé la question surtout à propos des Poissons, négligeant les autres groupes. La plupart d'entre eux s'en sont tenus à des notions très générales, reconnaissant deux grandes catégories analogues à celles des écologistes fondamentalistes, les **bentho-démersaux** et les **pélagiques**, et à identifier des ensembles particuliers inféodés à des biocénoses définies par ailleurs, comme par exemple les « Poissons de récif ».

Entre autres deux ichtyologues français, Le Danois (travaux de l'Office des pêches, 1943 et 1956), et Bertin (Traité de zoologie de Grassé, 1958) ont proposé une classification plus détaillée en tentant de se libérer partiellement de la systématique classique pour des ensembles « écologiques » avec évidemment le flou inhérent à ce type de tentative.

2.1. Travaux de Le Danois

Le premier, Le Danois, reconnaît :

1) *des Poissons littoraux* qui vivent depuis la zone intertidale jusqu'aux profondeurs de 40-60 mètres, limite inférieure d'abondance des Algues macrophytiques dans lesquelles ils s'abritent. Ce sont les « **Poissons marbrés** ».

2) *des Poissons dulçaquicoles*, ce sont les « **Poissons verdâtres** ».

3) *des Poissons néritiques* qui vivent entre 40-60 mètres et 200 mètres, plutôt sur des fonds durs et n'effectuent que de faibles déplacements (*Poissons sédentaires*). Ils sont souvent recherchés pour la qualité de leur chair. Ce sont les « **Poissons rouges** » comme les Méroues, Dorades, Grondins, Rougets,... C'est en enclave dans cette catégorie (ou dans la 1°) qu'il faut placer les Poissons de récif.

4) *des Poissons démersaux* qui vivent directement et en permanence au contact du fond dans les mêmes horizons que les néritiques mais sur des fonds meubles. Leurs teintes sont souvent « **en harmonie** » avec celle du substrat : Raies, Pleuronectes,... En sous-catégorie, on identifie les *semi-démersaux*. Ce sont les « **Poissons blancs** » comme les Gades et Mérlus, base de la production pour la consommation directe par l'homme.

5) *des Poissons pélagiques* qui vivent en haute mer dans les eaux de surface et effectuent des déplacements plus ou moins importants. Certains, les *saisonniers*, ne dépassent guère les limites du plateau continental ; d'autres, les *migrateurs*, accomplissent de longs voyages. Tous sont des « **Poissons bleus** ». Ils fournissent les plus gros tonnages capturés, mais en général subissent des transformations avant consommation.

6) *des Poissons bathydémersaux* qui vivent entre 200 mètres et les régions abyssales, sur ou près du fond. Ce sont des « **Poissons violacés** » : certaines Raies et Pleuronectes, Baudroies, Congres,... puis plus profondément, Chimères et Macruridés.

7) *des Poissons bathypélagiques* qui vivent dans les eaux profondes, loin du fond. Ce sont des « **Poissons noirs** ».

Deux critiques immédiates apparaissent immédiatement dans ce système : la distinction entre les ensembles 3 et 4 et 1 et 4, qui se recouvrent

topographiquement, n'est pas claire. La limite 200-300 mètres est mal choisie (on y reviendra).

2.2. Travaux de Bertin

Le second, Bertin, distingue des unités écologiques bien précises et restreintes, à côté de grands ensembles.

1) *des Poissons pélagiques* qui vivent perpétuellement au large des côtes ou ne s'en approchent que temporairement pour frayer :

- dans les eaux froides : Hareng, Sprat, Morue, Merlan...
- dans les eaux plus chaudes : Sardine, Sardinelle, Thons, Bonites, Espadons, Carangues...

2) *des Poissons néritiques* qui vivent dans les eaux côtières ne dépassant pas 200 à 300 mètres. Ils se distinguent mal des Poissons littoraux et des Poissons benthiques (*voir plus loin*) : Mérou, Ombrines, Daurades, Rascasses, Merlans, Lieux...

3) *des Poissons des récifs coralliens*, sous-catégorie évidente et qui s'impose dans 2°).

4) *des Poissons benthiques* qui vivent étroitement liés aux fonds sablo-vaseux du plateau continental : Raies, Pleuronectes, Baudroies, Congres...

5) *des Poissons bathypélagiques* qui vivent en eau profonde, libres de tout contact avec le fond : Stomiatisés, Alepocephalidés, Myctophidés...

6) *des Poissons bathybenthiques* ou *bathydémersaux* qui vivent aussi en eaux profondes, mais cette fois au contact du fond, de la rupture de pente de la marge continentale jusqu'aux abysses : Chimères, Brotulidés, Ophiidés, Macrouridés...

7) *des Poissons littoraux* qui vivent au contraire en eaux peu profondes et dont la limite de distribution se situe vers l'isobathe de 40 mètres : Gobiidés, Blenniidés, Labridés...

8) *des Poissons dulçaquicoles*.

9) *des Poissons cavernicoles*.

10) *des Poissons symbiotiques*.

2.3. Remarques

Ces systèmes, originaux sur certains points et porteurs de certaines informations (la couleur chez L.D., certaines adaptations chez B.), ont eu le mérite de proposer une terminologie encore largement utilisée mais présentent bon nombre de lacunes et d'imprécisions. Ils hésitent en particulier à démembler les familles pour lesquelles ils envisagent rarement des appartenances multiples. Par ailleurs, on peut leur adresser trois reproches en plus de leur linéarité trop rigide et du fait que seuls les stades adultes sont pris en compte :

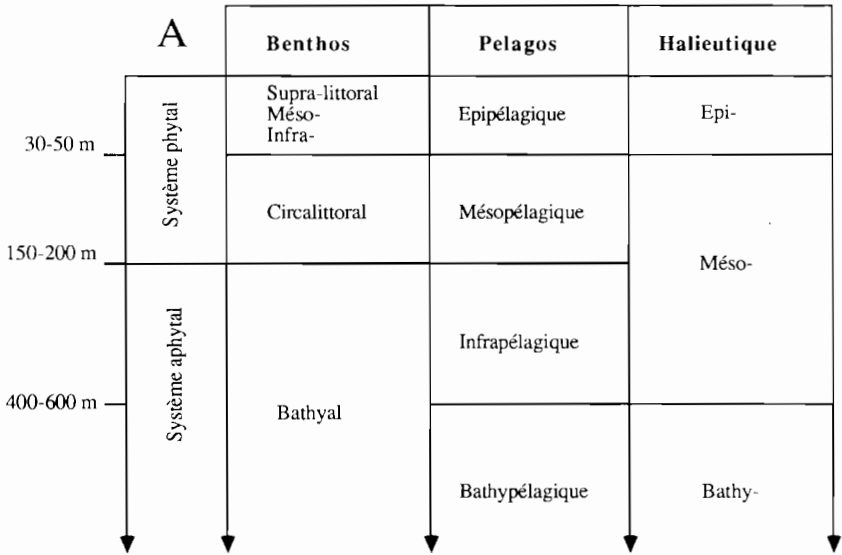
a) se vouloir fondamentalistes, mais ne pas tenir compte des travaux faits sur les Invertébrés ni, par conséquent, des classifications écologiques générales proposées pour le milieu marin ;

b) confondre sans hiérarchie les notions d'étagement et de liaison avec le fond et de faire intervenir la nature du substrat un peu accessoirement ;

c) faire de la profondeur 200 ou 300 mètres une coupure majeure ce qui tronque trop brutalement les ensembles des niveaux supérieurs. On trouve en-dessous de cette limite, et en abondance, des démersaux typiques du plateau continental :

* en eaux tempérées et froides, certains Gadiformes, Lieu noir et Merlu, n'ont pas à être disjoints de la Morue ni du Lieu jaune, or, aussi présents sur le plateau, ils descendent en fortes densités jusqu'à 500 et 600 mètres ;

* en eaux chaudes, des Sparidés, des Triglidés et des Scorpaenidés descendent de la côte jusqu'à 400 mètres avec de fortes densités vers 200 ou 250 mètres, c'est-à-dire juste sur la frontière proposée ;



B

		Relations avec le fond		
		Benthiques	Démersaux	Pélagiques
Profondeur	Epi	Epi-B	Epi-D	Epi-P
	Mésopelagique	Mésopelagique-B	Mésopelagique-D	Mésopelagique-P
	Bathyal	Bathyal-B	Bathyal-D	Bathyal-P

FIGURE 62 : *Etagements et catégories halieutiques*

A : Corrélation entre les trois systèmes d'étagement de peuplements marins. — B : Les neuf catégories proposées par Postel par croisement type/étage ; les tiretés indiquent la limite inférieure (actuelle) de l'exploitation.

* les formes classiques de profondeur n'apparaissent guère avant 400 ou 500 mètres et ne deviennent relativement abondants qu'au-delà de 600 mètres. La rupture de pente de la marge continentale, limite classique en écologie marine et introduite comme coupure fondamentale par L.D. et B., ne semble pas devoir être retenue dans une analyse écologique de la répartition de la macrofaune surtout si on recherche un cadre pratique susceptible d'applications au niveau de l'exploitation.

2.4. Rappel

Dans un autre esprit, on rappellera la classification « comportementaliste » du Necton basée sur la morphologie comparée et évoquée ci-dessus (Aleyev, 1977), ch. VII.

3. Classification proposée

Face à cette situation, Postel a tenté d'échafauder une construction raisonnée, essentiellement statique dans un premier temps, et qui devra :

1) s'inscrire dans le cadre général déjà dressé pour le benthos et le plancton, cadre que nous trouvons d'une part chez Pérès (1968 et 1976), d'autre part chez Pérès et Devèze (1963) et que nous avons longuement commenté dans les Chapitres précédents ; (figure 62).

2) rendre compte de certaines modalités du facteur « exploitation par l'homme », celui-ci étant utilisateur des informations recueillies.

Deux raisons conduisent à réduire le nombre des niveaux (zones ou étages) généralement retenus par les auteurs qui travaillent à partir de la flore et de la faune des Invertébrés fixés ou peu mobiles :

– Faiblesse de la densité des peuplements, en particulier ceux qui intéressent l'exploitation, dans les grands fonds. Hormis la partie supérieure de l'étage bathyal, tout le reste du système aphytal est sans aucun intérêt (actuellement) pour l'industrie des pêches ;

– Mobilité du Necton, constituant essentiel de la faune exploitée, si on écarte les Mollusques Lamellibranches, par rapport au benthos et au plancton. Cette mobilité active atténuée considérablement la valeur des limites retenues à l'intérieur du système phytal et surtout, on l'a déjà signalé, de la coupure, fondamentale par ailleurs, entre système phytal et aphytal, car la plupart des espèces concernées sont carnassières ou planctonophages filtreuses et ont peu de relations directes avec la production végétale.

Enfin, en partie élaborée pour servir aux pêcheurs et aux halieutes, une classification écologique de la faune exploitée (non limitée aux Poissons) tentera de rendre compte de l'accessibilité des espèces aux différents types d'engins de capture. Evidemment absent des préoccupations des fondamentalistes, cet objectif amène à proposer des critères nouveaux.

En s'en tenant d'abord à une image statique, on définira de grandes divisions : **types, étages et catégories**, pour lesquelles les facteurs à prendre en considération sont, d'une part l'étroitesse plus ou moins nette des relations avec le fond qui définit le **type** (approche partiellement

comportementale), d'autre part, et sans corrélation avec le premier facteur, la profondeur qui définit l'étage.

3.1. Relations avec le fond (les types)

On distingue schématiquement des éléments faunistiques (pour la macroflore, actuellement la seule exploitée, la question ne se pose évidemment pas) : (figure 63)

a) **benthiques**, en liaison étroite (liaison physique) avec le fond. Les individus à comportement benthique vivent au contact direct du fond ou sont même endogés. Ce peuplement benthique forme une « pellicule ».

b) **démersaux**, en liaison plus lâche (limitée souvent à des rapports trophiques), avec le fond. Les individus démersaux s'alimentent largement sur le benthos ; ne vivant pas au contact du fond, ils ne s'en écartent pourtant pas beaucoup et forment une « couche » de quelques mètres d'épaisseur.

c) **pélagiques**, vivant en pleine eau, sans aucune liaison avec le fond ; ils constituent un (ou des) « volumes ».

3.2. Relations avec la profondeur (les étages)

On notera que si la profondeur joue en définitive un rôle primordial, c'est par l'intermédiaire d'une série de facteurs qui lui sont liés : la pression (facteur peu sélectif), la température et l'éclairement (facteurs essentiels), les ressources trophiques, l'agitation de l'eau, la mobilité du substrat et en général tous les facteurs pour lesquels on peut mettre en évidence un gradient vertical.

3.2.1. L'étage épi-

C'est l'étage supérieur. Il s'étend vers le bas jusqu'à une première discontinuité du milieu liée à la température, la **thermocline**, d'autant mieux caractérisée qu'on se trouve dans des régions plus chaudes. On appelle **thermocline** une couche d'eau plus ou moins mince, et horizontalement continue, à l'intérieur de laquelle la température varie rapidement. Autrement dit le gradient vertical de température y est élevé. L'épaisseur de la couche d'eau qui la surmonte peut varier entre une vingtaine et un peu plus d'une centaine de mètres ; la thermocline elle-même n'a que quelques mètres d'épaisseur (30 à 40 au plus, mais le plus souvent beaucoup moins), et la chute de température peut y atteindre 5 à 6 degrés. Une telle structure thermique stable et constante, constitue pour une partie de la faune mobile une barrière importante (sténothermie générale des organismes marins).

Une deuxième discontinuité physique, indépendante de la première, est liée à l'éclairement dont la diminution sous un certain seuil limite la **zone ou couche euphotique**. Cette limite se situe dans nos régions vers 20-30 mètres et en régions tropicales vers 60-80 mètres (et parfois au-delà) où elle peut coïncider avec la thermocline. Au-dessus de cette limite la faune est dans l'ensemble polychrome, alors que au-dessous elle tend

vers des teintes plus uniformes avec deux dominantes vers le gris-bleu et le rouge.

On peut situer dans les niveaux où évoluent ces deux discontinuités, donc à des profondeurs diverses selon les régions et mobiles en fonction des saisons, la limite inférieure du domaine superficiel qui constitue l'**étage épi-**. Il correspond sensiblement à la zone épipélagique de **P.** et **D.** (couche euphotique) tout en ne répondant pas à des critères aussi stricts ; dans nos régions il a une épaisseur de 40 à 50 mètres pour atteindre 60, 80 et même 100 mètres en régions intertropicales. Son intersection avec la pente continentale couvre sensiblement l'étage infra-littoral des benthologues. Lorsque la thermocline est très nette, c'est elle qui constitue le plancher de la couche épi-. En dehors de sa valeur écologique, l'étage épi- est celui dans lequel la pêche est la plus diversifiée et aussi celui dans lequel l'observation peut se développer sans trop de difficultés en scaphandre autonome.

3.2.2. *L'étage méso-*

Il correspond sensiblement aux zones méso- et infrapélagique de **P.** et **D.** Il part évidemment de la base de la couche épi- mais sa limite inférieure est beaucoup plus difficile à saisir. La rupture de pente de la marge continentale n'a pas de signification faunistique halieutique, en particulier dans le domaine pélagique ; la suppression totale de la vie végétale non plus, la plupart des espèces halieutiquement intéressantes étant carnassières parfois de niveau élevé. Mais en ce qui concerne les espèces benthiques et démersales, on assiste vers 300-500 mètres en régions tropicales et tempérées chaudes, vers 600-800 mètres en régions tempérées et froides, à un renouvellement assez net des espèces accompagné d'un appauvrissement global, tant qualitatif que quantitatif. Ce sont d'ailleurs ces raisons d'ordre biologique et non des difficultés techniques qui font que le chalutage commercial s'est longtemps arrêté à ces profondeurs. Ces raisons amènent à fixer vers ces niveaux la limite inférieure de l'**étage méso-** qui couvre l'étage circa-littoral et la partie supérieure de l'étage bathyal des benthologues et les zones méso- et infrapélagique des planctonologistes pour qui la distinction phytal-aphytal est fondamentale.

Déjà floue pour les benthiques et les démersaux, la limite inférieure de l'étage méso- devient absolument indéterminée pour les pélagiques, essentiellement du fait de l'insuffisance des connaissances. Il existe bien un autre ensemble faunistique très différent situé plus profondément, mais les limites en sont pour l'instant insaisissables, la pêche professionnelle, principale source d'information, ne faisant actuellement qu'égrotagner le méso-pélagique.

3.2.3. *L'étage bathy-*

Il correspond à la zone bathypélagique de **P.** et **D.** Son intersection avec la pente continentale couvre la partie inférieure de l'étage bathyal. Il est inutile, dans notre cas d'en rechercher la limite inférieure (2 000 à 3 000 mètres ?) puisque, on l'a vu, la faiblesse des biomasses fait que la pêche ne descend jamais aussi bas.

3.3. Combinaison type/étage (les *catégories*)

En croisant les deux systèmes précédents, on obtient un tableau (*figure 62 B*) de 9 **catégories fondamentales** de valeur tout à fait générale. La pêche s'exerce (ou plus exactement dispose de moyens techniques pour s'exercer) dans la cadre circonscrit en tiretés, c'est-à-dire :

- pleinement sur les épibenthiques, les épidémersaux, les épipélagiques, les mésobenthiques et les mésodémersaux ;
- partiellement sur les bathybenthiques, les bathydémersaux et les méso-pélagiques (les chalutiers pélagiques travaillent jusqu'à 400 mètres) ;
- pas du tout sur les bathypélagiques, du moins actuellement.

Réparties *in situ*, les catégories définies ci-dessus se situent suivant la figure 63.

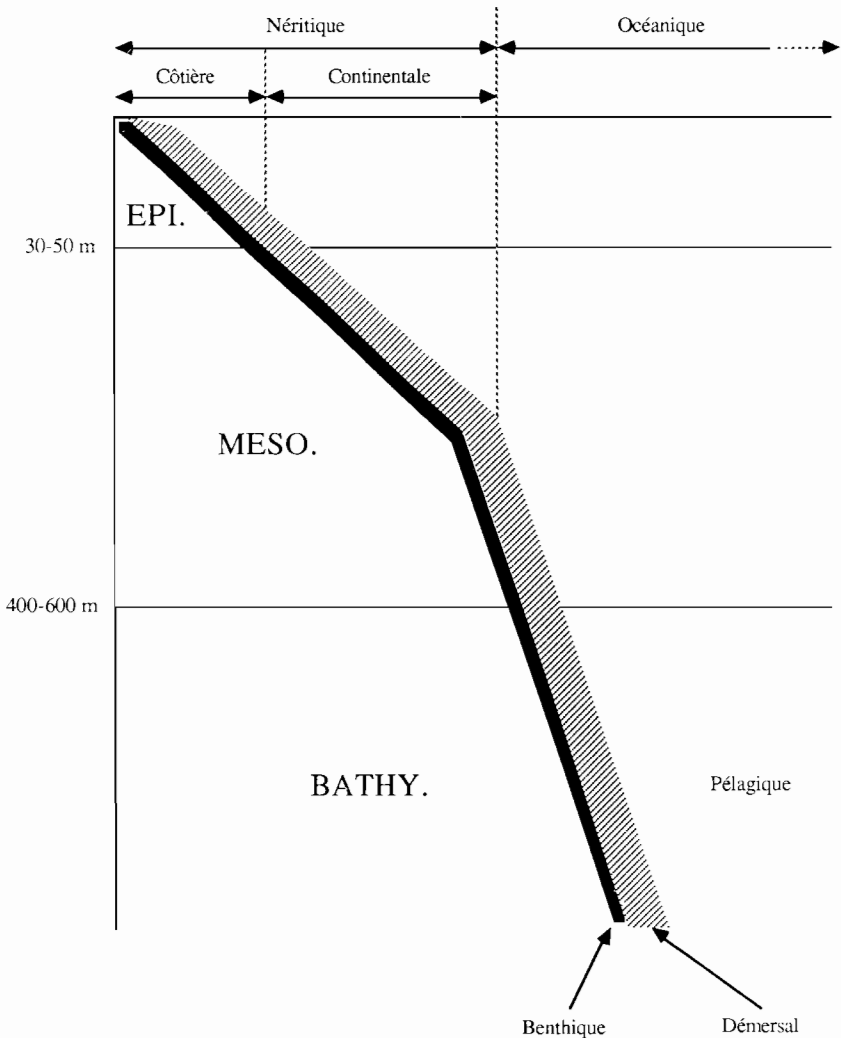


FIGURE 63 : Positionnement des catégories écologiques de POSTEL

3.4. Les divisions secondaires

Nous avons constaté, ou plutôt nous avons posé en définition pour établir les **types**, que les relations avec le fond deviennent de plus en plus lâches quand on passe des benthiques aux pélagiques. Il en va de même pour les interférences avec la nature du substrat.

3.4.1. Formes benthiques

Matériellement étroitement liées au fond, les **formes benthiques** seront étroitement dépendantes de la *nature du substrat*. On trouvera au même niveau et dans la même région : * des Congres sur fonds rocheux, * des Poissons plats sur fonds meubles, * des Praires dans le maërl et les sables grossiers, * des Myes dans des sables très vaseux. On pourrait à ce titre multiplier les sous-types, mais il semble plus pratique de ne retenir qu'un premier découpage relativement simple en :

- 1) peuplement de fonds rocheux : **pétrophile** ;
- 2) peuplement de fonds durs : **glaréophile** ;
- 3) peuplement de fonds meubles à dominante sableuse : **arénophile** ;
- 4) peuplement de fonds meubles à dominante vaseuse : **limophile**.

En fonction des engins de capture, c'est la relation avec la nature du substrat qui partagera la faune plus que l'étagement ou que la liaison avec le fond. Les peuplements de fonds meubles et, avec certaines restrictions, ceux des fonds durs, relèvent des méthodes actives (arts traïnants) ; ceux des fonds rocheux, de méthodes passives (lignes et casiers). Il est évident toutefois que les méthodes passives peuvent être employées sur tous les fonds, mais la cohabitation avec les arts traïnants n'est pas toujours facile. Réciproquement, les inventaires des prises des engins travaillant respectivement sur fonds meubles et sur fonds durs seront qualitativement différents, d'où des problèmes d'homogénéisation des échantillonnages pour l'évaluation des biomasses totales dans des régions à fonds diversifiés.

3.4.2. Formes démersales

Relativement libres à l'égard du fond, les **formes démersales** seront également relativement indépendantes de la nature du fond qui intervient toutefois en relation avec le trophisme. On trouvera les mêmes espèces sur fonds meubles ou durs avec pourtant des différences de densités et dans la composition démographique, des différences liées aux régimes alimentaires ou au comportement génétique. La Morue figurera dans les apports du palangrier travaillant sur la roche (engin passif) comme dans ceux du chalutier draguant les fosses voisines (engin actif), mais les compositions des captures en taille seront probablement différentes. Dans le cas des démersaux, les sous-catégories utilisées seront donc les quatre mêmes que pour les benthiques, mais leur application sera nettement moins stricte.

3.4.3. Formes pélagiques

Totalement libres et indépendants à l'égard du fond, les **pélagiques** seront totalement indépendants de la nature du substrat. Les caractères qui permettront d'introduire des sous-catégories seront la tendance plus ou moins accusée à la grégarité (facteur de comportement) ou la distance par rapport à la côte (biogéographie) donc la profondeur d'eau sous-jacente.

1) Afin de qualifier la tendance plus ou moins accusée à la grégarité et ses modalités, M.L. et R. Bauchot (1967) reconnaissent :

- des individus **isolés**,
- des **agrégats**, groupes ou rassemblements lâches dont les membres conservent toute leur autonomie de mouvements,
- des **bancs**, groupes importants au sein desquels il y a diminution de l'individualité et coordination des déplacements (*voir chapitre VII, 3*),
- des **masses**, groupements qui atteignent une densité telle que les individus sont au contact physique les uns des autres. Dues à des disfonctionnements biologiques, ce sont des formations accidentelles, globalement immobiles et qui n'intéressent pas la pêche.

Il faut noter que, si la tendance à la grégarité atteint son plein épanouissement (constitution de bancs stables) chez les pélagiques, elle ne leur est pas exclusivement réservée. On la trouve souvent bien développée chez les démersaux et à un moindre degré chez les benthiques. Les individus isolés et les petits agrégats sont exploités par des méthodes de pêche passives (lignes, filets calés, casiers) et au chalut de fond, alors que les bancs relèvent de méthodes à haut rendement (filets dérivants, sennes tournantes et chaluts pélagiques).

2) La distance à la côte, autrement dit le caractère **hauturier** plus ou moins accusé des pélagiques est un caractère écologique important, et qui a aussi des conséquences sur l'organisation de leur exploitation (puissance, rayon d'action et dimensions des bateaux). On distinguera, en conformité de vue avec les planctonologistes (*voir fig. 63*).

– de part et d'autre d'un premier plan vertical au niveau de la rupture de pente de la marge continentale (**A**) :

* vers le large, une **province océanique**,

* vers la terre une **province néritique** et à l'intérieur de celle-ci :

– en élevant un deuxième plan vertical (**B**) au niveau de la base de l'étage infra-littoral :

* vers le large une **sous-province continentale**,

* vers la terre une **sous-province côtière**.

Le Germon est un pélagique océanique, la Sardine un pélagique néritique, le Sprat un pélagique côtier.

REMARQUE GENERALE à propos de tout ce qui précède : il n'y a aucune raison pour que des espèces systématiquement voisines entrent dans les mêmes compartiments écologiques ; une même espèce pouvant en changer suivant le stade physiologique ou de développement. D'autre part si les appartenances sont assez bien définies dans la province océanique et la sous-province continentale, dans le domaine côtier, on peut observer des cas particuliers et des situations floues.

4. Approche biogéographique

Profondeur et relations avec le fond ne suffisent pas à cerner complètement les modalités de la répartition des espèces ; pour les préciser, on va aborder le problème dans ses dimensions horizontales (répartition géographique), notion déjà présente lors de la distinction des « provinces » en fonction de la distance à la ligne de rivage. Il s'agit de **l'approche biogéographique** du problème général de la distribution des espèces.

Ici, et quel que soit l'étage (épi-, méso- ou bathy-) auquel on s'intéresse, le principal facteur de sélection à large échelle semble être la température. Les autres facteurs abiotiques (salinité, transparence) ne jouent en effet que sur des espaces restreints, des variations significatives n'intervenant qu'à proximité des côtes et d'effaçant dès que l'on s'en écarte quelque peu. Ce facteur température va être d'autant plus efficace et sélectif que son gradient sera plus important et l'amplitude de ses variations plus élevée. C'est donc dans l'étage épi- que son action sera maximale et c'est à ce niveau que les régions biogéographiques seront les plus nettes.

4.1. Rôle des isothermes moyens

En biogéographie classique, c'est une température moyenne annuelle locale choisie après un examen approfondi que les auteurs proposent en général comme frontière plus ou moins nette. On adopte dans la grande majorité des cas les isothermes moyens 5-8° et 20-23° comme caractérisant respectivement le passage des eaux froides aux eaux tempérées et aux eaux chaudes avec, bien entendu, des secteurs intermédiaires et des nuances locales. Pour chaque espèce les seuils mini. et maxi. sont précisés. On arrive ainsi à distinguer des **faunes** dites **froides** ou **polaires**, **tempérées** et **chaudes**.

Ecologiquement, on s'est aperçu qu'un aspect important du facteur température était l'amplitude des variations thermiques. Elles sont faibles dans les mers polaires et tropicales (4 à 5°) fortes dans les mers tempérées (8° en Manche, 13° en Méditerranée occidentale).

Certaines régions côtières s'intègrent mal dans ce découpage ; devant la Nouvelle-Ecosse, par exemple, on a moins de 0° en février (mer polaire !) et 16° en août (mer tempérée).

Compte tenu des nuances locales à apporter en fonction de ces remarques, on reconnaît classiquement un certain nombre de grands ensembles biogéographiques généraux dans lesquels on situe les espèces d'intérêt halieutique sans problèmes majeurs. Ce sont du nord au sud (*figure 3*) :

1. Ensemble arctique (polaire et subpolaire)
2. Ensemble boréal (tempéré froid du nord)
 - * Région boréo-atlantique
 - * Région boréo-pacifique
3. Ensemble tempéré chaud du nord
 - * Région centrale de l'Atlantique-Nord
 - * Région centrale du Pacifique-Nord

4. Ensemble tropical
 - * Région Indo-Ouest Pacifique
 - * Région Est Pacifique
 - * Région tropico-atlantique américaine
 - * Région tropico-atlantique africaine

Sur le plan faunistique, ces 4 régions bien individualisées ont toutefois un fond commun issu de l'ancienne **Téthys** disloquée à la fin tertiaire.
5. Ensemble tempéré chaud du sud
 - * Région sud et sud-ouest africaine
 - * Région australienne
 - * Région péruvienne et nord-chilienne
6. Ensemble antboréal (tempéré froid du sud)
 - * Région sud-américaine
 - * Région australo-insulaire
7. Région antarctique

Les régions sont elles-mêmes subdivisées en « provinces » mais sur des considérations de faunistique locale côtière qui sortent du cadre du présent schéma.

4.2. Fronts thermiques

Cette conception, basée sur le choix d'une moyenne annuelle, dont il faut probablement chercher l'origine dans les études faunistiques portant sur les Invertébrés fixés ou peu mobiles, se trouve assez souvent justifiée. Néanmoins elle fait appel à une notion imprécise, une même moyenne pouvant être obtenue à partir de variations d'amplitudes très différentes. Il est alors possible qu'une même valeur de cette moyenne ait des implications biologiques différentes. On peut penser aussi qu'un gradient thermique pourra agir comme un seuil et jouera le rôle de barrière biologique, si bien que, à côté de la notion d'isotherme moyen annuel, fixe, il conviendra de prendre en compte l'existence de **fronts thermiques**. On appelle **front thermique**, une structure, étroite, superficielle, plus ou moins linéaire, au sein de laquelle les isothermes sont particulièrement resserrés; de part et d'autre du front on trouve donc des zones thermiquement différentes. Un front thermique est l'équivalent d'une thermocline dont il peut être la trace de l'affleurement.

De tels fronts peuvent être permanents ou temporaires et on devra en étudier les déplacements saisonniers, de façon à pouvoir situer leurs positions extrêmes qui, dans bien des cas, jouent le principal rôle dans la répartition des espèces.

Un très bon exemple d'une telle structure se rencontre sur la côte occidentale d'Afrique. Ce front, grossièrement perpendiculaire à la côte, est constitué par le resserrement des isothermes de surface de 20 à 24° sur une courte distance. Il peut occuper au cours de l'année deux positions extrêmes stables (*figure 64*).

- * de janvier à avril, dans la région Guinée-Bissau, entre 10° et 12° Nord,
- * de juillet à novembre, au nord de la Mauritanie, vers 20° Nord.

Entre-temps, au cours des périodes de transition, il remonte ou redescend rapidement en latitude, en général sans se disloquer. Il passe

ainsi au large de la presqu'île du Cap-Vert vers le 20 mai. Sa vitesse de translation peut atteindre 50 km par jour.

Il est évident que l'influence écologique d'un tel front dépend de la nature de la faune étudiée.

* Pour une faune fixée ou peu mobile (Mollusques testacés, Echinodermes, Poissons sédentaires...), le maximum d'extension des eaux froides vers le Sud (position sud du front), marque la limite nord de la fraction à préférence chaude (faune « chaude ») ; le maximum d'extension des eaux chaudes vers le nord (position nord du front), la limite sud de la fraction à préférence froide (faune « froide »).

* Par contre, pour une faune mobile (le Necton), le maximum d'extension des eaux chaudes vers le nord marque la limite nord, saisonnière, de sa fraction méridionale, alors que le maximum d'extension des eaux froides vers le sud, la limite sud, saisonnière, de sa fraction septentrionale.

En conséquence, et très schématiquement :

a) les fractions typiquement « froides » ou « chaudes » de la flore et de la faune fixée ou sédentaire (espèces sténothermes), ne sont jamais en contact. Elles restent séparées par un large secteur de transition, entre

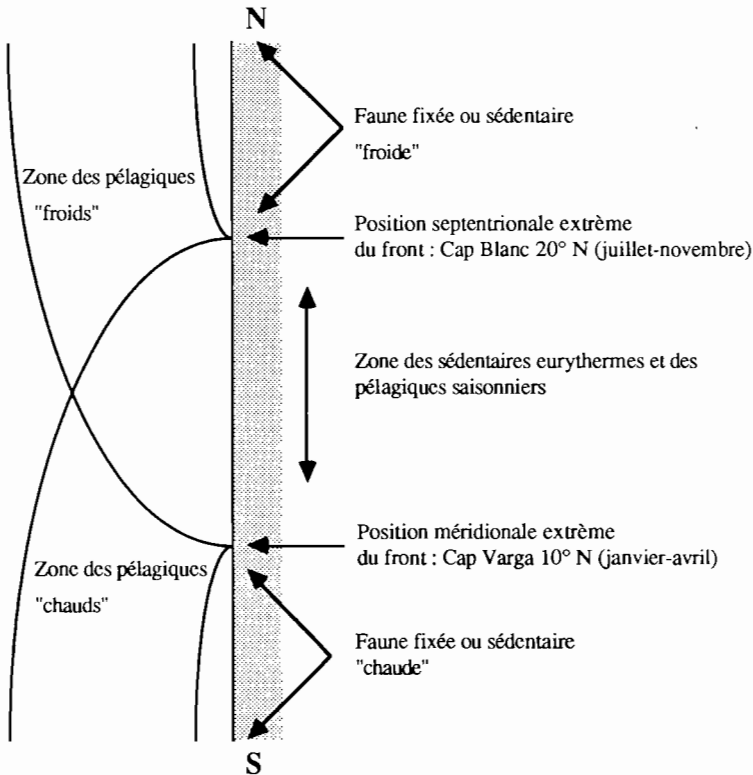


FIGURE 64 : *Modèle de l'influence d'un front thermique mobile sur la répartition des faunes*

Exemple de la côte occidentale d'Afrique.

les deux positions extrêmes de front, où ne vivent que des espèces eurythermes. On ne trouve donc jamais de sédentaires « chauds » et « froids » cohabitant dans le même secteur.

b) les avant-gardes de la fraction « chaude » de la faune mobile peuvent entrer en contact, lorsque le front occupe sa position nord, avec les plus tolérants de la fraction « froide » de la faune sédentaire.

c) réciproquement, les avant-gardes de la fraction « froide » de la faune mobile, peuvent entrer en contact, lorsque le front occupe sa position sud, avec les moins exigeants de la fraction « chaude » de la faune sédentaire.

d) les fractions « chaudes » et « froides » de la faune mobile, en particulier les épipelagiques, occuperont alternativement ce même secteur de transition interdit aux espèces sédentaires sténothermes.

En pratique, on va donc trouver, au nord du cap Blanc, une région faunistique relativement « froide » (il y a plus « froid » dans l'Atlantique Nord) ; au sud du cap Varga une région faunistique « chaude » ; entre les deux une région de transition dont les caractéristiques faunistiques sont floues pour les espèces sédentaires et dépendent de la saison pour le necton mobile.

Dans ce cas précis (on en retrouverait d'identiques dans d'autres régions) c'est le front et sa dynamique qui commande la biogéographie de détail. Or un front thermique est une structure mobile, plus ou moins labile et variable en intensité et en position d'une année à l'autre et les isothermes moyens ne le mettent pas en évidence.

5. Point de vue dynamique

5.1. Erratiques et migrants

Il faut noter qu'un grand nombre d'espèces exploitées effectuent, au cours de leur période juvénile des déplacements d'assez grande amplitude. Il n'y a que très peu d'espèces dont les représentants soient topographiquement sédentaires de la naissance à la mort. Même des Invertébrés benthiques fixés ou peu mobiles possèdent souvent des larves pélagiques. En pratique, on situera toujours, dans un premier temps, ces espèces dans la catégorie écologique correspondant à la forme exploitée, généralement la phase adulte. D'autre part, on trouve des itinérants adultes non seulement chez les pélagiques où c'est le cas général, mais chez les autres types écologiques.

Des *déplacements erratiques* parfois à longue distance sont incontestables. On ne peut néanmoins pas parler ici de migration, mais plutôt d'errance aléatoire entraînant un brassage des individus (mouvements « browniens » à l'intérieur d'une aire plus ou moins étendue), ce qui assure d'ailleurs un certain brassage génétique.

Le terme de *migrants* sera réservé à des animaux qui effectuent des déplacements orientés, répétés ou non, mais liés à des cycles journaliers, saisonniers ou vitaux, donc prévisibles et répétitifs à l'échelle de l'espèce. Des migrants se rencontrent aussi chez tous les types écologiques. Ce comportement a été évoqué au *chapitre VII. 5* ; on reprendra ici ses implications « catégorielles ».

5.2. Classement des migrateurs (Vocabulaire et terminologie)

Plusieurs classements ont été proposés, entre autres ceux de Tortonèse (1949) et de Fage et Fontaine (1958) qui sont résumés dans le tableau IV. Leur principe suppose la prise en compte de l'hydrosphère dans son ensemble et son découpage en deux grands ensembles : les eaux intérieures et le domaine marin.

TABLEAU IV
Classes de migrateurs

Holobiotiques -----	Thalassobies -----	Harengs
		Thons
	Potamobies -----	Truites
Amphibiotiques -----	Gamodromes-----	Thalassotoques-----
		Anguilles
	Potamotoques-----	Saumons
		Aloses
	Agamodromes-----	Mulets

Les **Amphibiotiques** changent de milieu ; les **Holobiotiques** n'en changent pas mais s'y déplacent largement, et parmi ces derniers, les **Thalassobies** vivent continuellement en mer, les **Potamobies** continuellement en eau douce. Chez les **Gamodromes**, les migrations sont liées à la reproduction, chez les **Agamodromes** elles en sont indépendantes. Les **Thalassotoques** passent la plus grande partie de leur vie en eau douce et vont se reproduire en mer. Les **Potamotoques** passent la plus grande partie de leur vie en mer et vont pondre en eau douce.

On parlera de mouvement **catadrome** pour tout déplacement migratoire de l'amont vers l'aval, qu'il se poursuive ou non jusqu'à la mer (mouvement de descente). Symétriquement on parlera de mouvement **anadrome** pour tout déplacement migratoire vers l'amont, qu'il parte ou non de la mer (mouvement de montée). On pourrait étendre ces notions aux mouvements migratoires holobiotiques thalassobies qui se déroulent sur, ou à proximité du fond, perpendiculairement aux isobathes.

Deux groupes sont particulièrement intéressants en halieutique : les **Gamodromes** et les **Thalassobies**.

5.3. Les Gamodromes

Ils appartiennent pendant la plus grande partie de leur vie d'adulte à une catégorie bien définie. Ils relèvent à ce titre, et pendant cette phase, des méthodes de pêche employées pour cette catégorie. Ainsi le Saumon en phase marine est un épi- à méso-démersal erratique et il sera alors capturé à la palangre flottante, à la traîne, au filet dérivant, occasionnellement au chalut. Deux cas peuvent être différenciés chez les Gamodromes :

* leur passage d'un milieu à l'autre a lieu chaque année ; il s'agit d'un **cycle annuel « A »** (Alose, Esturgeon) ;

* leur passage d'un milieu à l'autre n'a lieu qu'une seule fois dans leur vie ; il s'agit d'un **cycle vital « V »** (Anguille, Crevettes *Peneides* tropicales).

Chaque individu, une fois chaque année ou une seule fois dans sa vie, et sur un point particulier de sa migration (changement de milieu en général) sera donc soumis à des modes de pêche spécifiques, relevant en général de l'affût ou du piégeage, et souvent très efficaces.

5.4. Les Thalassobies

Ils englobent des sous-ensembles qui diffèrent entre eux selon que leur migration les amène ou non à changer de type écologique : **Holo-** ou **Amphitypiques**. (figure 65).

Chez les **Holotypiques**, les mouvements se font dans le cadre d'un même type écologique, avec ou sans changement d'étage : cas 1, 2 et 3 de la figure.

Le premier cas (1), celui des pélagiques, présente lui-même deux variantes selon que la migration comporte ou non une composante horizontale. Sans composante horizontale, il s'agit en général, de **migrations nyctémérales** habituellement confinées à la province océanique (Euphausiacés). Avec composante horizontale, il s'agira plutôt de **migrations saisonnières** qui s'inscrivent dans un large espace géographique avec parfois passage d'une province à l'autre (Thonidés).

Les deuxième et troisième cas (2 et 3) présentent les mêmes variantes. Sans composante horizontale, il s'agit de mouvements le long de la pente continentale parfois liés à la croissance (Langouste rose chez les benthiques, Merlu chez les démersaux). Avec composante horizontale, il s'agit de migrations habituellement effectuées entre les aires de ponte et les aires trophiques (Morue).

Chez la plupart, la migration n'entraîne pas de changement dans les modes de capture. On pêche simplement plus ou moins profondément et dans des régions différentes.

Chez les **Amphitypiques**, les déplacements entraînent un changement de type écologique (cas 4). C'est un comportement relativement courant : le Maquereau, par exemple, méso-démersal en hiver, est épipélagique en été dans l'Atlantique Nord. Ce changement de comportement entraîne

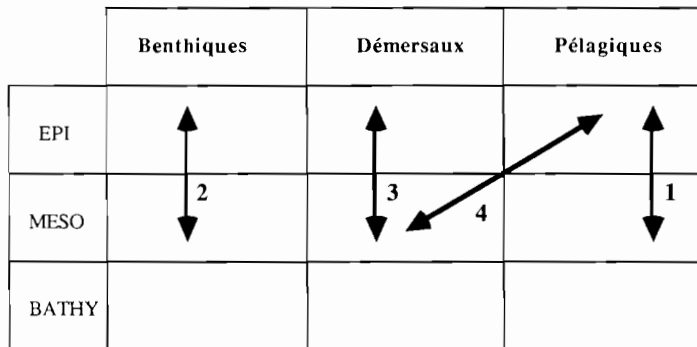


FIGURE 65 : Les différentes modalités de migrations thalassobies (commentaires dans le texte)

un changement dans les méthodes de capture : chalut semi-pélagique pour la phase méso-démersale, traîne, senne tournante, chalut pélagique pour la phase épi-pélagique.

5.5. Les Agamodromes

Ils restent toujours au voisinage de la côte et ne se livrent qu'à de petits déplacements irrégulièrement répartis et souvent conditionnés par l'hydrologie de détail locale. Réduits aux Mugilidés, Athérinidés et quelques Serranidés en régions tempérées, ce groupe est plus étoffé en régions intertropicales où il joue un rôle considérable dans l'alimentation locale.

6. Quelques cas particuliers

Les problèmes de classifications quelles qu'elles soient, et en particulier en écologie, on l'a déjà vu, se heurtent toujours dans leur application, à des cas particuliers dont la solution est souvent subjective. On citera ici 3 de ces cas :

6.1. Poissons côtiers

Les formes de la sous-province côtière ont été longuement étudiées par Bertin (1958) qui a mis en relief leur diversité écologique. Certaines espèces sont écologiquement parfaitement typées et cela peut amener à établir de nombreuses distinctions en raison de la multiplicité des biotopes, sous-catégories précises mais ne groupant que peu d'espèces et parfois de valeur locale. D'autres espèces, très eury- sont au contraire indifférentes à tel ou tel facteur de l'environnement et, par conséquent, présentes un peu partout ; elles seront simplement mentionnées « côtières ».

A cette diversité écologique répond d'ailleurs la diversité des moyens de capture qui révèlent souvent un extraordinaire esprit d'observation et d'invention. La sous-province côtière est par excellence le domaine de l'**ethnographie halieutique**.

6.2. Endogés — Fousseurs

Au niveau de l'interface inférieure (océan/substrat), on trouve des **endogés** qui seraient des « **hyper-benthiques** ».

Les **endogés permanents**, par exemple de nombreux bivalves, ne posent aucun problème. On les récolte toujours de la même façon, avec de lourdes dragues qui labourent le sol.

Il n'en est pas de même pour les quelques **endogés cycliques** ou occasionnels. Comme certains migrateurs du cas (1), ils suivent la plupart

du temps un rythme nyctéméral : enfouissement diurne et dispersion nocturne (Soléidés et nombreuses crevettes). Si l'engin de capture ne change pas, le moment de la pêche impose certaines modifications comme l'alourdissement du chalut dans la journée. A la limite, la pêche n'aura lieu que de jour ou de nuit. Parmi les Poissons, l'Equille ou Lançon (*Ammodytes sp.*) et un exemple d'endogé occasionnel. Epipélagique, capturé industriellement à la senne tournante (mer du Nord), il s'ensable dans les très petits fonds jusque dans la zone intertidale, sous l'influence de facteurs mal élucidés et peut alors être capturé à marée basse très artisanalement à pied, à l'aide de bèches, rateaux, etc.

Pour tous les endogés, on ajoutera donc au qualificatif qui indique leur catégorie, des précisions sur leur comportement.

6.3. Sauteurs et Poissons-volants

Ils se situent au niveau de l'interface supérieure (océan/atmosphère). Les espèces **sauteuses** sortent de l'eau sur de très courtes distances par réflexe de fuite (Mulets) ou par comportement ludique (Cétacés). Ce sont toutes des espèces côtières ou pélagiques. Les Poissons-volants, épipélagiques océaniques, sont capables de se maintenir hors de l'eau sur des distances de l'ordre de la centaine de mètres.

Là aussi des méthodes spéciales de capture ont été adaptées à leur comportement (sautades, filets antillais).

7. Synthèse

L'expression synthétique des caractères écologiques évoqués jusqu'ici a pour but de rassembler sous forme condensée le maximum d'informations utiles au biologiste et à l'exploitant. On s'efforcera de les énumérer dans un ordre logique en fonction de leur intérêt respectif, ce qui pose la question de la hiérarchie des caractères. Celle-ci ne sera pas rigide, mais devra s'adapter à chaque cas. On citera ici quelques exemples qui ne prétendent pas à être des modèles :

* **Morue** : méso-démersal, grégaire, migrateur holotypique de l'Atlantique Nord.

* **Germon** : pélagique océanique, migrateur holotypique, méso- en régions intertropicales, épi- saisonnier en régions tempérées, cosmopolite.

* **Maquereau** : épi-pélagique en bancs, néritique, migrateur amphitypique, méso-démersal l'hiver, de l'Atlantique Nord.

* **Saumon** : migrateur potamotoque A ou V, méso-démersal océanique de l'Atlantique Nord et du Pacifique Nord (selon l'espèce).

* **Mulets** : Côtières, grégaires, erratiques agamodromes, sauteurs ; cosmopolite des mers tempérées et chaudes (au niveau de la famille).

* **Praire** : épi-benthique endogé permanent, arénophile, de l'Atlantique Nord-Est.

* **Soles** : (les espèces exploitées par les pêches françaises) : épi-et méso-benthiques, endogés cycliques, aréno-limophiles de l'Atlantique Nord-Est.

L'ordre d'énumération est en partie subjectif, toutefois **type** et **catégorie** viennent le plus souvent en tête, puisqu'ils imposent dans la majorité des cas le genre d'engin à employer pour l'exploitation. Autrement dit cette présentation sera hétérogène et les termes utilisés seront rarement symétriques. *Il s'agit bien d'un outil pragmatique et non d'un cadre fondamental.*

8. Répartition différentielle

La question de la répartition générale étant précisée sous son aspect géographique et l'espèce que l'on étudie plus ou moins nettement intégrée à un ou plusieurs compartiments écologiques et située en fonction de la profondeur, il reste à aborder le problème, halieutiquement essentiel, de la distribution, de la localisation et des variations des zones de fortes concentrations (modalités de la distribution). Biologiquement, comme pour l'exploitation, le repérage de ces zones et leur évolution dans le temps, sont aussi importants que la délimitation de l'aire globale ; en tous cas, il doit y faire suite. A l'intérieur de son aire générale de distribution, une espèce (ou les centres de gravité de ses populations) peut, et c'est généralement le cas, occuper des espaces et des niveaux différents en fonction de l'âge ou de l'état physiologique des individus.

8.1. Aires occupées par les œufs, les larves et les juvéniles

Oeufs et adultes se rencontrent souvent dans des conditions différentes. La majorité des Poissons benthiques ou démersaux ont des œufs pélagiques, alors que certains Poissons pélagiques ont des œufs démersaux. C'est le cas du Hareng, espèce pélagique typique, dont les œufs, pondus près du fond, tombent et se collent aux grains du sédiment. A ce moment, le Hareng est momentanément glaréophile. C'est également le cas de l'Orphie. Le cas extrême de disjonction est évidemment celui des amphibiotiques chez qui les adultes non mûrs et les œufs se rencontrent dans deux milieux totalement différents.

La différence de localisation entre adultes et œufs se retrouve entre adultes et formes larvaires ou post-larvaires. Elle est portée au maximum chez certains Invertébrés benthiques à larves pélagiques : Echinodermes et leurs larves variées, Mollusques et larves Véligères, Crustacés décapodes et larves Zoë des Crabes ou Phyllosomes des Langoustes. Il existe des cas où chaque phase du cycle vital occupe une aire de répartition ou un biotope spécial ; le cycle de certaines Crevettes pénaéides côtières est démonstratif : œufs en mer près des côtes, larves en lagunes, juvéniles en lagunes puis en mer, adultes en mer sur tout le plateau continental (voir *ch. VII, 5.6*).

En général, on distingue les **frayères**, zones où les œufs sont abondants et les **nourriceries** où les juvéniles se concentrent pour la phase de croissance rapide.

8.2. Aire occupée par la phase adulte (variations saisonnières ou à long terme)

Même si l'on s'en tient aux adultes il peut y avoir — et il y a souvent — des variations cycliques dans leur répartition et dans la position des centres de gravité des zones à forte densité. Les migrateurs caractérisés représentent évidemment l'exemple le plus manifeste de ces différences saisonnières de répartition. Dans le cas le plus simple, il y a concentration momentanée sur les **frayères**, puis dispersion vers les **aires trophiques**.

Mais, même chez les espèces erratiques, il existe des déplacements systématiques de faible amplitude et des répartitions différentielles, soit en fonction de l'âge, soit en fonction du sexe, soit en fonction de l'état physiologique. C'est ainsi que lorsque les caseyeurs Bretons ont commencé à pêcher la Langouste rose au large de la Mauritanie, ils cherchaient les individus de 600 à 800 g, les plus appréciés des consommateurs. Ils les trouvèrent et les pêchèrent intensivement sur les fonds de 150 à 250 mètres ; peu à peu les rendements baissèrent sans modification de la taille des captures. Puis on vit apparaître sur les marchés des individus de plus de 1 500 g et de moins de 600 g. Les pêcheurs étaient descendus vers 300-400 mètres et travaillaient sur des populations composées de juvéniles et d'individus plus âgés : exemple de répartition différentielle en fonction de l'âge.

Toujours sur la côte occidentale d'Afrique, on note les observations suivantes sur les captures de Merlu noir au large de Dakar (chalutage sur le bord du talus par 200-300 mètres) :

	janvier	avril	octobre
<i>Mâles</i> :	46 %	08 %	42 %
<i>Femelles</i> :	54 %	92 %	58 %

La période pendant laquelle la proportion des deux sexes est sensiblement normale est évidemment celle précédant immédiatement la ponte qui a lieu en hiver. En dehors de cette période les aires de répartition se dissocient, les femelles ayant probablement des déplacements moins amples que ceux des mâles : exemple de répartition différentielle liée au sexe dont il faudra tenir compte pour l'évaluation du sex-ratio, paramètre utile dans les études sur la structure des populations.

On notera que dans ces deux cas, l'observation est basée sur l'analyse attentive des débarquements de la pêche professionnelle.

8.3. Variations à long terme

Des variations à long terme des aires de répartition sont également connues. Elles pourraient être dues à des variations infimes de certaines conditions de milieu, pas toujours décelables, ou à des adaptations de populations marginales quand les changements sont contigus à l'aire primitive (élargissement ou rétrécissement de cette aire), à des transports accidentels quand des espèces inconnues localement jusque-là, apparaissent

et se développent rapidement. Ces modifications peuvent évidemment intéresser l'exploitation.

On a signalé une remontée progressive et légère des faunes tempérées chaudes de l'Atlantique Est vers le nord, qui serait liée à un réchauffement très faible. C'est ainsi que des espèces Lusitaniennes de plus en plus nombreuses sont signalées en mer du Nord et des espèces intertropicales au nord de la Mauritanie. Il s'agit presque toujours d'individus isolés. Ce phénomène, très net de 1930 à 1960, semble s'inverser depuis 1970. A une autre échelle, des populations très importantes de Sardines ont été signalées (et exploitées) depuis une dizaine d'années seulement bien au sud des îles Canaries jusqu'au Sénégal.

On connaît également un peu partout sur les côtes de la Manche des variations à long terme des Moulières naturelles qui pourraient être attribuées à un cycle prédateur/proie à « pas » très long. Mêmes observations pour la Coquille Saint-Jacques et le Pouce-pied (*Lepas*).

Autre exemple récent à déterminisme mal élucidé : jusqu'au début des années 70, le Baliste était considéré comme une espèce peu abondante sur la C.O.A. Lors de la G.T.S. (1964) (voir ci-dessus), les meilleurs rendements des chalutages dépassaient rarement 10 kg/heure. Récemment cette espèce s'est énormément développée et peut localement représenter la moitié de la biomasse chalutable entre la Mauritanie et le Nigéria. Le phénomène a d'abord été observé au Ghana vers 1972 puis s'est étendu très rapidement au Togo, au Bénin et à la Côte d'Ivoire. Les causes n'ont pas été clairement définies. On a proposé entre autres :

* l'action directe ou indirecte de changements climatiques ou hydrologiques ; il y a eu globalement une légère baisse de la température moyenne pendant les années 70 et, de manière beaucoup plus spectaculaire, une hausse de la salinité moyenne dans les régions côtières, liée au déficit global des précipitations sur l'Afrique sahélienne ;

* le Baliste n'était en général pas commercialisé et, de ce fait rejeté à la mer après la prise ; ce Poisson, extrêmement résistant à l'émersion, se trouve donc artificiellement protégé vis-à-vis des espèces concurrentes qui, par ailleurs, peuvent subir localement un début de surexploitation ; il y aurait une place à occuper.

Les archives des naturalistes permettent de retrouver des cas d'élargissement d'aires de répartitions de certaines espèces introduites plus ou moins accidentellement dans des biotopes favorables mais où elles étaient antérieurement inconnues : multiplication de la Crépidule dans les zones ostréicoles ; implantation, accidentelle à l'origine, de l'Huître Portugaise sur le littoral Français. A la limite, il y a transplantation et introduction volontaire : Plies en Baltique, Salmonidés aux îles Kerguelen, Saumon Coho en Europe, projet d'acclimatation de l'Algue *Macrocystis* en Bretagne...

8.4. Applications

Au point de vue pratique, cette notion de répartition différentielle conduit à la recherche :

— des régions des plus fortes densités, moyennes ou en fonction de la saison ;

— des régions de plus fortes densités de tailles commercialement appréciées.

a) le premier cas concerne particulièrement toute la stratégie des pêches pélagiques à hauts rendements saisonniers ;

b) le deuxième cas est bien illustré par l'exemple des Langoustes de Mauritanie, mais il concerne toutes les fois où on recherche préférentiellement une taille-portion ou une taille imposée par le traitement industriel (mise en boîte du Poisson entier comme pour la conserve de Sardine qui rejette les grandes tailles, ou passage dans les machines à fileter).

Cela peut avoir des conséquences lorsque la taille recherchée est inférieure à la taille minimale de capture définie en vue de l'exploitation optimale du stock. Le rôle du biologiste des pêches sera alors de déconseiller une telle exploitation malgré son intérêt économique à court terme (il aura rarement gain de cause). Deux exemples classiques : exploitation des juvéniles de Hareng pour la farine en mer du Nord ; exploitation des juvéniles de Sardines parfois extraordinairement accessibles en Méditerranée.

Par ailleurs les régions de fortes densités sont souvent des zones de concentration de ponte. Là encore, le biologiste devra veiller à ce que leur exploitation systématique, liée à la facilité de fortes captures, n'entraîne pas une trop forte diminution du recrutement, soit du fait de la capture des géniteurs avant la ponte, soit par le bouleversement des frayères par les engins traînants. Or la découverte de ces zones est souvent le fait des pêcheurs eux-mêmes ; on la détectera, ici encore, par l'examen attentif des apports.

Inversement, l'océanographe, en mettant en évidence des structures particulières (fronts, thermoclines, substrats,...) plus ou moins favorables, peut aider le pêcheur dans sa recherche des fortes concentrations :

* recherche du Germon en suivant le front chaud de l'Atlantique Nord,

* recherche de la Morue dans des régions de température optimale sur le fond.

DEUXIÈME PARTIE

**LA PRODUCTION
BIOLOGIQUE MARINE :
MÉCANISMES
ET ÉVALUATIONS**

CHAPITRE I

Généralités

Le biologiste qui se préoccupe d'halieutique, c'est-à-dire de l'exploitation d'une ressource vivante dont les facteurs de production sont, pour l'essentiel, non contrôlables, devra presque toujours raisonner en écologiste. L'écologie et surtout la synécologie dynamique en effet lui permettront de comprendre les mécanismes et les interactions entre les éléments mis en cause, mécanismes et éléments sur lesquels l'exploitant n'a à peu près aucune prise, et d'ébaucher des modèles. Il s'agit d'arriver à une compréhension plus systémique ou globale qu'analytique et de proposer des évaluations quantitatives.

1. Biomasse

Dans une description statique, l'océan sera considéré comme un **macro-écosystème** constitué d'une juxtaposition d'écosystèmes élémentaires plus ou moins intriqués et plus ou moins interdépendants, en tous cas plus ou moins ouverts. Leurs paramètres physico-chimiques (et abiotiques en général) définiront des **biotopes** ; les groupements d'êtres vivants, listes qualitatives ou rapports quantitatifs d'abondance, des **biocénoses** ou des **communautés**, à l'intérieur desquelles on prendra en compte des « **stocks** » ou populations élémentaires exploitables (ou non) que l'on tentera d'évaluer en nombre ou en poids pour arriver à la notion de **Biomasse**.

Biotope et **Biocénose** sont des concepts classiques. La **Biomasse** est le poids instantané des organismes vivants (il peut être très grand). On parlera de biomasse totale ou on la limitera à telle ou telle unité systématique et en dessous à tel ou tel stock géographiquement limité. C'est le *standing crop* des Anglo-Saxons. On la représente par le symbole **B**, et on l'exprime en poids de matière fraîche, de matière sèche, de carbone organique ou d'azote organique.

En termes écologiques *l'exploitant (ici le pêcheur) est alors considéré comme prédateur prioritaire, et l'action de pêche est traitée comme un facteur écologique surajouté à la biocénose originelle dont il convient d'analyser les modalités et les conséquences sur l'écosystème.*

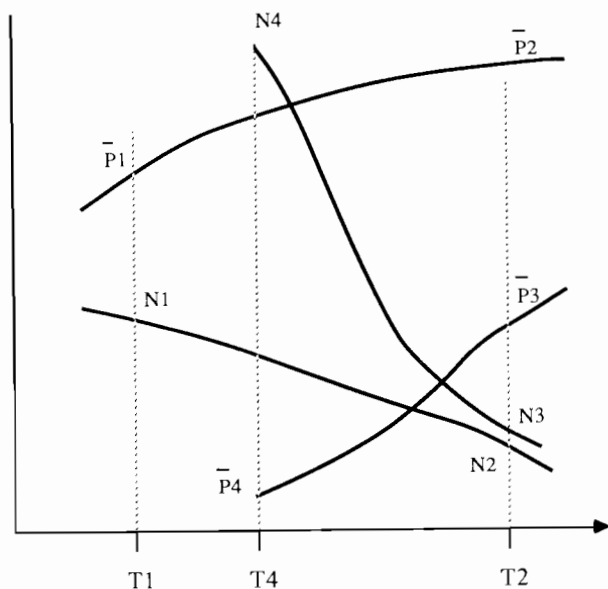


FIGURE 66 : Paramètres essentiels de la Production biologique P d'un stock pendant une période $T_1 \rightarrow T_2$
Commentaires dans le texte

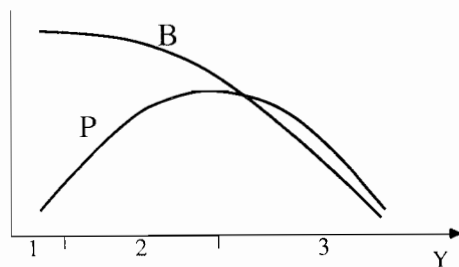


FIGURE 67 : Schéma très simplifié de la réaction d'un stock en fonction du prélèvement

B : Biomasse ; **P** : Production (biologique) ; **Y** : Prélèvement.

Zone 1 : Prélèvement non significatif ; écosystème très peu modifié.

Zone 2 : Prélèvement significatif inférieur à **P max**. la Biomasse diminue, mais **P** compense **Y** (résilience), maintien du stock.

Zone 3 : Effondrement du stock ; situation de surpêche (overfishing).

Pour exprimer ces notions quantitativement on fait appel aux concepts de **production** et de **productivité** qui font intervenir le facteur temps. Ces termes ont recouvert des concepts différents suivant les auteurs. Il est bon de redéfinir de façon précise l'acception selon laquelle ils seront utilisés ici et de bien vérifier comment ils sont compris (nous suivrons Jacques (1970).

2. Production (P)

Quantité de matière vivante produite par un stock défini pendant un temps t , diminuée de la quantité de matière vivante perdue pendant le même temps. C'est une *différence de biomasse*. Il faudra envisager cette production appliquée à une surface ou un volume et pendant une période donnée. **P** aura ainsi pour dimension $\text{ML}^{-2} \text{T}^{-1}$ ou $\text{ML}^{-3} \text{T}^{-1}$, **L** pouvant être aussi grand qu'on voudra, mais toujours précisé, sinon, la notion de production devient trop vague.

Pour un stock donné, très simplement, la production totale **P** pendant un temps $t_1 \rightarrow t_2 = \Delta t$ est la différence de biomasse $B_2 - B_1$ (gain de poids des survivants + poids des jeunes nés pendant cette période) augmentée du poids acquis pendant cette période et avant leur mort, par les individus ayant servi de proie aux prédateurs (y compris le pêcheur) (figure 66).

C'est ainsi que la production d'un stock **S** pendant l'intervalle de temps $t_1 \rightarrow t_2$ peut s'analyser comme suit :

1) Au temps t_1 , on a N_1 individus de poids moyen \bar{P}_1

Au temps t_2 , il en reste N_2 de poids moyen \bar{P}_2 , N_2 étant toujours inférieur à N_1 et \bar{P}_2 supérieur à \bar{P}_1 ;

$$p1 = N_2 \bar{P}_2 - N_1 \bar{P}_1 \text{ (qui peut être négatif)}$$

2) Il faut ajouter la croissance des individus disparus par mortalité naturelle ou prédation pendant cette période et qui ont été utilisés (morts ou vivants) par des consommateurs. On proposera comme valeur la moitié du gain de poids moyen (mortalité théorique au milieu de la période) :

$$p2 = (N_1 - N_2) \times (\bar{P}_2 - \bar{P}_1)/2$$

3) Si une nouvelle génération est apparue (cas général si $\Delta t = 1$ an) pendant la période prise en compte, et que au temps t_2 on ait pour cette nouvelle génération N_3 individus de poids moyen \bar{P}_3 , on ajoute :

$$p3 = N_3 \bar{P}_3$$

4) Il resterait évidemment tous les individus de cette nouvelle génération morts par prédation avant t_2 . Si la ponte a eu lieu en t_4 et qu'il y a eu N_4 œufs de poids moyen \bar{P}_4 pondus, on obtient :

$$p4 = (N_4 - N_3) \times (\bar{P}_3 - \bar{P}_4)/2$$

On aura en définitive : **P** ($t_1 \rightarrow t_2$) = **p1** + **p2** + **p3** + **p4** = Production biologique totale à l'intérieur de laquelle on peut isoler une Production « utile » :

$$P_u = p1 + p3$$

On notera que l'évaluation des différents paramètres reste toujours plus ou moins approximative (en particulier N_4).

REMARQUE : le résultat de l'exploitation, tonnage capturé ou mortalité liée à la pêche est la **production halieutique** ou **produit** ou prélèvement, représentée par **Y** (*Yield*) des Anglo-Saxons). Il faudra veiller au sens réel du mot « production » selon les documents utilisés.

3. Productivité (pté)

C'est la capacité de produire, rendement ou rapport entre la production et un élément du système producteur, par exemple la biomasse **B** ou la quantité d'énergie reçue ou absorbée **E**. C'est donc un chiffre sans dimension dont le sens devra être précisé :

rendement pondéral : $P/B =$ taux de production ;

efficience relative : $P/B/E$;

rendement énergétique : P/E ; etc.

Souvent, on utilise le terme « productivité », pour exprimer la **production potentielle maximale** d'un écosystème, résultant d'un environnement biotique optimal, en particulier niveau ou taux d'exploitation. C'est évidemment une notion très différente qui s'exprime en poids.

Une Biomasse **B** possède une productivité **pté** qui, en fonction des conditions écologiques environnantes, l'amène à fournir une production **P**. Si l'exploitation par la pêche opère un prélèvement **Y**, il y a modification de la Biomasse. Pour **Y** pas trop élevé, **P** va augmenter (c'est la résistance de l'espèce de l'agression ou résilience) jusqu'à un certain niveau **P max.** si **Y** continue à augmenter, la productivité va diminuer, car certains de ses facteurs (la biomasse féconde entre autres) seront trop bas. L'intervention sur **Y** en fonction des différents facteurs en cause (intrinsèques à l'espèce ou extrinsèques liés à l'environnement) constitue la **gestion** des ressources en vue d'obtenir un **Pu** maximal. Autrement dit, l'exploitation rationnelle visera à extraire de chaque stock une part de sa production potentielle (fonction de sa productivité) sans déséquilibrer défavorablement les écosystèmes. La productivité est une donnée inhérente à l'écosystème d'où découle une production (en tonnes) qui dépendra d'ailleurs du taux d'exploitation **Y/P** (ou du prélèvement **Y**) suivant une loi à définir. Cette exploitation ou ce prélèvement peut influencer l'écosystème, donc modifier les facteurs de production. Il y a **feed-back** (figure 67).

4. Mécanismes

La **connaissance des mécanismes** par lesquels le Capital-Biomasse fournit l'Intérêt-Production, *en dehors de toute action de pêche dans un premier temps*, est primordiale en vue d'une exploitation correcte. C'est une approche de ces mécanismes surtout sous leur aspect global que nous

allons tenter. Nous n'introduirons le facteur « prélèvement par la pêche » qu'au dernier Chapitre.

Il faut enfin rappeler ce qui a été dit plus haut : en toute rigueur, un système fermé sur lui-même, en équilibre stable et non exploité a une **production globale** nulle. Les productions de chaque élément du système étant utilisées pour entretenir des flux internes. C'est sur un ou plusieurs d'entre eux que se branchera en dérivation l'exploitation étant entendu que chaque **Y** est inférieur au **P max.**

5. Mécanismes généraux

Les **écosystèmes océaniques** appartiennent à l'**hydrosphère** elle-même partie de la **biosphère**. Les mécanismes généraux de celle-ci se retrouvent donc dans ceux-là. Nous les résumerons très rapidement.

Dans l'ensemble de la biosphère, c'est le monde végétal qui synthétise la quasi-totalité de la matière vivante, mobilisant les ressources minérales (nutriments) et stockant de l'énergie grâce à la **photosynthèse** qui dans son bilan simplifié peut s'écrire :



Dans une première approche, c'est l'énergie ainsi stockée qui va permettre toutes les transformations ultérieures de la matière par des phénomènes biochimiques tous endothermiques (en amenant une partie à la consommation humaine) le long des **chaines trophiques** ou plus exactement à travers des **réseaux trophiques** (ensembles d'êtres vivants unis par des liens alimentaires). On assiste ainsi à l'intérieur des écosystèmes à deux types de transferts :

a) Les **transferts de matière** qui, en principe, se referment sur eux-mêmes après parfois de très longs détours. Leur ensemble forme le **pantocycle** constitué par la juxtaposition et l'intrication de tous les cycles biogéochimiques élémentaires : cycles de l'eau d'abord, cycles des différents éléments ensuite : carbone, soufre, phosphore, etc. Leur description est classique. Un certain nombre ne se referment qu'en englobant la totalité de la surface terrestre, donc avec un stade extra-océanique ou en faisant intervenir les temps géologiques (cycles ouverts à l'échelle historique comme le cycle du soufre ou du phosphore partiellement piégés dans les sédiments). L'activité anthropique a d'ailleurs tendance à accélérer ces cycles en libérant les éléments géologiquement bloqués.

b) Les **transferts d'énergie**, à sens unique ; flux qui s'écoule à travers les êtres vivants, obéissant aux lois de la thermodynamique, en un système ouvert qui reçoit sans cesse de l'énergie de l'extérieur. Cette absorption continue d'énergie extérieure et sa fixation expliquent la tendance des écosystèmes à évoluer vers un état de complexité élevée malgré le rendement évidemment toujours inférieur à 1 des transformations (de l'ordre de 0,4 à 0,6 et même parfois descendant à 0,1).

Dans leur ensemble, ces transformations apparaissent comme comportant :

1) **une phase constructive** : élaboration de la matière vivante, accumulation d'énergie, phase unique ;

2) une série de **phases de transformation**, passage de la matière végétale à la matière animale : phytophages puis carnivores plus ou moins nombreux avec utilisation et dégradation de l'énergie. Certains de ces passages se font sous forme de matière organique morte.

La phase 1) et les phases 2) constituent ensemble un aspect de l'**anabolisme** global du macro-écosystème. On peut parler de chaîne alimentaire dont les éléments minéraux y compris le Carbone minéral doivent être considérés comme le premier maillon et les végétaux le second seulement.

3) une **phase destructive** qui ne termine pas la chaîne mais se branche sur tous les maillons successifs pour réalimenter le premier : dégradation de la matière organique jusqu'à ses éléments minéraux. Pour symétrie, on présentera cette phase comme le **catabolisme** du macro-écosystème.

Ce cycle d'ensemble est absolument classique dans son schéma ultra-simplifié et nous allons le détailler dans la suite en insistant sur ses modalités particulières dans l'écosystème marin (figure 68).

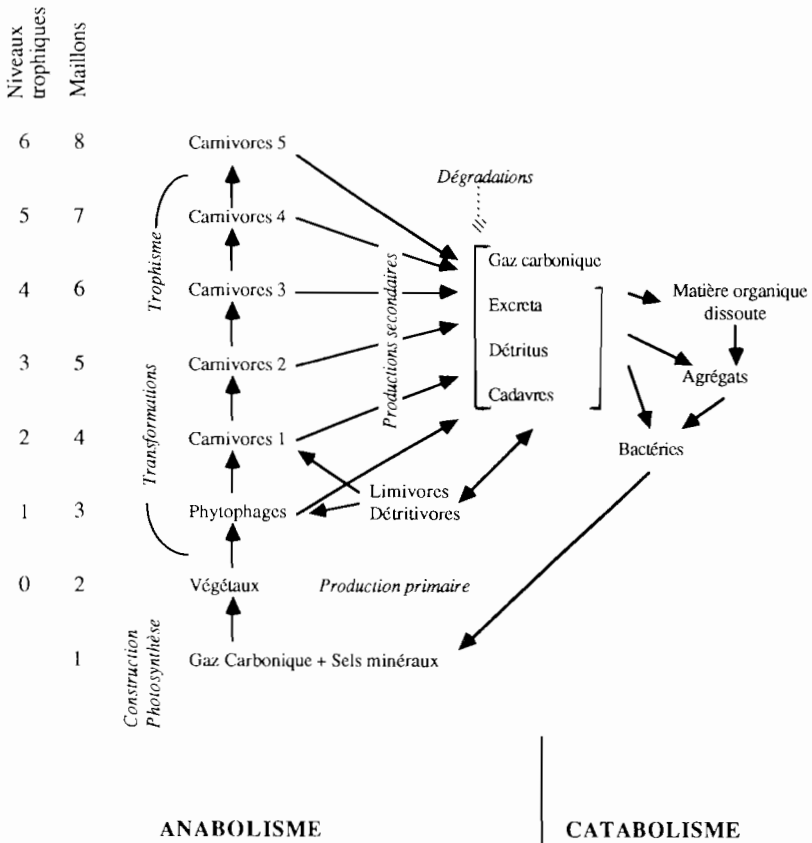


FIGURE 68 : Schéma situant les différents éléments du mécanisme général de la production biologique marine

Ils seront repris et détaillés dans les chapitres suivants.

CHAPITRE II

Le « catabolisme »

Cette phase, bien que non directement productrice, est primordiale puisqu'elle assure le recyclage des éléments minéraux, donc la disponibilité de la « matière première » nécessaire à la photosynthèse, par la dégradation des cadavres, déchets et excreta et sans elle, les cycles seraient bloqués.

1. Processus

Ces phénomènes peuvent, dans certains cas, se faire par oxydation purement physico-chimique, là où règnent, en surface, des températures assez élevées ; mais, dans le cas général, c'est le fait d'organismes hétérotrophes inférieurs, **Champignons** (qui dans le domaine marin sont très mal connus) et surtout **Bactéries**, selon des processus classiques de dégradation du matériel organique jusqu'à l'état de composés minéraux : CO₂, phosphates, sels ammoniacaux, nitrates. Ils procèdent essentiellement par **oxydation**, consommant de l'oxygène et utilisant l'énergie ainsi disponible à la synthèse de leur propre substance et ceci avec un excellent rendement, de l'ordre de 30 à 40 % (contre 10 à 20 % le long des autres maillons de la chaîne trophique). On reviendra sur cette « production » d'un type particulier.

2. Modalités

Cette activité très intense n'est pas homogène dans l'ensemble du domaine océanique : (*figure 69*).

2.1. En pleine eau et dans les zones épi- et mésopélagiques

On note une activité maximale à un niveau situé un peu au-delà de la profondeur de compensation, c'est-à-dire bien en dessous de la zone

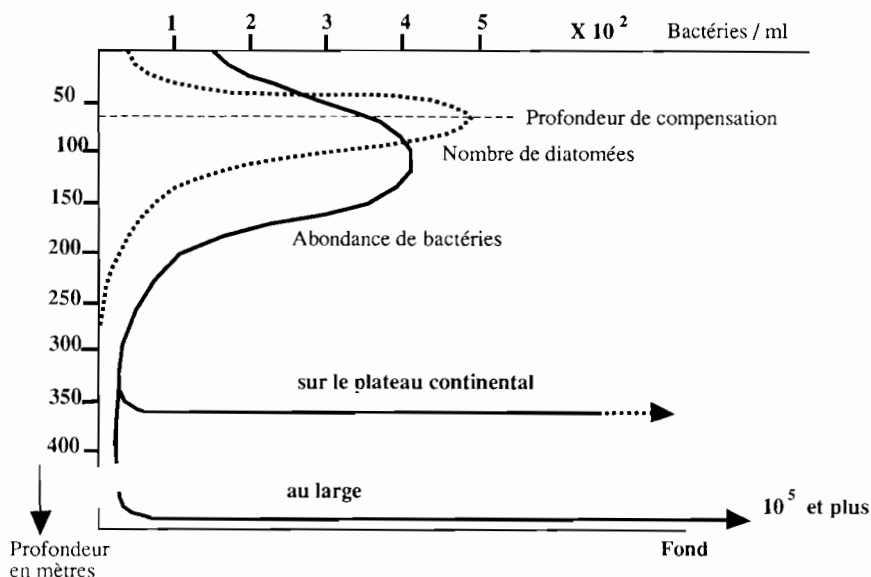


FIGURE 69 : Distribution verticale moyenne des Bactéries, dans les milieux océaniques

de maximum de densité planctonique. On y observe toujours un net maximum de l'abondance des germes divers et une baisse de la teneur en O₂ dissous (O.M.L. ou *Oxygène Minimum Layer*). Cette pullulation est en rapport avec le fait que :

1) Les détritiques organiques divers et les organismes morts en provenance des peuplements denses de la couche photique sont ralentis dans leur chute par l'augmentation de la viscosité de l'eau liée à la baisse de température.

2) Les processus de dégradation démarrent lentement à la libération des déchets ou à la mort des individus puis s'emballent d'autant plus vite que le rapport S/V des particules est élevé ; les quantités de matières dégradables diminuent donc très vite lorsqu'on s'éloigne de la surface.

2.2. A mesure que la profondeur augmente

Les Bactéries sont de moins en moins abondantes et, de plus, leur métabolisme est ralenti par la diminution de la température. Les eaux bathypélagiques et abyssopélagiques sont très pauvres en bactéries. On considère que la décomposition du phytoplancton, très rapide, est à peu près complètement terminée dans les couches supérieures entre 200 et 500 mètres. Des observations faites sur des **Ptérotopodes**, Mollusques testacés ayant jusqu'à 2 millimètres de diamètre et dont la chute est donc assez rapide, ont montré que, à 500 mètres, leur coquille ne renferme plus que

10 à 20 % de la matière organique d'origine qui est complètement disparue à 2 000 mètres. Dans les zones profondes, l'essentiel du matériel à dégrader vient donc des couches immédiatement supérieures et non de la surface (sauf très gros éléments non significatifs globalement).

2.3. Sur le fond

Deux zones sont à distinguer :

1) **Aux faibles profondeurs**, donc sur tout le plateau continental, la quantité de matière organique métabolisable sur le fond est élevée, et les populations bactériennes sont très abondantes, surtout dans les sédiments fins ; on a relevé plusieurs millions de germes par gramme de vase humide. Lorsque la température est élevée, la minéralisation y est très intense, le turn-over rapide, la production de matière vivante bactérienne forte ; les nutriments nécessaires à la photosynthèse ultérieure seront disponibles en grande quantité.

2) **Sur les plaines abyssales**, la matière organique morte, moins abondante que sur la marge continentale l'est tout de même plus que dans la pleine eau du domaine pélagique. Si la « pluie » issue directement du plancton superficiel sur le fond est maintenant considérée comme inexistante, il y tombe pourtant les déchets et cadavres de la macro-faune superficielle et de la micro-faune profonde. On va y retrouver un peuplement bactérien abondant, de l'ordre de 10^5 à 10^6 germes au cm^3 , constitué d'ailleurs par des formes particulières, **barophiles**. Du fait des basses températures, le métabolisme y est assez lent et la production bactérienne reste faible avec un turn-over en moyenne peu élevé.

3. Bilan

La totalité du matériel organique non vivant du volume océanique est donc susceptible d'être recyclée par l'activité bactérienne à des rythmes plus ou moins rapides. Le devenir des nutriments ainsi libérés dans le milieu sera varié :

* dans la **couche photique**, ils seront utilisés directement par les végétaux ;

* dans les **couches profondes**, obscures, ils seront stockés et certaines couches d'eaux dites « intermédiaires » en sont particulièrement riches. Des phénomènes hydrologiques de remontées d'eaux vers la surface les amèneront dans les couches éclairées ;

* à la surface et dans la couche superficielle des **sédiments**, ils seront partiellement adsorbés et pourront être libérés ultérieurement par brassage, agitation ou diffusion dans l'eau ;

* dans les **sédiments profonds**, la fraction adsorbée semble échapper au recyclage au moins à court ou moyen terme.

Pour l'ensemble du volume océanique, Zobell (1961) estime la population moyenne en Bactéries à 10 germes par millilitre soit une biomasse totale de 3 millions de tonnes environ. (La biomasse océanique totale est évaluée

à 10^{10} tonnes de matière vivante.) Ces germes, lorsqu'ils sont actifs, sont épiphytes sur les particules. Sur cette biomasse se nourrissent certaines espèces benthiques limivores ou détritivores. Les Bactéries tiennent donc, à côté de leur rôle minéralisateur, une place jusqu'ici sous-estimée dans les chaînes trophiques. On a pu parler à leur sujet d'une **production para-primaire** dont on a noté le taux élevé :

- 1) rendement énergétique très favorable ;
- 2) rendement de production ou productivité pondérale annuelle, P/B, très élevé du fait d'un *turn-over* très rapide ou moins dans les couches relativement chaudes.

En mer du Nord, la biomasse bactérienne totale serait de 0,3 g. d'azote/ m^2 et fournirait une production de 6 g. d'azote/ m^2 /an (P voisine de $20 \times B$ par an !) alors que la production végétale a été évaluée à 19 g. d'azote/ m^2 /an (*figure 76*).

Autrement dit une part certainement significative, encore que difficile à évaluer de la matière organique morte et des excreta se trouve ainsi réinjectée dans le circuit de la matière vivante sans avoir été entièrement dégradée. Dans une zone particulièrement oligotrophe du Pacifique Equatorial, la biomasse de bactérioplancton approche celle du phytoplancton et sa production atteint 50 à 80 % de celle du phytoplancton. Négliger la biomasse bactérienne revient à sous-estimer le stock de matière vivante de base utilisable par les maillons supérieurs de la chaîne alimentaire. Le taux d'utilisation de cette biomasse bactérienne reste toutefois très difficile à préciser.

On reviendra plus loin (*III.2.*) sur cette notion de « production para-primaire ».

CHAPITRE III

La production primaire

1. Définition

On appelle **production primaire**, la production de matière vivante par des organismes élaborant leur propre substance à partir d'éléments minéraux ; c'est pour l'essentiel le fait de la **photosynthèse**, qui est assurée par les végétaux verts et animée par l'énergie solaire. On rappellera toutefois qu'on rencontre dans l'étage abyssal, près des sources hydrothermales chaudes liées aux zones d'accrétion des plaques océaniques, des peuplements très denses dont le trophisme est basé sur la chimiosynthèse de Bactéries sulfo-réductrices. Peut-être prépondérante très localement, cette production dite « paraprimaire », n'interfère pas avec les ressources halieutiques. (*voir Pour la science*, juillet 1987).

2. La synthèse végétale

Elle est liée à l'activité des végétaux verts qui, dans le domaine marin, sont représentés par :

1) des formes fixées supérieures ou **Cormophytes** ou **Phanérogames** : Zostères, Posidonies, Cymodocès (Herbiers ou Varech) ;

2) des formes fixées inférieures ou **Thallophytes** : Algues macroscopiques vertes, brunes ou rouges (Goémon) ;

3) des Algues libres, flottantes, macroscopiques, les **Sargasses** ;

4) des formes libres, flottantes, microscopiques, unicellulaires, constituant le **Phytoplancton**.

Les formes fixées ne peuplent que les franges littorales, dans des biotopes précis et limités et les Sargasses sont concentrées en des espaces restreints. La quasi-totalité des végétaux marins relève donc du phytoplancton. On a vu que les principaux constituants de celui-ci sont les **Diatomées** (à squelette siliceux). Pratiquement exclusives dans les eaux froides et tempérées, elles sont accompagnées et parfois (mais rarement) pondéralement dominées dans les eaux chaudes par d'autres groupes : **Flagellés** (Dinoflagellées ou Coccolithophorides) ou **Cyanophycées** qui ne

jouent toutefois globalement qu'un rôle secondaire ; c'est à juste titre sur les Diatomées que porte la majorité des travaux sur la photosynthèse marine. Les résultats quantitatifs ainsi obtenus peuvent, sans grosse erreur, être extrapolés à la totalité du phytoplancton.

2.1. Facteurs intervenant sur la photosynthèse (rappel)

Ils sont nombreux, mais lumière, température et disponibilité en nutriment minéraux, peuvent être considérés comme les plus déterminants.

2.1.1. La lumière

Elle est indispensable, mais son excès n'est pas toujours favorable. En région tempérée, en plein soleil en été, sont intensité juste sous la surface est en général supérieure à sa valeur optimale et la production végétale, donc la densité phytoplanctonique, n'atteint son maximum que quelques mètres plus bas. Plus profondément, la lumière diminue et l'activité photosynthétique ralentit progressivement ; à une certaine profondeur, la **profondeur de compensation**, ses effets se trouvent exactement contrebalancés par l'activité respiratoire et au-delà, il n'y a plus que survie végétale. La couche limitée vers le bas par la profondeur maximale de pénétration de lumière « utilisable » par des végétaux vivants est la **couche photique** ; la portion de cette couche située au-dessus de la profondeur de compensation et dans laquelle les végétaux peuvent croître est la **couche euphotique**.

On peut préciser la notion de production végétale océanique en l'analysant dans une image statique et instantanée :

Soit une coupe verticale (*fig. 70*) dans la masse d'eau où le segment OC représente la hauteur de la couche photique (C : maximum de pénétration de la lumière utile). En abscisse, on portera les taux d'activité métabolique du plancton aux différentes profondeurs, rapportés à l'unité de biomasse. L'activité respiratoire, toujours rapportée à l'unité de biomasse, égale à OO' en surface, est constante à toutes les profondeurs. L'activité photosynthétique, égale à OA en surface, varie avec la profondeur suivant AC. La surface OAC est une représentation de la matière synthétisée (ou de l'énergie fixée) par la photosynthèse ; c'est la **productivité brute** (production de la biomasse unitaire). Cette courbe coupe la verticale abaissée de O' en B et la surface OO'BC représente la quantité de matière détruite (ou d'énergie utilisée) par la respiration. La surface O'AB mesure le bilan synthèse/destruction. C'est la **productivité nette**. Les couches photique et euphotique sont ainsi définies en termes de bilan. En général on néglige ce qui est à gauche de O'B et c'est la surface O'AB qui représente la **productivité végétale**.

On estime que l'optimum d'intensité lumineuse pour l'activité photosynthétique de la majorité des Diatomées, donc pour le maximum de production, se situe entre 10 000 et 25 000 Lux. Pour Clark (1939), la profondeur de compensation correspond à un éclaircissement de l'ordre de

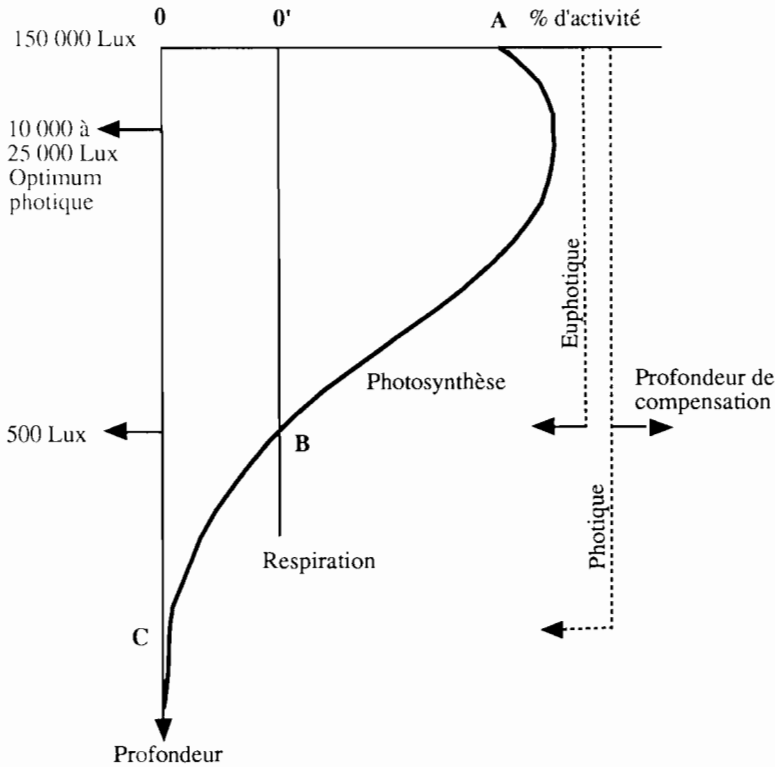


FIGURE 70 : Corrélation entre l'éclairement et la production primaire

500 Lux, soit 0,3 % de l'éclairement solaire aérien à midi en été (150 000 Lux). La profondeur de compensation, donc l'épaisseur de la couche euphotique, varie avec l'éclairement, lui-même étant fonction de l'heure, de la saison et de la transparence de l'eau. On raisonne bien entendu souvent sur des conditions moyennes. En région tempérée côtière et par beau temps, la profondeur de compensation se situe vers 40 mètres. Sous les tropiques, dans des eaux claires, elle peut descendre au-delà de 100 mètres. L'épaisseur de la couche euphotique (productrice) est donc très faible par rapport au volume total des océans dont la profondeur moyenne est de 4 000 mètres.

2.1.2. La température

Elle intervient comme facteur limitant avec des températures au-dessus et au-dessous desquelles l'activité végétale est interrompue. Ceci est particulièrement net dans les hautes latitudes où les espèces survivent en hiver à l'état de vie ralentie ou sous forme sporulée, pour se multiplier d'une façon spectaculaire lorsque des conditions favorables se trouvent rétablies. Dans l'intervalle des températures nécessaires à la manifestation

d'une vie active, il existe, comme pour la lumière, un optimum marqué par l'épanouissement généralisé de l'espèce, ou du groupe d'espèces, localement prépondérants.

2.1.3. Les matières premières

Le carbone minéral, sous forme de CO_2 , participe à un complexe physicochimique (échanges avec l'atmosphère, système interne des carbonates) qui assure sa présence à l'état dissous dans toutes les masses d'eau en quantité suffisante. En dehors de cet élément indispensable, mais jamais limitant, les plus importants parmi les éléments nutritifs sont l'azote (N) et le phosphore (P) sous forme de nitrates et phosphates dissous; viennent ensuite la Silice (Si), les oligo-éléments et certains métabolites. Tous peuvent être :

- soit d'origine terrestre, c'est-à-dire charriés par les fleuves et les eaux de ruissellement ;
- soit d'origine marine, c'est-à-dire dérivés par dégradation des matières organiques mortes ou issues des excreta des organismes vivants.

1) Nitrates et phosphates

Les premières observations à leur sujet ont eu lieu dans la Manche (Plymouth) où Harvey (1928) a mis en évidence un cycle saisonnier du développement phytoplanctonique (*fig. 71*).

L'hiver on observe de fortes concentrations de sels nutritifs dans les eaux de surface, concentrations qui diminuent rapidement au printemps, parallèlement à une multiplication intense des Diatomées entraînant une augmentation brutale de la biomasse. Puis les eaux de surface s'appauvrissent en nutriments et un régime stable s'établit pendant tout l'été avec mise en place d'une **thermocline**. Les tempêtes d'automne amènent une agitation de l'eau qui se réenrichit temporairement, ce qui permet une nouvelle croissance fugace de la masse phytoplanctonique que les premiers froids et surtout la diminution de l'éclairement arrêtent rapidement. Pendant l'hiver l'agitation marine s'amplifie, les pluies abondantes augmentent les apports terrigènes, les réserves de surface se reconstituent. Les conditions propres au démarrage d'un prochain cycle se trouvent à nouveau réunies.

Ce schéma est applicable à la province côtière et aux mers du plateau continental (ensemble des zones néritiques) situées sous les moyennes et hautes latitudes. Plus au sud, où lumière et température sont suffisantes pour assurer la pérennité de la photosynthèse, la production est en principe plus régulière, sans période de repos total, mais également sans pic très fort. On note toutefois toujours une faible variation cyclique, avec une production totale qui reste bien souvent inférieure à celle des régions tempérées, la teneur en sels nutritifs étant souvent proche du seuil inférieur, en particulier en haute mer.

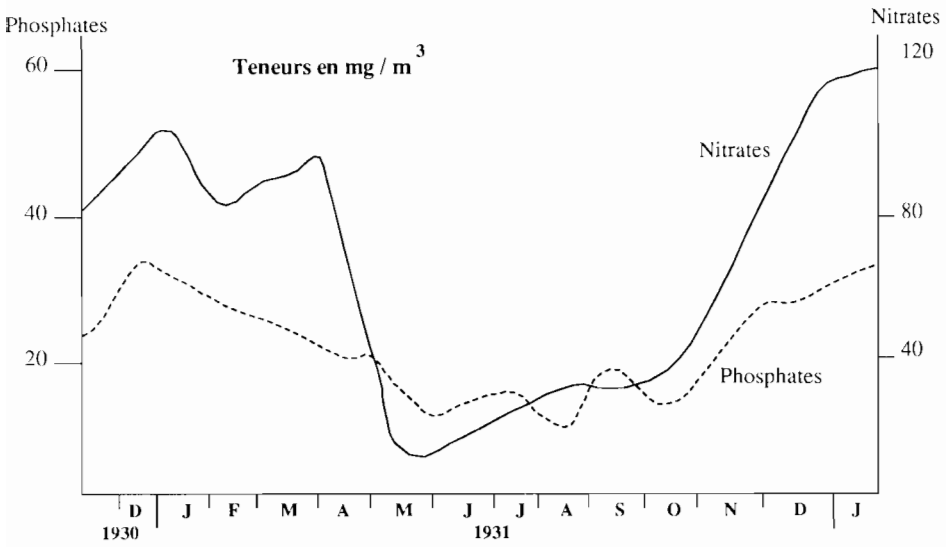
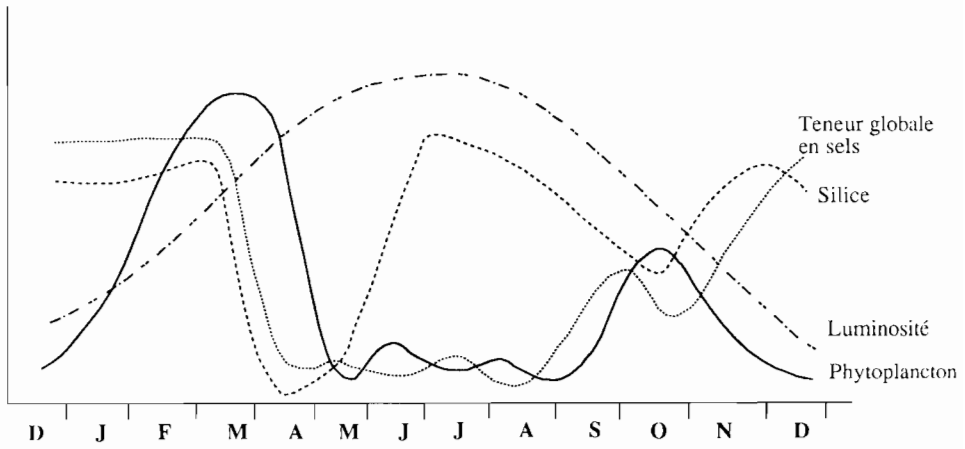


FIGURE 71 : Le déroulement du cycle du phytoplancton en Manche

- **En haut**, cycle des éléments essentiels : biomasse phytoplanctonique, luminosité, sels nutritifs totaux, silice ;
- **En bas**, cycles du phosphore et de l'azote.

2) La silice

Le cycle saisonnier des silicates, indispensables aux Diatomées, présente à ses débuts une analogie avec celui des autres éléments biogènes, mais avec, très vite, une remontée rapide jusqu'au maximum vers juin-juillet, au moment où azote et phosphore sont à leur minimum. Ceci est sans doute dû à une désintégration sur place des tests des Diatomées mortes lors de la forte production de printemps et à un rejet immédiat de la silice non utilisée dans les excréta des animaux. Cette silice est reprise à l'automne par la deuxième poussée. La teneur en silice ne sera que rarement limitante et toujours fugacement.

3) Les oligo-éléments

Leur action s'exerce à de très faibles concentrations et on ne possède qu'assez peu de renseignements sur leur rôle. On constate une diminution sensible de la teneur en fer des eaux au moment des fortes productions végétales. Le manganèse, le zinc, le cuivre, etc., semblent influencer le développement de certaines espèces, mais cette influence n'a pu être mise en évidence qu'au laboratoire et aucun effet limitant n'a été constaté dans le milieu naturel.

4) Métabolites

Certaines substances organiques très diluées dans le milieu jouent certainement un rôle (favorable ou défavorable) dans la croissance des individus ou des populations et sont susceptibles d'influences qualitatives sur la productivité. En milieu synthétique, les résultats de culture sont améliorés si on ajoute de faibles quantités d'eau de mer naturelle. Des substances variées, plus ou moins bien identifiées, semblent bien intervenir dans la croissance et la reproduction des végétaux. (Vitamine B₁₂ par exemple, toujours relativement abondante dans les couches superficielles.)

Origine des nutriments. Les mers épicontinentales sont en général enrichies par les apports terrigènes : Manche, mer du Nord, etc. Ailleurs les turbulences nées de frictions entre courants, les divergences et les up-wellings enrichissent les eaux de surface par remontées des eaux de profondeur : côtes de Mauritanie, de Californie, d'Afrique du Sud-Ouest, front polaire antarctique, divergence du Pacifique équatorial... Parfois, les deux phénomènes sont combinés comme dans la région de Terre-Neuve où l'affrontement entre Gulf-Stream et courant du Labrador est proche des apports du Saint Laurent.

2.1.4. Mécanisme de la production

Le point de départ se situe dans une masse d'eau, « eau jeune », qui contient ou reçoit en abondance des sels nutritifs et se trouve soumise

à des conditions favorables de température et d'éclairement. Dans cette masse les phytoplanctons vont se multiplier très vite et on assistera à un développement explosif de la biomasse ; c'est le phénomène de la « floraison » ou « *bloom* » phytoplanctonique. Si cette masse d'eau reste isolée ou est entraînée loin de son origine, les nutriments vont s'épuiser progressivement ; la production, bien qu'entretenu par le recyclage superficiel (qui peut être intense) et l'excrétion animale de l'azote, va diminuer du fait de la chute plus ou moins lente, mais inéluctable, des organites et particules inertes ; elle s'abaissera jusqu'à ce que s'établisse un équilibre entre les besoins de la photosynthèse et les nitrates recyclés ou remontés par les animaux ; on se trouve alors en présence d'une « eau pauvre » dite « épuisée en nitrates » telle que les eaux océaniques du large en zone intertropicale.

Aux deux extrémités de cette évolution modélisée, on aura :

— à l'origine une eau neuve (ou jeune), en évolution, riche en nutriments et pauvre en organismes, mais dont le peuplement va augmenter très vite ;

— à l'aboutissement une eau vieillie, stabilisée, épuisée en nutriments et pauvre en phytoplancton.

Autrement dit ce sont des apports d'eaux jeunes, quelles que soient leurs causes, qui seront à la base de toutes les productions importantes.

Le phénomène de la **poussée brutale** ou **floraison (*bloom*)** (printanière dans nos régions) est tout à fait général dans son déroulement. Il a été suivi dans un cas particulièrement démonstratif où une seule espèce, la Diatomée *Skeletonema costatum* constituait l'essentiel du peuplement (voir aussi chap. IV, 2.3. et fig. 71). On a mesuré quotidiennement et à différentes profondeurs certains paramètres : nombre de cellules/cm³, température, salinité (d'où densité), teneur en phosphore dissous (PO₄) en microgr/l.

A la fin de l'hiver, on compte moins de 200 cellules/cm³, puis la floraison se déclenche au début de mars et atteint son maximum en surface en une dizaine de jours avec plus de 12 500 cellules/cm³. Quelques jours plus tard, la zone du maximum de Diatomées s'observe plus profondément. La multiplication rapide des Diatomées a entraîné :

— **près de la surface** : — une augmentation de pH de quelques 1/10 due à la demande massive de CO₂ ; — une sursaturation en O₂ atteignant 130 % ; — une chute de la teneur en PO₄ de 20 à quelques microgr/l ;

— **en profondeur**, l'augmentation du nombre des cellules n'est pas accompagnée des mêmes variations, ce qui paraît bien vérifier qu'il s'agit d'une plongée lente des cellules d'origine superficielle et non d'une multiplication sur place. La prolifération cesse alors que le PO₄ n'est pas entièrement utilisé. Il existerait donc un autre facteur limitant (nitrates ?)

Si la relation est précise entre le début de la floraison et un certain seuil d'ensoleillement quotidien et si le ralentissement est lié à la baisse de la teneur en nutriments, **stabilité** et **stratification** des couches d'eau semblent être aussi des facteurs importants. Lorsque, pour des raisons météorologiques, les eaux sont brassées et homogénéisées en permanence sur une forte épaisseur, la production est plus faible et plus vite interrompue. Sverdrup prend en compte ces facteurs dans un modèle où il définit deux niveaux (fig. 72) :

— la profondeur critique, **D_{cr}** limite inférieure de la couche euphotique en dessous de laquelle la consommation d'énergie liée à la respiration

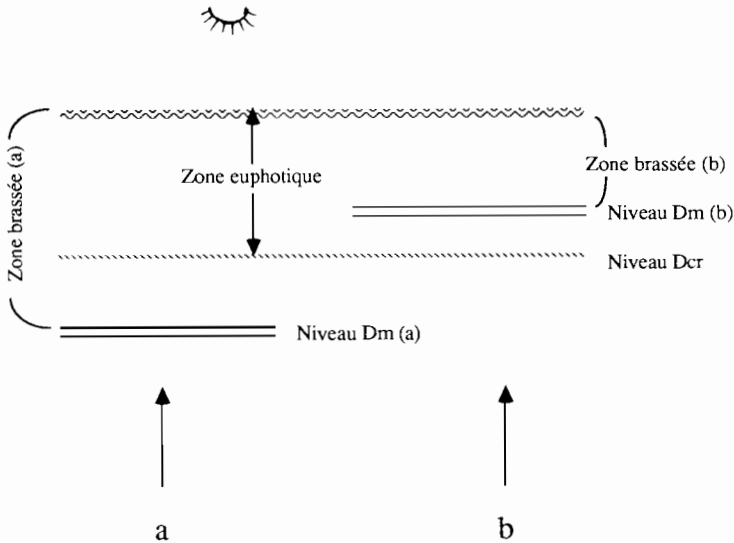


FIGURE 72 : Influence de la structure des eaux superficielles sur le rythme de la production primaire : le modèle de SVERDRUP

La production totale de la journée est en principe la même dans les deux cas (a) et (b) et provient de la couche euphotique (0 m. – Dcr).

En (a) une partie des cellules produites est entraînée sous la zone euphotique ce qui diminue le potentiel de production ultérieur. Le phénomène est freiné.

En (b) les cellules productives sont maintenues en plus grand nombre dans la zone euphotique et le rythme de production est maximal. Le phénomène peut s'emballer, c'est le « bloom ». L'épuisement des nutriments est plus rapide, mais s'ils sont renouvelés on se trouve dans des conditions optimales de production.

l'emporte sur la production photosynthétique. C'est la profondeur de compensation effective moyenne en tenant compte de l'alternance jour/nuit. Elle définit l'**épaisseur productive**.

– la profondeur D_m limite inférieure d'une couche superficielle bien brassée à l'intérieur de laquelle le Phytoplancton ainsi que les nutriments ont une répartition homogène. Elle définit la **couche homogène**.

Si l'épaisseur de la couche homogène brassée est supérieure à l'épaisseur de la couche productive, une partie de la production de la journée va se trouver neutralisée car entraînée hors de la zone euphotique. La floraison au contraire aura son maximum d'intensité lorsque D_m sera au-dessus de D_{cr} . La stabilité et la bonne stratification de l'eau est donc un facteur favorisant le développement « explosif » de la floraison.

2.1.5. Modèle de la production phytoplanctonique

En résumé, les différents facteurs intervenant localement sur la biomasse phytoplanctonique à un niveau N peuvent être schématisés selon la figure 73.

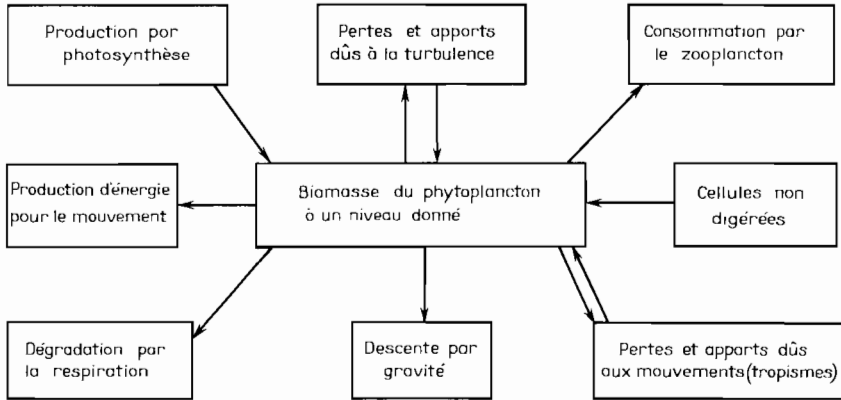


FIGURE 73 : Facteurs intervenant dans l'équilibre de la biomasse phytoplanctonique

D'après BOUGIS (1).

a) Facteurs d'augmentation :

- production due à la photosynthèse et liée à des facteurs spécifiques (mesurables),
- apports dus à la turbulence (aléatoires),
- apports dus aux tropismes (observables),
- retour dans la biomasse de cellules consommées mais non digérées (mal quantifiable).

b) Facteurs de diminution :

- consommation par les phytophages (quantifiable),
- pertes par gravité et par entraînement turbulent (partiellement aléatoires),
- pertes par tropismes (observables).

L'évaluation de ces différents facteurs permettra d'établir un bilan. Photosynthèse et consommation sont prépondérants, mais ne sont pas seuls en cause ; on peut avoir accroissement non négligeable sous la profondeur de consommation par des apports dus à la turbulence ou par freinage de la chute due à l'augmentation de la viscosité de l'eau (couche froide).

2.1.6. Modalités

Selon l'intensité d'action de ces différents facteurs, les eaux seront plus ou moins fertiles, la production primaire plus ou moins importante, la productivité plus ou moins élevée. Il existe en mer comme sur terre des

régions riches et des régions pauvres, des zones fertiles et des zones presque désertiques. La corrélation « teneur en sels nutritifs – productivité » est, qualitativement au moins, un fait d'observation.

Dans une première analyse, et en relation avec la teneur du milieu en nutriments essentiels et leur origine, les modalités de la production primaire dans les écosystèmes marins, variables dans le détail selon les régions et les peuplements, peuvent se ramener à quelques types bien différenciés :

1) Le type à **cycle saisonnier alterné chaud-froid** en régions froides et tempérées avec une ou deux poussées annuelles. On l'a détaillé plus haut. Deux sous-types peuvent y être distingués selon que l'on se trouve en région néritique (influences terrigènes) ou océanique.

2) Le type à **cycle saisonnier dépendant des alizés**. On ne le rencontre qu'en zones tempérées chaudes et subtropicales, le long des côtes occidentales dans les secteurs soumis aux alizés. Il s'y forme des upwellings météorologiques, remontées d'eaux de subsurface ou d'eaux intermédiaires riches en nutriments. Ramenées en surface, réchauffées et éclairées, elles sont le siège de productions intenses, localisées et entretenues tant que la situation météorologique favorable reste stable (jusqu'à 11 mois sur 12). On observe alors des zones de très fortes productions primaires « en panaches » appuyés sur le littoral.

3) Le type **tropical typique** à cycles très amortis dans une couche d'eau superficielle homogène appauvrie en nutriments. La production primaire, toujours relativement faible, y est essentiellement liée à l'intensité du recyclage sur place des sels nutritifs ou à partir du matériel remonté par les migrations nocturnes du zooplancton.

4) Le type **tropical en dôme** que l'on rencontre dans le domaine océanique intertropical, lorsque la couche superficielle appauvrie s'aminicit au point que la lumière atteint la « nitracline » et peut alors y déclencher dans la couche subsuperficielle une production primaire profonde. Ce type « en dôme » peut évoluer jusqu'à affleurer en surface sous forme d'un *upwelling hydrologique*. Ce n'est plus la météorologie mais l'hydrologie qui commande alors les cycles de production.

2.2. Approche quantitative, mesures

2.2.1. Fertilité et productivité

Elles sont liées l'une à l'autre ; comme le montre la figure 74, il y a corrélation qualitative entre la teneur en phosphates et la densité planctonique, aussi les premières évaluations ont-elles été basées sur le dosage des sels nutritifs dissous. Ces mesures sont relativement faciles et fiables, d'où leur intérêt dans une première approche. Mais elles ne donnent qu'un aperçu des possibilités de production d'une masse d'eau ; le rôle des données floreo-faunistiques et écologiques en particulier (facteurs biotiques) n'est pas pris en compte. C'est pourquoi il n'est pas possible d'établir une corrélation quantifiée entre la teneur en nutriments et la biomasse. On a donc été amené à rechercher d'autres mesures plus

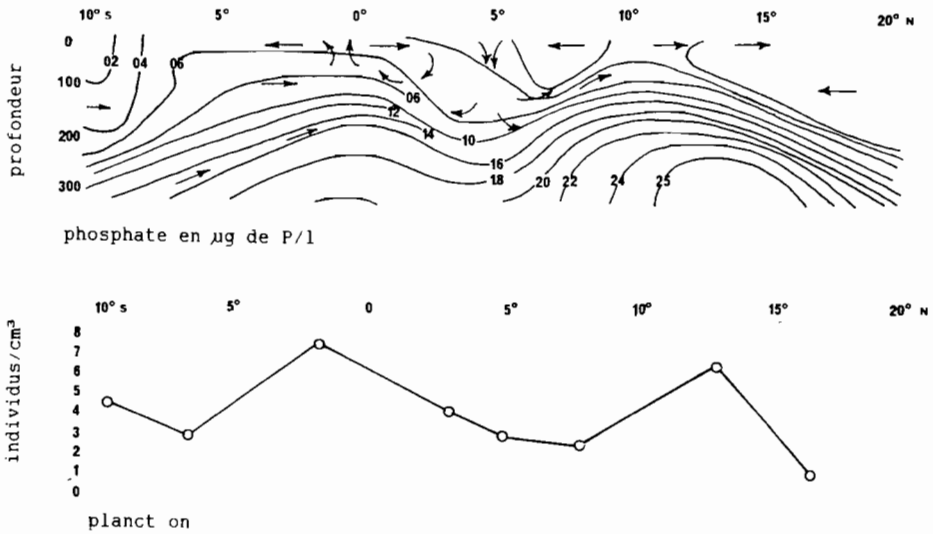


FIGURE 74 : Corrélation entre la densité du plancton total et la concentration en phosphates dans le Pacifique équatorial

D'après SVERDRUP in RAMADE (1974).

directes portant sur le produit ou le potentiel de production, c'est-à-dire sur le phytoplancton lui-même ou sur son activité photosynthétique. Les mesures portant sur le potentiel ou le taux de production évaluent la productivité (taux d'intérêt). Si on connaît la productivité sur un certain laps de temps et une certaine surface (ou volume), on arrive à la **production** journalière ou annuelle (montant des intérêts). Cette productivité ou cette production reliées à la synthèse végétale sont dites **productivité** ou **production primaires**.

REMARQUE : On veillera à la signification que chaque auteur attache à ces termes dont le sens est parfois inversé; on a même proposé d'abandonner le mot **productivité**. On distinguera aussi les productions réelles observées des productions potentielles, obtenues en optimisant artificiellement certains facteurs ou encore par modélisation.

2.2.2. Production primaire pélagique

1) Les biologistes ont mis au point des méthodes de récolte et d'estimation de la **biomasse**, méthodes que l'on s'est efforcé de standardiser.

— La plus simple utilise le filet à plancton standard qui permet après sédimentation et éventuellement dessiccation, après tri d'un sous-échantillon, d'estimer le volume ou le poids de plancton végétal recueilli. En fonction du maillage du filet, on obtient la biomasse dans un intervalle

dimensionnel précis. Plusieurs coups de filet exécutés simultanément (ou presque) avec différents maillages, en plusieurs points et à diverses profondeurs conduisent par inter- et extrapolation à une évaluation de la biomasse pour toute une région. Il faudra tenir le plus grand compte de l'hétérogénéité des peuplements évoquée plus haut, dans l'établissement des plans d'échantillonnage.

— Une autre approche quantitative utilise le dosage biochimique d'un des constituants de la biomasse, généralement les pigments et plus précisément la chlorophylle. La méthode, très utilisée, a été standardisée par un groupe de travail de l'UNESCO. Le prélèvement et la filtration d'un échantillon de plancton total permet, après extraction du pigment par un solvant, un dosage qui fournit un indice d'abondance se rapportant à la presque totalité du phytoplancton, car il n'échappe qu'une faible partie du nanoplancton. La méthode a été perfectionnée en utilisant la fluorescence de la chlorophylle qui, excitée par une lumière à 430 nm, émet sur 670 nm. On dispose de fluorimètres très sensibles et, en équipant des sondes, il est possible de travailler en place en continu, sans extraction ni filtrage.

Connaissant ainsi la quantité de chlorophylle, on a cherché à en déduire la quantité de carbone phytoplanctonique et la biomasse de phytoplancton correspondante. Mais l'indice de corrélation est très variable, compris entre 10 et 100, et des variations sensibles de cet indice interviennent en moins de 24 heures dans une population homogène et presque monospécifique. On admet $I = 35$ comme une valeur moyenne dans un phytoplancton sain, en croissance. On dépasse 50 dans un upwelling à son début. Si la mesure de la teneur en Chlorophylle est facile et fiable, la corrélation avec la valeur de la biomasse est donc peu précise. Toutefois la teneur en chlorophylle est un bon indicateur de la production potentielle du peuplement (et non du milieu).

2) Devant ces imprécisions, et afin de prendre en compte les aspects dynamiques, on va chercher à évaluer l'**activité photosynthétique** réelle ou potentielle qui se relie à la **productivité** ou à la **production**, notion la plus intéressante d'un point de vue halieutique.

— La méthode la plus ancienne est celle de **l'oxygène** (Gran, 1927). On prélève dans le milieu à étudier deux échantillons identiques d'eau, avec leur peuplement. Après dosage de l'oxygène dissous, ils sont réimmergés à la profondeur d'origine dans des récipients clos, l'un transparent, l'autre opaque. Après un certain temps (généralement 24 heures), l'oxygène est de nouveau dosé dans les deux échantillons. Les différences avec le premier dosage sont dues :

— dans le flacon opaque à l'activité respiratoire seule ; elle est toujours négative.

— dans le flacon transparent, au bilan photosynthèse/respiration ; elle peut être positive ou négative.

La comparaison des deux résultats permet de connaître la valeur de la seule activité photosynthétique, indice de la production réelle dans le milieu. De telles mesures exécutées à des profondeurs échelonnées permettent d'évaluer avec une approximation satisfaisante la production (quotidienne) réelle de toute une colonne d'eau.

— Le Danois Steeman-Nielsen est à l'origine de la méthode des **traceurs radioactifs**. Ici, l'échantillon d'eau de mer est additionné d'une solution

titrée de carbone radioactif (C^{14}) sous forme de carbonate. Il est alors soumis à une période d'incubation, soit en place, soit dans une ambiance artificielle. On le filtre ensuite sur un filtre spécial qui retient les éléments particuliers donc tout le carbone fixé par la photosynthèse. On détermine alors la radioactivité du filtre qui est proportionnelle à la production végétale pendant la durée et dans les conditions de l'incubation, soit en place dans le milieu, ce qui donne la production réelle, soit en laboratoire, dans des conditions variées de température ou d'éclairement, ce qui permet d'évaluer des productions potentielles. L'intérêt de cette méthode réside dans sa souplesse et dans l'extrême précision des mesures.

Quelle que soit la méthode retenue, des observations répétées dans le temps sur un réseau plus ou moins serré permettent l'intégration des résultats dans un cycle saisonnier et amènent ainsi à l'évaluation de la quantité de matière végétale synthétisée sur une période et dans une région ou une masse d'eau dans son ensemble. On a ainsi établi des cartes et des bilans de la production primaire mondiale avec 1 ou 2 chiffres significatifs fiables, ce qui est un résultat tout à fait remarquable.

2.2.3. Production primaire benthique

La production des **macrophytes** peut s'évaluer sans trop de difficultés par différence de biomasses par unité de temps et de surface ; elle reste négligeable au niveau planétaire car, on l'a vu, elle n'intéresse que des espaces extrêmement restreints. Les études sur la production du **microphytobenthos** sont beaucoup plus délicates. On peut envisager les trois méthodes d'évaluation utilisées pour le plancton : dénombrement des cellules (biomasse), évaluation de la teneur en pigments assimilateurs (productivité), assimilation photosynthétique réelle.

1) Le *comptage des cellules* qui amènerait à l'évaluation directe de la biomasse se heurte à la difficulté de la séparation des cellules des grains du substrat ; aucune méthode ne paraît fiable. Les résultats sont discordants et les tris... pénibles.

2) Pour déterminer les teneurs en pigments, la présence ici encore de sédiment introduit des limitations dans l'utilisation de certains solvants ; de plus des résidus de pigments morts restent adsorbés sur le sédiment et sont repris de façon irrégulière par les solvants, ce qui introduit de nombreuses causes d'erreurs.

3) Enfin l'estimation directe de la production (mesure du bilan de l'oxygène ou du carbone fixé), est aléatoire car le seul fait de prélever et de manipuler le sédiment introduit des perturbations dans la répartition et le positionnement des cellules par rapport aux grains de sédiment, donc de leur éclairement en place.

Dans ces conditions, et compte tenu de l'hétérogénéité des milieux benthiques, l'interprétation et la généralisation des mesures effectuées paraissent peu sûres. On notera simplement que :

— les cellules végétales étant fixées sur toutes les faces des grains de sédiment et sur une certaine profondeur de celui-ci, leur nombre peut être très élevé et la surface réelle qu'elles occupent très supérieure à celle du fond ; mais les éclaircissements, donc l'énergie utilisable, très variable d'une cellule à l'autre se modifient avec l'agitation du milieu ;

- ces cellules ont un taux de multiplication élevé ;
- la teneur en nutriments n'est jamais un facteur limitant en raison de l'activité bactérienne intense liée à l'abondance de la matière organique morte disponible à l'interface eau-sédiment dans les faibles profondeurs incluses dans la couche euphotique.

En conclusion, on peut admettre que la production primaire unitaire du microphytobenthos est certainement très élevée, mais tempérée par une biomasse limitée à une très mince couche sur un étroit ruban côtier. Peut-être importante ponctuellement, cette production peut être considérée comme globalement négligeable vis-à-vis de la production pélagique.

2.3. Estimations chiffrées

2.3.1. Expression des résultats

Dans la plupart des cas, on exprime la production primaire en poids de carbone assimilé ou fixé par unité de temps (par exemple en g C/J). On peut la rapporter :

- au gramme de sédiment ou à une surface unitaire pour la production benthique,

- au m³ d'eau pour la production pélagique. Dans ce cas, on utilise souvent comme base spatiale le volume total d'une colonne d'eau de 1 m² de section sur toute l'épaisseur de la couche photique et on exprime la production en poids par m² de surface océanique. On devrait logiquement y ajouter la production du m² de sédiment sous-jacent lorsque celui-ci se situe lui aussi dans la couche euphotique.

La production annuelle d'une région ne peut évidemment pas être obtenue en multipliant une production journalière par 365 ! En effet, les mesures ont fait ressortir, on l'a vu, des variations saisonnières considérables ; on a dit aussi que, à toutes les échelles, s'observaient des variations spatiales importantes. Il est donc nécessaire de multiplier les observations ponctuelles pour pouvoir procéder avec une bonne fiabilité aux inter- et extrapolations nécessaires.

Les expressions chiffrées emploient différentes unités selon les auteurs. On admet que, très grossièrement, 8 à 10 g de matière vivante (poids vif) équivalent à 2,5 g de matière sèche (m.s.) et à 1 g de carbone organique (C.).

2.3.2. Résultats

a) **Domaine benthique.** Compte tenu de ce qui a été dit, il s'agit ici de données ponctuelles non extrapolables, destinées à situer les ordres de grandeur.

- Sables purs, région d'Aberdeen, profondeur 10 m, mesure en place : 4 à 9 g C/m²/an.

- Vases d'estuaires, Aberdeen, zone intertidale, mesure en place : 31 g C/m²/an.

- Sables d'estuaire, Bristol, zone intertidale, mesure en chambre d'incubation : 22 à 50 mg C/m²/heure.

- Vases sableuses sur le plateau continental aux U.S.A. (moyenne) : 30 g C/m²an.
- Sables des fjords danois, profondeur 2 m, mesure en chambre d'incubation : 116 g C/m²/an.
- Sable en zone agitée, Marseille, profondeur 1 à 12 m., mesure en place : 41 à 71 g C/m²/an.
- **Cyanophycées** des récifs de Coraux : 2 g C/m²/jour (!)
- Lagune Ebrié : 22 ± 7 mg C/m²/heure entre 0 et 5 m.
- Plateau continental de la côte sud-marocaine (moyennes) : 0,1 à 0,9 microgr. C/g de sédiment sec/8 heures ; 0,3 à 15 microgr. de Chlorophylle/g de sédiment sec.

b) Domaine pélagique

Observations de la campagne de la Galathée (observations ponctuelles) :

- mer des Sargasses : 0,04 g C/m²/J.
- mer des Açores : 0,11 g C/m²/J.
- à 200 milles au large de la Bretagne : 0,25 g C/m²/J.
- côte ouest de l'Afrique du Sud : 2 à 2,25 (jusqu'à 4) g C/m²/J.

Amplitude de la variation : 10².

Productions moyennes régionales saisonnières (d'après Sisler, 1970).

- mer de Barentz en mai : 1,3 g C/m²/J.
- région du Spitzberg en juin : 2,4 g C/m²/J.
- mer des Sargasses en été : 0,1 à 0,3 g C/m²/J.
- Atlantique centre-équatorial en avril-mai : 0,2 à 0,3 g C/m²/J.
- Atlantique par 15° 45 S. en avril : 0,02 à 0,1 g C/m²/J.
- Pacifique équatorial américain en automne : 0,5 à 1 g C/m²/J.
- Pacifique, 11° N., 150° O. : 0,01 g C/m²/J (minimum relevé).
- mer d'Okohtsk, en mai : 2,0 g C/m²/J.
- nord du Japon, au printemps : 5,1 g C/m²/J (maximum relevé).

Amplitude de la variation : 5.10².

Tenant compte des variations saisonnières, on a estimé des productions annuelles. (Il s'agit d'évaluations, donc d'ordres de grandeur.)

* En baie de Vilaine (Bretagne-Sud), on propose 210 à 220 g C/m²/an avec des pics à 1,3 g/J lors de phénomènes d'eutrophisation.

* Harvey (1950) estime la production primaire de la Manche à 200 g C/m²/an et celle du golfe du Maine à 300 g C/m²/an.

* Minas évalue celle de la Méditerranée occidentale à 75 g C/m²/an.

* Pour l'océan Indien équatorial, Sisler propose 0,2 g C/m²/J, soit 73 g C/m²/an et pour l'ensemble de l'océan, 0,3 à 0,5 g C/m²/J ou 110 à 180 g C/m²/an.

En résumé on pourra distinguer quatre types de milieux en fonction de l'importance de leur production primaire.

1) L'ensemble des plateaux continentaux (province néritique) où la production primaire est élevée (plus de 0,4 g C/m²/J avec des pics à 2 g, supérieure à 100 g C/m²/an) du fait de l'importance des apports telluriques riches en éléments minéraux nutritifs qui se dispersent le long du littoral à partir des régions estuariennes, et aussi par la suite de la faible

profondeur qui permet, grâce aux turbulences, la remise fréquente en solution des nutriments adsorbés dans les sédiments.

2) Quelques régions, de surface limitée, correspondant à des soulèvements d'eaux intermédiaires (*upwellings*) provoqués par des causes diverses (divergences de courants permanents, courants saisonniers, etc.) qui amènent dans la couche euphotique des eaux chargées en nutriments provenant de la dégradation de la matière organique en zones profondes obscures. Côte péruvienne, côte sud-ouest africaine, divergence du Pacifique équatorial, etc., figurent parmi les régions les plus productives de l'océan mondial avec des productions au moins supérieures à $1 \text{ g C/m}^2/\text{J}$ (350 à 400 g/an), normalement de l'ordre de $2,5 \text{ g C/m}^2/\text{J}$ (900 g/m²/an), et exceptionnellement 4 à $5 \text{ g C/m}^2/\text{J}$.

3) Les régions tempérées et subpolaires des océans, dont la production primaire moyenne est comprise entre 50 et $100 \text{ g C/m}^2/\text{an}$ avec un fort pic printanier, mais reste limitée par les faibles éclaircissements hivernaux et la raréfaction des nutriments en été.

4) L'ensemble de la province océanique des mers intertropicales comprises entre 30° N et 30° S, qui couvre d'immenses surfaces et où la présence d'une thermocline très prononcée et permanente limite les apports de nutriments des eaux profondes vers la couche euphotique. En conséquence les « eaux bleues » tropicales représentent, en moins accentué toutefois, l'équivalent qualitatif en milieu océanique des régions désertiques terrestres. Malgré la grande épaisseur de la couche euphotique (jusque vers 200 m du fait de la transparence des eaux) et un étalement régulier de la photosynthèse tout au long du cycle annuel (bonnes conditions climatiques), la faiblesse de la biomasse phytoplanctonique de ces eaux pélagiques tropicales, inférieure à $0,2 \text{ g/m}^2$, ne permet qu'une production annuelle comprise entre 10 et $50 \text{ g C/m}^2/\text{an}$.

Pour ces deux derniers ensembles, c'est-à-dire la majeure partie de la haute mer, la production primaire moyenne est donc souvent inférieure à $0,2 \text{ g C/m}^2/\text{J}$ soit $70 \text{ g C/m}^2/\text{an}$.

L'amplitude de la variation, représentée par un facteur de 10 à 25, est nettement plus étroite que dans les milieux continentaux et si on parle parfois de zones marines désertiques, il y a là un abus de langage.

Les résultats d'expérimentations dans de grands volumes transparents en place, ainsi que des considérations théoriques tenant compte de la diminution de l'éclaircissement en fonction de la multiplication des cellules (auto-ombrage), mais supposant des conditions écologiques optimales entretenues, amènent Takahashi et Parsons (1972) à proposer une production maximale théorique en milieu naturel de $10 \text{ g C/m}^2/\text{J}$. On obtient beaucoup plus dans des « blooms » artificiels entretenus dans les installations aquacoles.

2.3.3. Des synthèses générales ont été proposées

1) Biomasse végétale mondiale : (en poids de carbone organique) :

- d'après Ryther (1959) :
- Biomasse végétale océanique : $1,1 \cdot 10^9$ tonnes
- Biomasse végétale terrestre : $830 \cdot 10^9$ tonnes, dont :
 - aires cultivées, prairies, brousses, etc. : $15 \cdot 10^9$ tonnes
 - forêts : $815 \cdot 10^9$ tonnes

– d'après Bogorov (1966) :

– Biomasse végétale océanique : $1,7 \cdot 10^9$ tonnes (bonne concordance de l'ordre de grandeur avec l'auteur précédent).

2) Production primaire mondiale (en poids de carbone organique) :

La production primaire marine a été évaluée par divers auteurs ici encore avec une bonne concordance :

- d'après Loomis (1949) : $9 \cdot 10^{10}$ tonnes
- d'après Rabinovitch (1951) : $15,5 \cdot 10^{10}$ tonnes
- d'après Steeman-Mishke (1965) : 1,2 à $1,9 \cdot 10^{10}$ tonnes
- d'après Koblenz-Mishke (1965) : $1,3 \cdot 10^{10}$ tonnes
- d'après Bogorov (1966) : $1,3 \cdot 10^{10}$ tonnes

On adopte généralement $2 \cdot 10^{10}$ à $5 \cdot 10^{10}$ tonnes, soit 20 à 50 milliards de tonnes de carbone organique ou 200 à 500 milliards de tonnes de matière vivante comme la valeur de la production végétale océanique totale alors que la production végétale continentale totale est évaluée à $2,5 \cdot 10^{10}$ tonnes de carbone (Gilmartin 1969).

3) Ramade (1974) propose pour la production végétale évaluée en poids de matière sèche (m.s.), en $g C/m^2/an$, les chiffres suivants :

- eau du large : 100 g ; eau du plateau continental : 200 g
- forêts : 1 200 à 1 500 g ; cultures 2 500 à 9 400 g

Soit des productions végétales totales, toujours en matière sèche :

- océans : $30 \cdot 10^9$ tonnes ;
- continents : $53 \cdot 10^9$ tonnes.

D'après tous ces chiffres, on constate que les différents auteurs se sont accordés sur les ordres de grandeur et que :

a) La biomasse végétale terrestre est de très loin supérieure à la biomasse océanique (d'un facteur de 5 à $8 \cdot 10^2$), ce qui n'était pas évident a priori.

b) Les productions au mètre carré sont elles aussi beaucoup plus faibles dans le domaine marin que dans le domaine continental où les maxima sont évidemment atteints dans les zones de culture.

c) La production primaire totale marine n'est pourtant que légèrement inférieure à la production primaire totale terrestre et reste du même ordre de grandeur. Cela signifie que les végétaux marins ont une puissance unitaire de synthèse, donc une **productivité pondérale (P/B)** élémentaire très supérieure à celle des végétaux terrestres. Deux raisons ont été proposées :

- les végétaux terrestres ont de nombreuses parties non chlorophylliennes, donc non productrices par elles-mêmes ;
- les végétaux marins baignent dans le milieu nutritif si pauvre soit-il par toute leur surface, sont de petite taille, ont en général des cycles vitaux courts, donc un « turn-over » rapide.

Malgré cette supériorité « individuelle » la production primaire marine ne représente guère que 40 % de la production primaire planétaire (Whittaker, 1970).

Enfin en terme de productivité ou de rendement énergétique, la conversion de l'énergie solaire en biomasse végétale atteindrait 3 % au maximum dans certaines forêts ; elle est estimée à 0,1 % pour l'ensemble des continents et à 0,04 % pour les océans.

3. La production « paraprimaire »

Le matériel organique non vivant et les agrégats particuliers

3.1. Ressources nutritives « primaires » non végétales

La production primaire des végétaux chlorophylliens apparaît comme la base pratiquement exclusive des pyramides trophiques et, jusqu'à présent, a été seule prise en compte dans les évaluations quantifiées. Depuis quelques années pourtant on commence à penser que d'autres sources de production de matière vivante à partir d'éléments simples (organiques ou minéraux) pourraient jouer un rôle non négligeable dans le trophisme animal :

1) Les productions bactériennes très ponctuelles des sources hydrothermales profondes, actuellement considérées, on l'a dit, comme non significatives ;

2) Le matériel organique non vivant en suspension ou en solution dans la masse d'eau ou sur le fond. Quantitativement important, c'est lui qui va être envisagé ci-dessous.

Une partie de ce matériel est constituée par un ensemble particulière, cadavres et débris en provenance des organismes vivants, ainsi que détritiques divers, telles les logettes vides d'Appendiculaires ou les mues d'Arthropodes. On avait reconnu leur existence depuis longtemps, mais cela ne représente au total qu'une masse relativement restreinte. Au contraire, on a récemment mis en évidence la présence dans l'eau de mer, en quantité surprenante, de substances organiques dissoutes ou colloïdales. Ce matériel organique non vivant, plus ou moins stabilisé, est omniprésent ; il participe à l'**humus marin**; particulièrement abondant entre 0 et 400 mètres, on le trouve plus dilué dans toute la masse d'eau profonde jusqu'à 5 000 mètres au moins, et de façon pratiquement uniforme. Cette homogénéité est la conséquence de son ancienneté et du brassage, lent mais total, de l'océan planétaire. Il est constitué, pour sa partie dissoute, partiellement par des grandes molécules de polysaccharides et de protéines relativement labiles mais surtout par des molécules plus petites beaucoup plus stables.

3.2. Leur utilisation

1) On a montré que les particules fines inertes, organiques ou non, en suspension ou déposées, adsorbent intensément le matériel dissous, et que les microorganismes, et en particulier les Bactéries, y trouvent alors une ressource nutritive importante. Il y a là, dans le domaine benthique en particulier, une voie trophique qui mène jusqu'aux grands Métazoaires par l'intermédiaire du microbenthos et des limivores.

2) On a par ailleurs pu élever en laboratoire de nombreux Protozoaires non chlorophylliens uniquement à partir de matière organique dissoute. On a montré aussi que certains Coelentérés étaient susceptibles d'utiliser directement des aminoacides à des dilutions assez faibles. Certaines Algues peuvent assimiler le glucose à des dilutions de l'ordre du microgramme au litre. On a même pu maintenir en vie des Poissons (Mugilidés) en eau totalement dépourvue d'éléments figurés mais enrichie en protéines dissoutes. Le cas extrême est celui des Pogonophores totalement dépourvus de système digestif. Toutefois cette assimilation directe reste finalement très limitée chez les Métazoaires où on se trouve plutôt en présence d'utilisation qualitative.

3.3. Agrégats particuliers

Le phénomène le plus important est celui de la formation *de novo*, à partir du matériel dissous, d'**agrégats organiques particuliers**. Si, par filtration sur membrane, on élimine toutes les particules d'un échantillon d'eau de mer, et qu'on la laisse reposer, il s'en reconstitue. Il est donc possible que de telles particules prennent naissance à partir d'un germe préexistant comme une grosse molécule ou, dans le milieu naturel, à partir d'un microdébris. Quelle que soit l'origine de ces particules, néoformation ou termes ultimes de la désagrégation du matériel organique mort, elles servent de support à des **Bactéries épiphytes** qui, tout en les exploitant, sont de plus capables d'utiliser les substances dissoutes de leur environnement et accroissent peu à peu ainsi les dimensions de ce qui est devenu un « **agrégat particulaire** » associant à un support organique non vivant, de la matière vivante bactérienne en accroissement. Ces agrégats peuvent évidemment se constituer et évoluer à toutes les profondeurs puisqu'à toutes les profondeurs il y a des microparticules inertes, des substances organiques dissoutes et des bactéries.

La destinée de ces agrégats est très controversée. L'accroissement de leur masse les conduit probablement à descendre peu à peu vers les profondeurs ; il semble pourtant possible que, dans certains cas, les activités bactériennes y développent des micro-bulles gazeuses qui tendraient au contraire à les faire remonter. Ils pourraient alors venir se dissocier dans la couche la plus superficielle de l'eau en y libérant diverses molécules organiques, ce qui expliquerait la complexité biochimique de cette couche où on a mesuré jusqu'à 220 microgrammes d'acides aminés (non identifiés) au litre.

L'existence, tout à fait certaine même si leur origine est encore discutée, de ces agrégats particuliers ne peut plus être négligée car ils représentent une source de nourriture figurée accessible à des animaux microphages et principalement aux filtreurs présents dans le plancton à toutes les profondeurs et dans tout le volume océanique, alors que le phytoplancton est limité à une mince couche superficielle.

Les molécules organiques de petite dimension semblent pouvoir être utilisées très vite et directement par les Bactéries du milieu pélagique. Les molécules les plus grosses doivent probablement au préalable être adsorbées et fixées sur des agrégats préexistants. On a noté que ces

agrégats ont généralement un rapport C/N plus élevé que celui de la matière vivante, donc présentent un déficit en Azote. Leur utilisation supposerait l'absorption conjointe d'Azote inorganique par les Bactéries (utilisation hypothétique de la réserve de sels minéraux de la zone aphotique). Sur le plan trophodynamique, on remarquera aussi que cette matière organique suit un circuit court, susceptible d'être utilisé pour la production du milieu sans repasser par la minéralisation et la photosynthèse, ce qui améliore le rendement énergétique global de l'écosystème.

On ignore si les animaux filtreurs qui les consomment, assimilent réellement la totalité des agrégats particulaires ou ne tirent parti que des bactéries épiphytes et non de la fraction non vivante (ou vice versa). Quoi qu'il en soit, ces agrégats particulaires représentent une véritable production qui à partir de matériel dégradé, reconstitue une ressource permettant à des animaux filtreurs de compléter leur ration alimentaire près de la surface et d'en faire peut-être leur seule nourriture lorsque les végétaux font défaut, ceci au même titre que la production bactérienne à partir des déchets, déjà évoquée, et particulièrement abondante sur le fond. Son rôle dans le milieu pélagique pourrait même devenir primordial dans les zones profondes et dans les eaux centrales (intertropicales) superficielles, particulièrement pauvres en phytoplancton. C'est ainsi que le problème du régime alimentaire des larves leptocéphales d'Anguilles pourrait trouver là une solution au moins partielle. (D. Gascuel, *com. pers.*).

3.4. Bilan et synthèse

Cette prise en considération de la phase organique dissoute et de son passage réversible (que les bactéries y interviennent ou non) à une phase particulaire, est un aspect relativement nouveau et qui apparaît de plus en plus comme très important pour la compréhension du cycle général de la matière organique dans les milieux océaniques, en particulier dans les couches profondes ou très peu productives au sens classique du terme.

- 1) Le matériel organique vivant.
- 2) Le matériel particulaire non vivant (cadavres, débris ou agrégats néoformés).
- 3) Les substances organiques dissoutes,
- 4) Les minéraux biogènes.

... ne sont que des phases, très étroitement imbriquées les unes dans les autres, du cycle général de la matière dans l'écosystème. Jusqu'à présent on prenait surtout en considération les minéraux et la phase vivante ; on suppose maintenant que le matériel vivant ne représente qu'une faible fraction de la matière organique présente dans les océans.

D'après une compilation de Florès (1973), la répartition probable des différentes formes de la matière organique serait la suivante :

Matière dissoute : 90 % ; Agrégats : 8 % ; Matière vivante : 2 %.

Duce et Duursma (1977) évaluent la masse de carbone organique dissous à $66,5 \cdot 10^{10}$ tonnes ; si on prend en compte la totalité du carbone organique de l'écosystème océanique, on arrive à la répartition suivante :

Etat dissous	: 89 %.
Etat particulaire non dissous	: 9 %.
Phytoplancton	: 2 %.
Zooplancton	: 0,2 %.
Poissons	: 0,002 %.

Woodwell (1978) évalue la matière organique dissoute dans la masse océanique à $30 \cdot 10^9$ tonnes de carbone au-dessus de la thermocline et à 1 000 à $3 000 \cdot 10^9$ tonnes sous la thermocline alors que la biomasse vivante ne serait que de $2 \cdot 10^9$ tonnes de carbone seulement.

En mer du Nord, Jones et Henderson estiment la masse d'azote organique du matériel non vivant à 25 g N/m^2 pour une biomasse vivante totale de 2 g N/m^2 alors que la teneur en azote minéral serait de 5 g/m^2 au maximum (fig. 75).

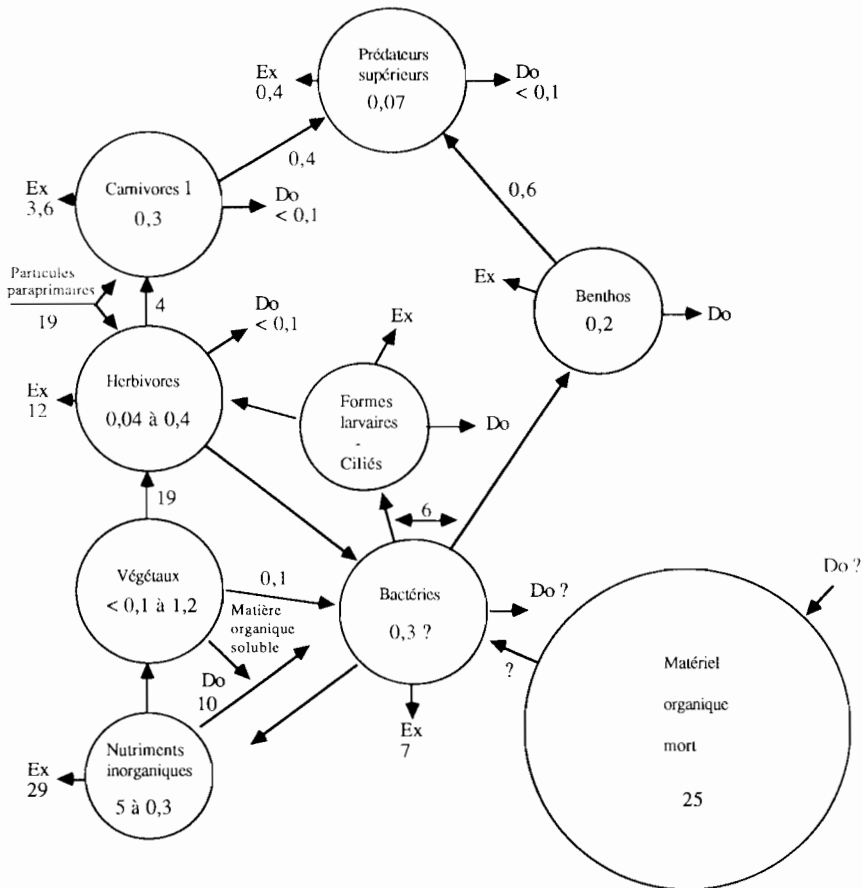


FIGURE 75 : Les différents compartiments de l'écosystème de la mer du Nord : essai de quantification

Les biomasses sont exprimées en g d'azote/m² et les flux en g d'azote/m²/an.
 Do : Matériel organique non vivant ; Ex : Excreta.
 Adapté de JONES et HENDERSON (1980).

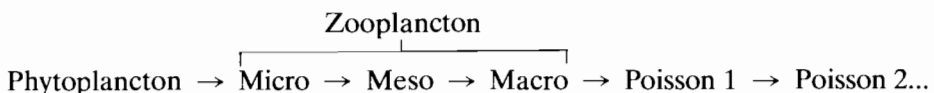
CHAPITRE IV

Les phases de transformation La production animale

1. Présentation générale

On admettra en première approximation, en négligeant les productions paraprimaires et l'utilisation de la matière dissoute, que la biomasse végétale constitue le premier maillon vivant de la chaîne trophique à partir duquel va s'élaborer le reste du réseau alimentaire, donc la totalité de la biomasse animale. Tous les maillons qui suivent sont des consommateurs directs ou indirects des végétaux, en particulier toutes les espèces intéressant l'halieutique. Les consommateurs de la production primaire sont les **phytophages** ou **herbivores** ou **brouteurs**, parfaitement situés, au contraire des consommateurs de niveaux supérieurs qui se succèdent sur une chaîne assez longue et surtout avec des positions parfois imprécises. Un consommateur de phytophage est, par définition, un **carnivore de premier degré**, lui-même consommé par un **carnivore de second degré**, etc. Le schéma est simple dans son principe mais, dans la réalité, le régime alimentaire d'une espèce porte rarement sur un seul niveau ; il est le plus souvent mixte et évolue avec l'âge ; de plus le cannibalisme n'est pas rare ; une espèce est alors difficile à situer de manière univoque. Dans le cas des **carnivores** de niveaux élevés, des **omnivores** et surtout des **détritivores** et **limivores**, du domaine benthique en particulier, le problème n'a pas de solution simple. Dans ce dernier cas, sur la chaîne alimentaire s'insèrent un ou plusieurs cycles de réutilisation de la matière organique sans passage par la synthèse végétale, avec des relations directes entre chaînons non successifs. Le cycle peut ainsi se refermer partiellement sur lui-même, mais il ne peut pas y avoir indéfiniment auto-entretien, puisque tous ces transferts ont un rendement inférieur à 1. La photosynthèse est indispensable pour réinjecter de l'énergie dans le système.

On sera donc amené à s'appuyer sur un modèle très simplifié (comme dans l'exemple de la fig. 76) qui, en s'en tenant d'abord aux grands compartiments écologiques du domaine pélagique, peut être schématisé comme suit :



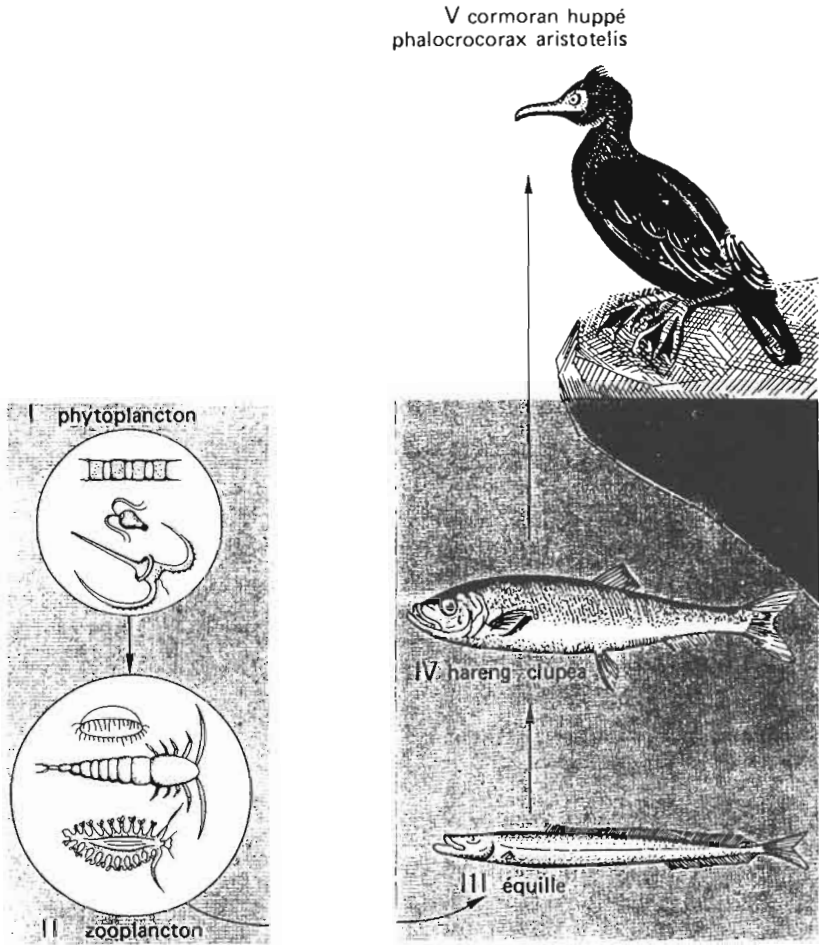


FIGURE 76 : Exemple de chaîne alimentaire courte.
Parfois, le niveau III peut être absent.

Réf. : RAMADE, 1974.

Il y a évidemment des enjambements possibles à tous les niveaux. Grossièrement, sur une telle chaîne longue, les Poissons se situent au niveau des carnivores 3-4 avec de notables exceptions dans les deux sens (Anchois ou Thons). Autrement dit, si on admet à chaque transfert un rendement de 10 à 20 %, il faudrait 1 tonne de production végétale pour fournir 10 gr à 10 kg de poissons selon les cas. On va maintenant tenter d'approfondir les modalités de ces transferts de matière (ou d'énergie) en vue de préciser si possible ce qui précède.

2. Approche analytique

2.1. Les enchaînements

Elle est très ancienne et a suscité de nombreux travaux. Elle vise à débrouiller les enchaînements trophiques au niveau de l'espèce, qualitativement d'abord (qui mange qui ?), puis quantitativement.

a) Description des enchaînements. En général on établit ces enchaînements en partant du sommet constitué par une espèce prédatrice de haut niveau (intéressant la pêche souvent). A partir de l'analyse des contenus stomacaux, en descendant la chaîne de proche en proche, on définit les flux alimentaires et les taux de prélèvement jusqu'à la production primaire, en fonction de la saison et de l'âge des différents « partenaires » en cause. Des résultats importants en ce sens ont été obtenus, tous évidemment de type monographique, exigeant chacun une quantité énorme de données. Tous montrent à partir d'un sommet monospécifique, une base trophique large, plurispécifique avec de nombreuses interrelations ; d'où les notions de **pyramide trophique** et de **réseau trophique**. Le cas du Hareng, présenté dans la fig. 77, montre la complexité de telles pyramides et les limitations de leur utilisation quantitative.

b) A l'inverse, on peut partir de la production phytoplanctonique et tenter de décrire, souvent au prix de simplifications, et en s'en tenant à de grands ensembles, le réseau trophique pour des écosystèmes limités. Le cas de la zone antarctique de l'océan Austral, relativement favorable car assez simple, est présenté dans la fig. 78.

c) Même les enchaînements apparemment les plus directs, ne sont pas forcément simples. Ainsi les Copépodes adultes, principaux herbivores du milieu pélagique, sont mal adaptés à la consommation du petit nanoplancton (< 20 microns) qui peut représenter jusqu'à 20 % de la biomasse phytoplanctonique ; Ciliés et formes larvaires du méroplancton en sont les principaux consommateurs, eux-mêmes servant de proie à des Copépodes. Ceux-ci, au niveau du groupe, ont donc un régime mixte à base de végétaux (herbivores) et de micro-zooplancton (carnivores 1).

Un groupe zoologiquement très homogène comme les Euphausiacés, n'occupe pas une position trophique précise. Sur les 16 espèces principales du Pacifique tropico-équatorial dont la taille adulte varie de 0,5 à 3,5 cm, on rencontre (fig. 79) :

4 carnivores stricts, essentiellement sur Copépodes et Chaetognathes, mais prélevant sur l'ensemble du petit zooplancton, donc aussi sur les petits Euphausiacés ;

4 carnivores préférentiels mais avec un complément phytophage,

4 euryphages,

2 phytophages préférentiels mais avec un complément phytophage,

2 strictement phytophages qui sont numériquement les plus abondantes.

Ces mêmes Euphausiacés servent de proie :

– lorsqu'ils sont aux stades œufs et larves, à des éléments du zooplancton, donc aux mêmes Euphausiacés adultes,

– adultes, au micronecton : crevettes et petits poissons pélagiques, eux-mêmes consommés par les grands prédateurs,

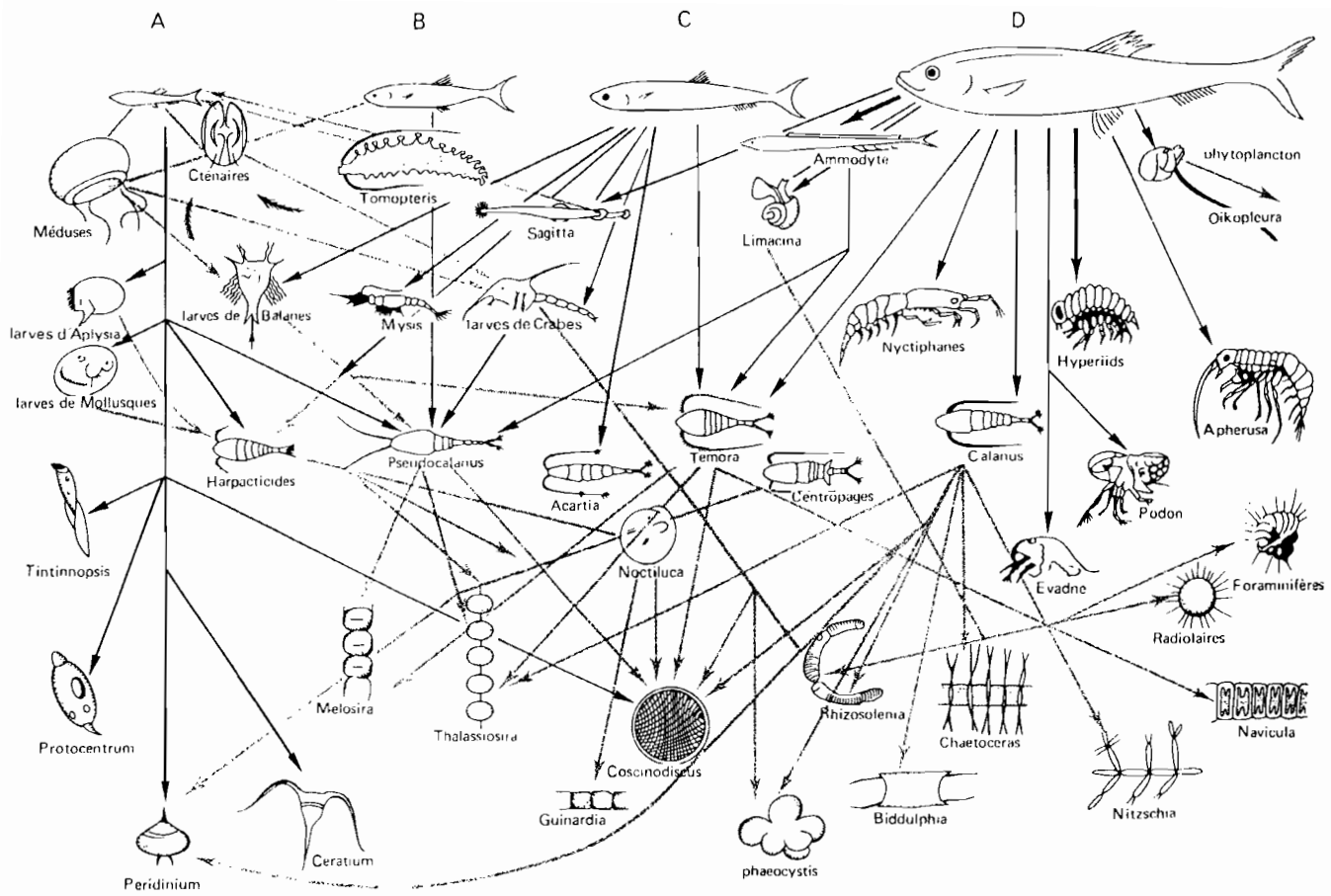


FIGURE 77 : Réseau trophique du Hareng

On notera l'évolution du régime alimentaire en fonction de la taille du prédateur ; A : poissons de 0,6 à 1,3 cm ; B : entre 1,3 et 5,5 cm ; C : entre 4 et 12,5 cm ; D : au-dessus de 12,5 cm.

Ref. : RAMADE (1974), d'après WELLS et coll., in CLARKE (1959).

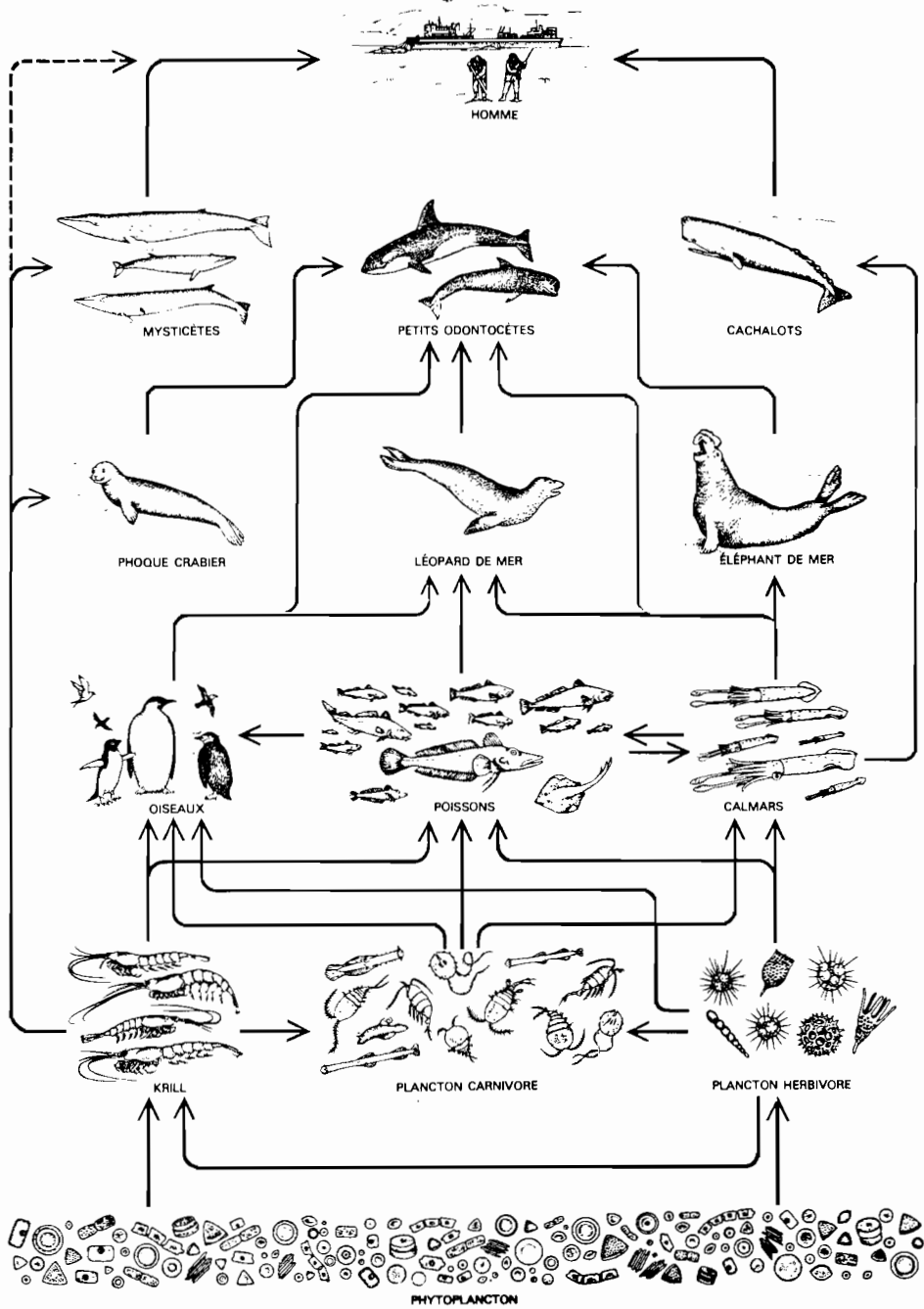


FIGURE 78 : Schéma des relations trophiques dans l'écosystème de l'océan Austral

Dans cet écosystème entourant le continent Antarctique, un des principaux maillons de la chaîne alimentaire qui s'étend du phytoplancton aux grands Cétacés et à l'Homme est le Krill (Euphausiacés), qui représente une biomasse extrêmement importante. Si la population d'une des espèces qui se nourrissent du krill diminue (pêche intensive des Baleines bleues), l'effectif des populations d'autres espèces ayant le même régime augmente (on l'a observé pour les Manchots, les Phoques et d'autres Baleines). Plusieurs pays ont entrepris de récolter directement le krill.

Réf. : J. BEDDINGTON et R. MAY, *Pour la science* (janvier 1983).

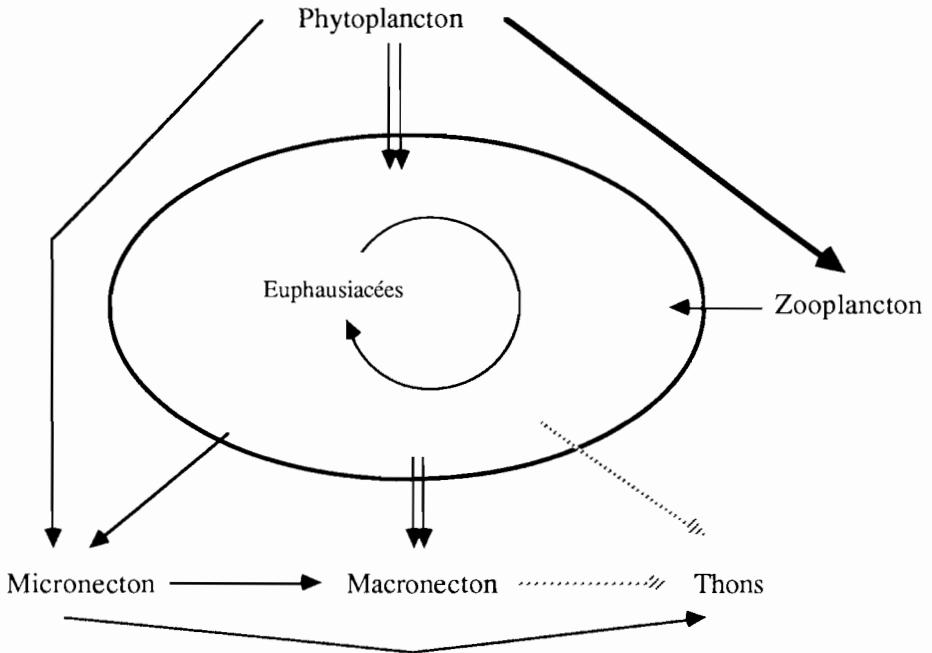


FIGURE 79 : La position trophique des Euphausiacés

— directement aux grands carnivores comme les thonidés, dont ils constituent une des proies principales.

d) Au contraire, les écosystèmes estuariens abritent souvent des chaînes trophiques simples et courtes. On y trouve des Mysidacés qui se nourrissent directement de particules détritiques végétales d'origine continentale maintenues en suspension par les fortes turbulences. Ils peuvent atteindre des densités de plusieurs centaines d'individus par m³ d'eau et sont la proie de Poissons divers. Un tel raccourcissement de la chaîne (Poissons en carnivores 1), procure à ces milieux un rendement exceptionnel d'autant plus que, à cette production végétale « exogène » abondante, s'ajoute une production primaire locale élevée liée aux apports terrigènes de nutriments et à la précocité du réchauffement printanier. Ceci justifie l'attention qui devrait être attachée à la préservation de ces milieux, actuellement très perturbés par les activités humaines, bien qu'ils ne représentent qu'une infime partie du volume océanique.

2.2. Protocole théorique

En toute rigueur, la donnée de base nécessaire au déchiffrement d'un réseau trophique est la connaissance et l'analyse statistique quantitative des bols alimentaires des différentes espèces incluses dans le réseau et ceci aux différents âges et stades physiologiques. On pourra alors situer, à l'intérieur du réseau, l'importance du prélèvement de chaque prédateur sur chaque espèce-proie. En se référant à leurs biomasses respectives

dans l'écosystème, il devient possible d'évaluer le volume des différents transferts d'un niveau trophique à l'autre et les différents taux d'exploitation. On dira d'une espèce, et ceci pour chacun de ses stades, qu'elle est prédatrice à $n\%$ sur un niveau, à $n'\%$ sur un autre, etc. En affinant et en suivant chaque chaîne, on pourra alors théoriquement évaluer :

- la masse consommée en amont par espèce en terme de production primaire,
- la production disponible en aval.

L'ensemble, centré sur une espèce, aboutit à un réseau trophique quantifié qui la situe dans son écosystème. Un tel travail, étendu aux principales espèces d'un écosystème, avec leurs interrelations, ne semble pas avoir encore été réalisé totalement, mais de nombreuses monographies ont été établies comme le réseau du Hareng en mer du Nord déjà présenté, le travail de M.H. du Buit sur les poissons du talus continental, des travaux monographiques anglais sur les Pleuronectes de mer du Nord, etc.

2.3. Les taux de transfert

Toujours dans un esprit analytique, certains concepts généraux sont utilisés en vue de préciser quantitativement les mécanismes d'échange et de production pour chaque niveau. Une fois établie une succession trophique précise, on prendra en compte le rapport entre la production disponible au niveau n et la production effectivement réalisée par le niveau $n + 1$ (les biomasses étant considérées comme stables). On évalue ainsi le rendement du système au passage d'un niveau à l'autre. Ce rendement global, ou **taux de transfert**, comporte deux composantes essentielles, indépendantes, qui peuvent elles-mêmes être analysées : le coefficient écotrophique et le rendement de conversion.

2.3.1. Le coefficient écotrophique E

C'est le pourcentage de la production des espèces-proies consommé par l'espèce (ou les espèces) prédatrice(s), autrement dit, en généralisant, la part de la production du maillon m prélevée par le maillon $m + 1$. Il est évident qu'une production n'est jamais entièrement utilisée par le maillon supérieur ; il y a des individus qui échappent à la prédation directe, leurs cadavres étant alors consommés par les nécrophages ou dégradés, mais ce transfert échappe à la chaîne directe.

La valeur du coefficient écotrophique est liée à l'équilibre écologique prédateur/proie, lui-même variable dans l'espace et dans le temps. Cette question a fait l'objet de nombreux travaux en écologie fondamentale, surtout dans le domaine continental. Dans le domaine marin, on peut admettre que :

1) Dans les cas favorables, mais pas toujours, l'essentiel du phytoplancton est capturé par des zooplanctontes filtreurs. Un individu de *Calanus finmarchicus*, Copépode dominant de l'Atlantique Nord, peut filtrer une

centaine de cm^3 d'eau par jour; leur densité est souvent telle que toute la masse d'eau où ils vivent peut être considérée comme filtrée assez souvent pour que toute la production primaire environnante soit susceptible d'être capturée. L'analyse des contenus stomacaux a montré que, dans un certain intervalle dimensionnel (5-100 microns), la nourriture de ces *Calanus* reflète qualitativement la composition phytoplanctonique de la biocénose; il n'y a donc pas de choix. D'autres espèces auront évidemment des fourchettes dimensionnelles de capture différentes.

2) Aux niveaux supérieurs, c'est-à-dire au passage herbivore-carnivore et lors de la prédation entre carnivores successifs, le rôle de la filtration, donc de la capture aléatoire et passive, va diminuer, alors que la capture active avec choix sélectif va devenir prédominante sinon exclusive.

3) Enfin il existe dans les niveaux supérieurs, des culs-de-sac trophiques, au moins partiels, plus ou moins importants: Méduses, petits poissons pélagiques, etc.

Pour qu'une production primaire soit convenablement utilisée, il sera nécessaire que coexistent des espèces phytophages puis carnivores de différentes strates dimensionnelles et à régimes alimentaires variés, assurant un large prélèvement. La variété spécifique est donc dans ce domaine un facteur favorable. C'est le concept d'**équilibre écotrophique** d'un écosystème auquel on reviendra.

2.3.2. Le coefficient de conversion *K*

C'est un concept classique en Zootechnie, rapport entre le poids de proie fraîche ingéré et l'accroissement de poids du prédateur. Le principe de la méthode d'évaluation ainsi que les paramètres utilisés sont sensiblement les mêmes que ceux des zootechniciens. Les données de différentes provenances (laboratoires, élevages intensifs ou extensifs) sont relativement plus sûres que pour *E*, mais leur extrapolation au milieu naturel, bien que très défendable, est difficile à contrôler. La part d'énergie consommée et consacrée à l'effort de recherche et de capture de la proie *y* est plus élevée, encore que très variable en fonction du comportement: aux deux extrêmes, la Baudroie, presque toujours immobile, chasse à l'affût, alors que les Thonidés nagent en permanence et poursuivent leurs proies.

En définitive, le long d'une chaîne trophique linéaire, on admet pour chaque transfert une combinaison **E.K.** voisine de 10 à 15 % aux niveaux supérieurs et proche de 20 % au premier niveau:

- Transfert végétaux-phytophages: *E* = 66 %, *K* = 30 %; **E.K.** = 20 %.
- Transferts entre carnivores (au mieux): *E* = 75 %, *K* = 20 %; **E.K.** = 15 %.

2.4. Résultats

Sur de telles bases les données acquises et fiables sont nombreuses mais ponctuelles et limitées et leur extrapolation reste aléatoire. En particulier, peu de données précises et généralisables existent sur les

productions en milieu océanique hauturier. Cette difficulté s'explique, car on cherche, à partir d'une production primaire mesurable et connue, à quantifier les productions des niveaux trophiques supérieurs. Or en toute rigueur, seule la connaissance simultanée :

- a) de la composition de la production primaire de base,
- b) des prélèvements quantifiés et ciblés de chaque prédateur à tous les niveaux,
- c) des « pertes » liées à leur activité métabolique,

... permettrait de situer chaque partenaire et d'estimer : – son rôle dans la prédation à chaque niveau ; – le taux de régénération des nutriments disponibles pour l'entretien de la photosynthèse ; – la quantité de matière disponible à chaque échelon... et au sommet pour que le prédateur-homme récolte les intérêts de l'écosystème sans en entamer le capital producteur.

3. Approche globale

Devant ces difficultés, on a proposé de désigner par **production secondaire** au sens large (s.l.) tout l'ensemble de la production animale que l'on considère comme procédant de la production primaire ; ensuite on raisonne à l'intérieur de cette production secondaire (s.l.) en termes de **niveaux trophiques** non « personnalisés » spécifiquement et dont on essayera, *a posteriori*, d'identifier les composants les plus significatifs.

3.1. Niveaux trophiques successifs

Les **Phytophages** constituent le niveau 1 des protéines animales. C'est un niveau important car il y apparaît certains acides aminés absents auparavant et indispensables au métabolisme des Vertébrés. Les **Carnivores** se situent sur les niveaux suivants : Carnivore 1 = niveau trophique 2, etc. Avec cette convention et un minimum de précision, il devient possible de moduler la terminologie. C'est ainsi que l'on parlera de la production du niveau trophique 1-2 qui serait celui, entres autres, des Copépodes à régime mixte à base de Phyto- et de petit Zooplancton ; la production des Euphausiacés sera en majeure partie une production de niveau trophique 2 (consommation de Copépodes phytophages) mais partiellement de niveau 1 (phytophagie) et de niveau 3 (consommation de Chaetognathes). Si on peut quantifier, au moins grossièrement, l'importance relative de chaque catégorie de proies, on n'est pas loin d'une première évaluation.

En définitive, on distinguera :

1) des productions secondaires, au sens étroit d'accroissement d'une biomasse systématiquement précisée par unité de temps et avant toute prédation,

2) une production secondaire (s.l.), qui prend en compte la résultante de tous les processus engagés dans la consommation et la transformation de la production primaire par, et pour, les animaux (éventuellement sur

une région précisée). On aboutit à la notion de production secondaire = production animale, ou même, en s'en tenant à un point de vue halieutique plus restrictif = production exploitable.

En pratique, souvent, dans les modèles, on se contente de distinguer quatre compartiments sans entrer dans le détail de leur composition : végétaux = production primaire ; — herbivores = phytophages ; — carnivores 1 ; — prédateurs supérieurs.

3.2. Exemples

Cette approche globale, évidemment moins rigoureuse que l'approche analytique, permet toutefois, à partir d'une production primaire connue et en utilisant la notion de taux de transfert, des évaluations quantitatives très approximatives d'abord, mais qui peuvent s'affiner progressivement. Les travaux en ce domaine, assez nombreux, sont encore limités dans l'espace et surtout difficiles à coordonner. On peut citer quelques exemples figurés ici sans commentaires (pour leur analyse, on se reportera aux publications des auteurs) :

- systèmes pélagique et benthique dans leur ensemble, d'après Pérès (1976), *fig. 80 et 84* ;
- aire côtière de la Méditerranée occidentale, d'après Margaleff (1967), *fig. 81* ;
- mer du Nord, d'après Jones et Henderson (1980), *fig. 75*.

Ces schémas représentent les modes de pensée d'équipes et ne constituent pas des propositions de méthodologie générale.

3.3. Les catégories dimensionnelles

Une méthode particulière consiste, au lieu de décrire des niveaux trophiques concrétisés par différentes espèces, à schématiser en considérant que les relations prédateur-proie se font essentiellement selon un **critère de taille**, ce qui est relativement exact aux niveaux inférieurs. On évalue alors les biomasses aux différentes strates par l'emploi de filets à plancton sélectifs (maillage du filet) pour une suite d'intervalles dimensionnels. C'est ainsi que les chercheurs de l'O.R.S.T.O.M. (Le Borgne, 1977) décrivent deux types de production zooplanctonique équatoriale (*fig. 82*), selon un schéma où l'on admet que chaque niveau se nourrit sur le niveau immédiatement inférieur et sur les précédents, avec un taux constant sur chacun d'eux. Ce schéma est d'autant plus exact que l'on se situe vers les petites tailles, les petits organismes étant surtout des filtreurs qui ne font pas de choix, on l'a dit. Les grands prédateurs effectuant un tri, s'attaquent à des proies de toutes dimensions, mais ne représentent qu'une biomasse faible.

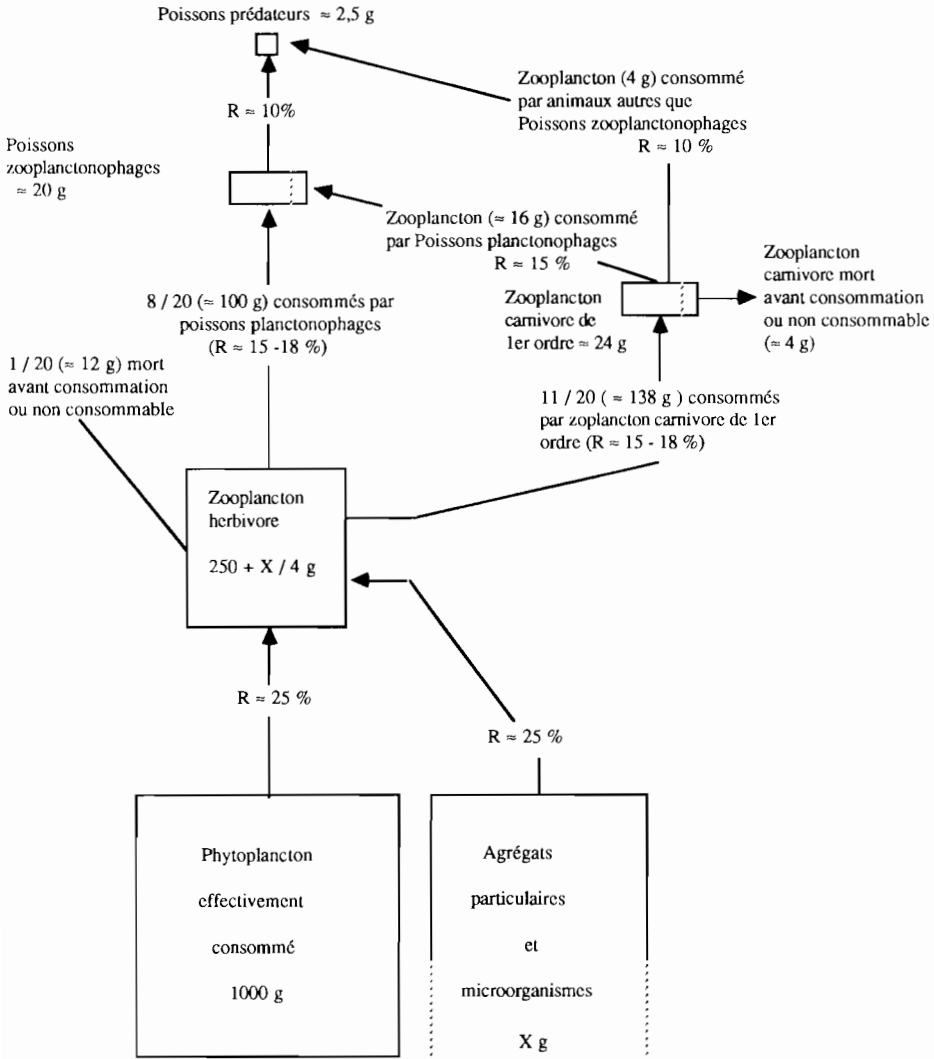


FIGURE 80 : Schéma théorique simplifié des transferts d'énergie dans le réseau trophique du domaine pélagique

Il n'est pas tenu compte des Poissons phytoplanctonophages ni des Cétacés, non plus que du transfert d'énergie vers le domaine benthique. L'intervention de la production par primaire et du bactérioplancton n'est pas chiffrable. — R : rendement de transfert d'énergie stockée. — Comparer à la Figure 84.

Réf. : PÉRÈS (3) redessiné.

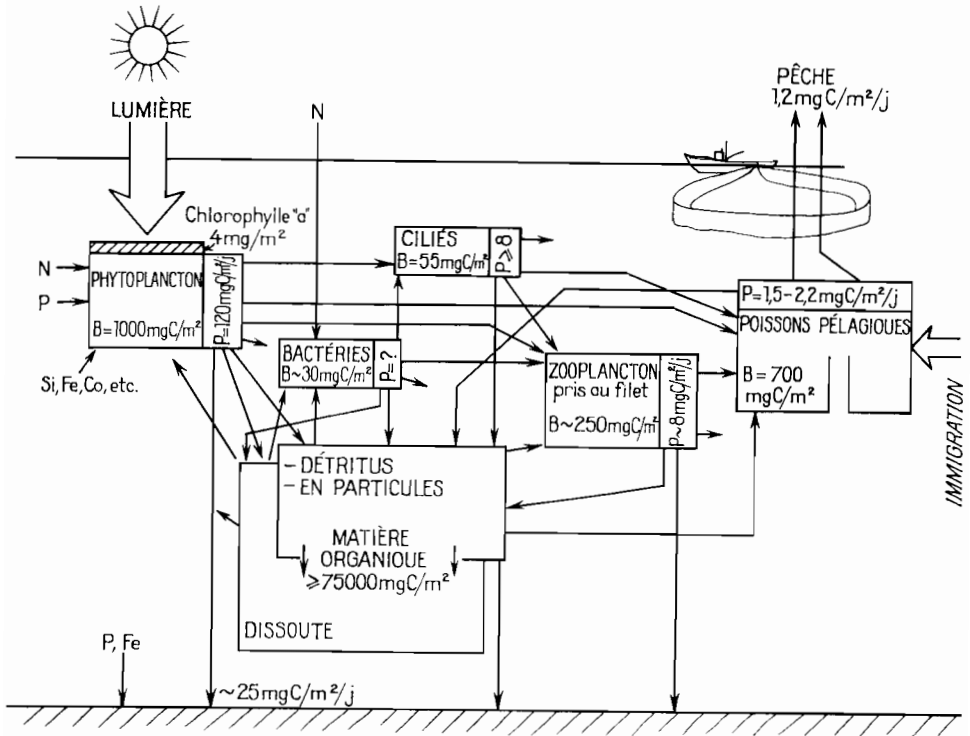


FIGURE 81 : Circulation de l'énergie et de la matière dans un écosystème marin soumis à l'exploitation (aire côtière de la Méditerranée occidentale)

La biomasse est exprimée en mg de carbone organique sous 1m². La production est donnée en mg de carbone organique/m²/jour. Les flèches indiquent la direction du flux.

Réf. : BOUGIS (1974) (1), d'après MARGALEFF (1967).

4. Le premier transfert : phytoplancton – zooplancton

L'importance et la simplicité relative de ce premier niveau de transformation ont été à l'origine de nombreux travaux et de quelques tentatives de synthèse. La plupart posent une simplification et assimilent zooplancton et phytophages ce qui, on l'a vu, est loin d'être exact. Toutefois on constate, d'une part que les zooplanctontes filtreurs sont les principaux phytophages, d'autre part que, au sein du zooplancton, les filtreurs sont dominants en nombre, enfin que la quasi-totalité du reste du zooplancton se nourrit sur les filtreurs. On admettra donc les approximations suivantes : zooplancton = phytophages en majeure partie et Carnivore 1 pour le reste ; les quelques carnivores 2 planctoniques pouvant être négligés dans une approche globale et qui ne recherche que les ordres de grandeur.

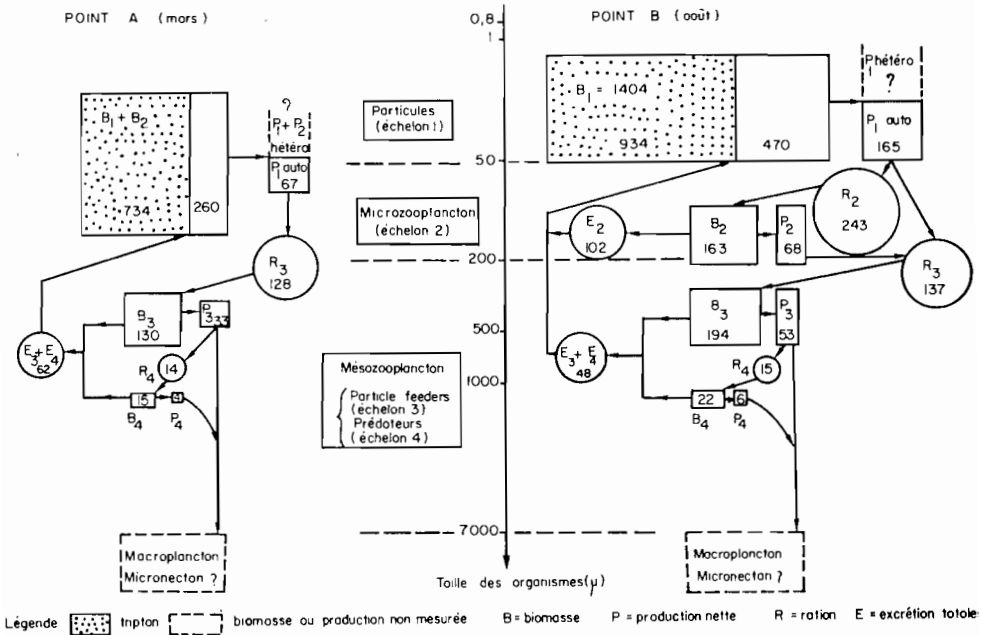


FIGURE 82 : Schéma décrivant les biomasses (mg/m²) et les taux de transfert (mg/m²/jour) de l'azote dans les premiers niveaux (dimensionnels) du réseau trophique de la couche 0-200 m en région équatoriale

- A : Situation oligotrophe (tropicale typique); - B : Situation d'upwelling.

Ref. : Le BORGNE, Cahiers O.R.S.T.O.M. (1977).

4.1. Corrélations phytoplancton-zooplancton

A partir d'observations statistiques, on peut constater que, très logiquement, des couches superficielles riches en phytoplancton coïncident avec des couches plus épaisses riches en zooplancton (fig. 74 et 83). La relation qui intervient étant évidemment d'ordre trophique. Mais il arrive que, lors d'observations ponctuelles, on relève une disjonction. Le zooplancton peut être localisé dans des aires relativement pauvres en phytoplancton et des essaims denses de phytoplancton n'avoient qu'une « faune » de brouteurs très réduite. On se trouve en présence de régions à coefficient écotrophique défavorable. Les rapports quantitatifs relatifs instantanés entre phyto- et zooplancton sont donc à l'extrême de deux types : ils sont directs dans le cas où une même zone est pauvre (ou riche) à la fois dans les deux compartiments du plancton ; ils sont inverses quand une seule catégorie est bien représentée. Ces deux types de relation :

- directes, généralement dans des zones oligotrophes, bien, équilibrées,
- inverses dans des zones écologiquement déséquilibrées,
- ... avec tous les intermédiaires, peuvent également s'observer dans le temps au cours du cycle planctonique annuel d'une aire donnée, les

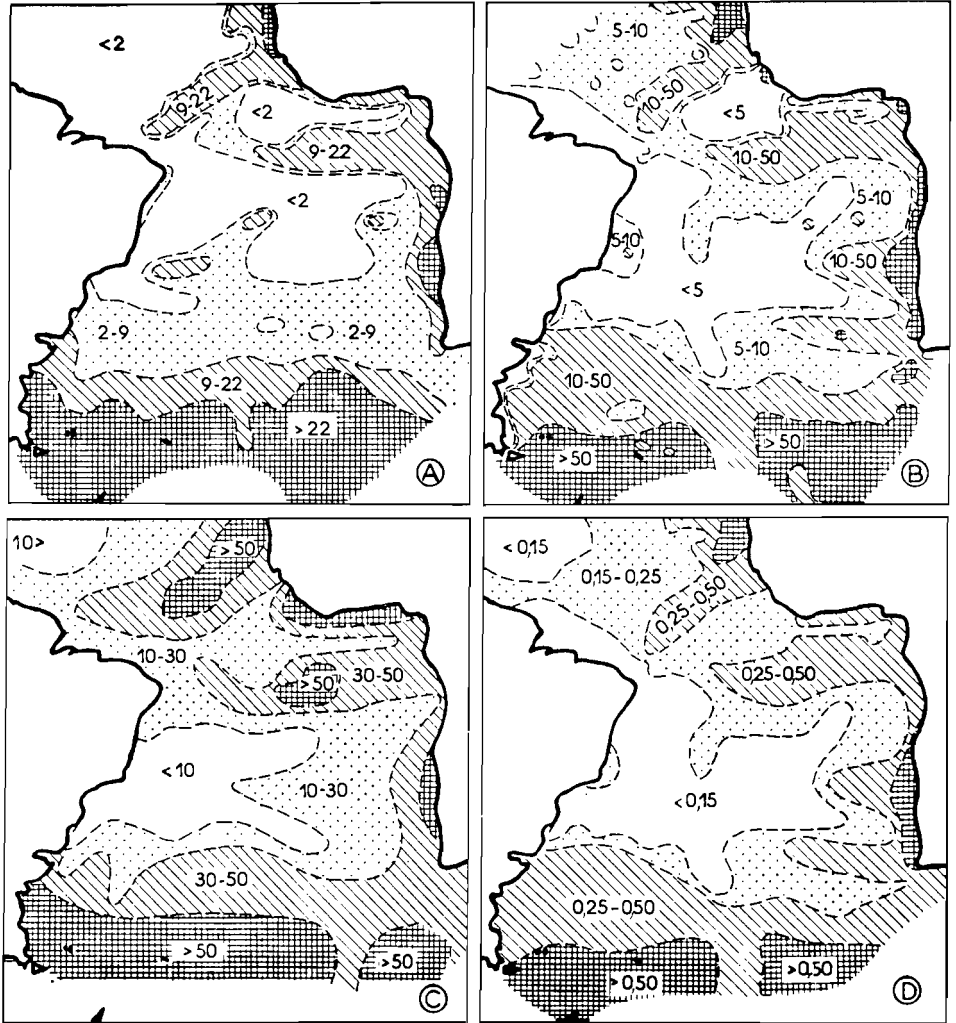


FIGURE 83 : Influence de la teneur de l'eau de mer en phosphates sur l'abondance du plancton et sur la production, dans l'Atlantique

A : teneur en phosphates en mg/m^3 , moyenne des 50 mètres superficiels ; B : abondance du plancton en milliers d'individus par litre d'eau, moyenne des 50 mètres superficiels ; C : nombre de Métazoaires du plancton dans 4 litres d'eau des couches superficielles ; D : production primaire brute en été, en grammes de carbone/ m^2 /jour. Noter la corrélation entre ces 4 facteurs. Voir aussi la Figure 74.

Réf. : DAJOZ (1970), d'après STEEMAN NIELSEN et AABYE JENSEN (1959).

maxima et les minima de densité respectifs du phyto- et du zooplancton pouvant être simultanés, décalés, ou opposés.

En pratique, à grande échelle, une population animale phytophage abondante n'est possible que dans la mesure où la production végétale dans la même zone ou dans une zone proche est, ou a été, élevée. Les relations inverses ne peuvent s'observer que localement ou temporairement. Des moyennes annuelles sur de grandes surfaces donnent toujours des corrélations positives, mais, dans le détail, les rapports quantitatifs entre végétaux et animaux du plancton sont divers et variables.

4.2. Synthèses

Voici, à la suite des synthèses de Pérès et Deveze (en partie d'après les travaux du planctonologiste russe Heinrich, 1960-61) et les compléments de Dandonneau (1975) pour les mers tropicales, comment on peut résumer les modalités les mieux caractérisées des rapports phyto-zooplancton. On se base sur la corrélation quantitative entre la teneur de la couche euphotique en chlorophylle *a* et la biomasse des Copépodes sur 100 mètres d'épaisseur, cette corrélation étant un bon indice des rapports d'abondance phytoplancton-phytophages. On va retrouver ici sensiblement un prolongement des types de production proposés à propos de la production primaire (*III (1), 2.3.4.*).

4.2.1. *Eaux tropicales « typiques » oligotrophes* (plus de 50 % des surfaces océaniques)

a) Des maxima saisonniers de phytoplancton, généralement très amortis et très étalés, apparaissent en relation avec des augmentations de la teneur de la couche euphotique en sels nutritifs (quelles qu'en soient les causes : météorologiques, géographiques ou hydrologiques).

b) Des maxima de zooplancton, encore plus amortis, se produisent quelques semaines plus tard, sur place ou à peu près dans les régions de courants faibles, avec un certain décalage spatial dans les régions de dérives accentuées. Le même phénomène, de plus en plus flou, s'observera pour les niveaux supérieurs.

Bien que significatifs, ces cycles ne sont pas brutaux. Les rapports entre biomasses varient peu. Un état d'équilibre entre les potentialités du milieu et les productions est à peu près réalisé. La lenteur des apports de nutriments et le faible gradient de leurs variations permettent aux peuplements de s'y adapter immédiatement et de les utiliser à peu près totalement. En l'absence de tels apports, les interactions entre : photosynthèse — broutage — activités métaboliques — excrétion — dégradation sur place, maintiennent une production stable, bien que de faible intensité. La diversité spécifique, aussi bien végétale qu'animale, toujours très élevée, assure, malgré des biomasses faibles, une exploitation optimale des différents niveaux de production. L'efficacité écologique et le rendement croissent lorsque les ressources en nutriments augmentent, du fait d'un coefficient écotrophique très favorable.

4.2.2. *Eaux des moyennes et hautes latitudes*

a) Le maximum de phytoplancton survient brutalement du printemps à l'été et entraîne la diminution rapide de la teneur en sels nutritifs.

b) Le zooplancton, assez peu diversifié et surtout constitué de Copépodes au début, se développe rapidement quelques semaines plus tard avec des successions d'espèces. Il y a des séries temporelles de dominance, tandis que s'accroît la diversification.

En général, dans ces types d'eaux, les fluctuations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique sont très importantes. Les rapports de biomasses phyto-zooplancton sont également sujets à de fortes variations. Les cycles sont décalés dans le temps. Le coefficient écotrophique est variable ; relativement défavorable en début de floraison, il s'améliore par la suite. Les débuts de production et les pointes ne sont qu'assez mal utilisés et ceci à chaque niveau.

4.2.3. *Zones d'upwelling*

Dans ces structures, le renouvellement par les eaux de profondeur riches en nutriments mais pauvres en organismes, chasse vers le large les populations en place; dès l'arrivée de l'eau en surface, le phytoplancton va se développer très rapidement ; il en résulte une situation particulière où une nourriture abondante est disponible pour une population de brouteurs d'abord clairsemée qui va s'accroître très vite alors que la population algale décroît déjà par mortalité naturelle et par épuisement des nutriments à l'intérieur de la masse d'eau qui s'éloigne de sa région d'émergence. L'augmentation de la biomasse de carnivores va se faire selon le même processus. Ces diverses phases, relativement déséquilibrées, se traduisent par une corrélation négative assez lâche entre les différents éléments de la chaîne dont les cycles sont déphasés à l'intérieur d'un volume d'eau donné. Le flux d'eau étant continu à partir de la côte, on aboutit à des bandes successives d'abondance plus ou moins stables dans l'espace. L'efficacité écologique dans la région de naissance de l'*upwelling* décroît lorsque la fertilité croît, puisque celle-ci est fonction de l'intensité des apports d'eau jeune et donc de la dérive. Il faut intégrer dans l'espace la totalité du système pour arriver à un coefficient écotrophique acceptable, mais avec un rendement en dessous de l'optimum. A mesure que la masse d'eau vieillit, le coefficient écotrophique s'améliore et les zones qui bordent les *upwellings* vers le large présenteront les efficacités les plus élevées, car ce sont des eaux non encore épuisées, ayant atteint leur maturité et dont les peuplements sont très diversifiés. Ce sont d'ailleurs des zones de pêche très active.

On notera que l'efficacité optimale n'est pas synonyme de production maximale, celle-ci pouvant s'observer dans des zones extrêmement fertiles même avec des taux de transfert relativement bas, surtout dans des écosystèmes à chaîne très courte.

4.2.4. La mer de Behring

C'est un exemple de ce qui précède. La production primaire homogène dans toute son étendue, est de l'ordre de 50 à 100 gr C/m². La floraison printanière paraît y être déclenchée par l'allongement de la photopériode qui est à peu près synchrone sur toute son étendue. Le rapport entre la production secondaire zooplanctonique et la production primaire est de 1/12 à 1/15 dans la région occidentale de cette mer à climat boréo-arctique, et de 1/200 seulement dans la région septentrionale à climat franchement arctique. Cette différence de rendement paraît liée à la date de ponte des principaux Copépodes phytophages qui est fonction de la température ; précoce dans l'ouest réchauffé par la dérive nord du Kourou-shio, elle permet un bon synchronisme entre l'arrivée des jeunes et l'abondance algale ; son retard dans le nord beaucoup plus froid, ne laisse plus aux crustacés que des populations végétales vieillissantes et déjà clairsemées.

4.2.5. L'*upwelling* de l'Afrique du Sud-Ouest

Un cas extrême de mauvais indice écotrophique est celui qui s'observe parfois dans l'*upwelling* de l'Afrique du Sud-Ouest. Le plateau continental est ici très étendu et l'*upwelling*, qui en surface part de la zone côtière, s'enracine loin à l'Ouest à plus de 120 milles au large jusque vers 400 m de profondeur. La remontée d'eau ne se présente pas comme une veine homogène, mais prend une structure cellulaire ; une divergence intense, base de dérives horizontales rapides vers le large, s'établit à une centaine de milles de la côte. Il s'y développe une production végétale maximale très mal utilisée par un zooplancton dilué et très jeune. Le même phénomène se produit en auréole entre le micro- et le macrozooplancton. Il s'en suit de fortes productions inutilisées avec chute de matière organique morte particulaire qui progresse au ras du fond vers la côte. Sa décomposition entraîne une forte D.B.O. pouvant aller jusqu'à l'anoxie et la réalisation de conditions léthales pour la macrofaune sur de vastes zones du plateau continental, d'où aggravation de la situation qui peut entraîner des mortalités massives de Poissons.

4.2.6. Evaluations globales

a) L'évaluation de la biomasse du zooplancton est *a priori* assez accessible. On a beaucoup utilisé de simples mesures de volumes ; dans les aires de faible production primaire, il est de 10 à 25 cm³ pour 1 000 m³ d'eau filtrée, alors qu'il peut atteindre 1 600 cm³ dans les zones d'*upwelling* où la production primaire est très intense. Cette technique des mesures de volumes est peu significative car les organismes « gélatineux » à tissus riches en eau occupent un volume important mais ne représentent qu'un faible poids d'une matière organique d'ailleurs peu utilisée par les échelons supérieurs. La détermination du poids sec (converti en poids de carbone) est plus précise. On peut citer quelques chiffres exprimés en gr de carbone

pour une colonne d'eau de 1 m² s'étendant de 0 à 200 m et représentant la biomasse animale totale, sans distinction entre les phytophages et les carnivores :

- *upwelling* des côtes de Mauritanie : 5 gr ;
- golfe de Gascogne : 3 gr en avril-août, 1 gr en octobre ;
- Méditerranée occidentale : 0,5 gr en hiver, 0,1 gr en été.

b) Les mesures directes de la production des phytophages sont très difficiles. Les tentatives faites en élevage donnent des chiffres d'augmentation de biomasse par unité de temps, mais les conditions d'élevage sont très éloignées des conditions naturelles.

Bougis (1974, Ch. 12) présente et critique plusieurs méthodes, chacune utilisable dans un cas précis, aucune finalement ne semblant généralisable.

5. Les niveaux trophiques supérieurs

Les niveaux trophiques supérieurs sont occupés essentiellement par des nectontes et caractérisés par deux notions considérées comme peu importantes dans le plancton : la sélection des proies et la compétition interspécifique. A ces niveaux, chaque prédateur n'utilise dans son environnement biotique, qu'un certain nombre d'espèces-proies plus ou moins liées à un biotope défini ; le prédateur est capable de rechercher ce même biotope sans y être lui-même totalement inféodé, ce qui est un facteur positif d'adaptation écotrophique du necton.

Pour évaluer l'importance du choix réalisé par les prédateurs, Richards (1963) a proposé l'utilisation d'un **coefficient de dépendance trophique D**, reliant les prédateurs aux proies dans un écosystème donné. Il a travaillé, il faut le noter, en milieu côtier relativement isolé, sur des espèces benthodémersales. A partir des analyses des contenus stomacaux, il établit un indice **D (a-A)**, exprimant la proportion d'une proie **a** utilisée par un prédateur **A**, rapportée au taux total de prédation sur cette proie **a** par l'ensemble des prédateurs et au taux de proies différentes utilisées par le prédateur **A** dans une zone donnée.

$$D(a-A) = \frac{PI^2}{(\sum Pi \cdot \sum Ri)} \times 1000$$

PI = nombre d'individus de la proie **a** trouvés dans les contenus stomacaux du prédateur **A** ;

Pi = nombre d'individus de la même espèce de proie **a** trouvés chez tous les prédateurs de la zone ;

Ri = nombre total d'individus de toutes les proies groupées trouvés chez le prédateur **A**.

On peut transposer ces données numériques en poids. Les indices **D** ainsi obtenus, différents dans les deux cas, varient de 0 à 1000. Un indice nul indique évidemment que la proie n'est pas consommée par le prédateur considéré ; un indice égal à 1000 indiquerait que seul le prédateur utiliserait cette proie et n'utiliserait qu'elle. Les données en poids représentent de plus un élément important pour l'établissement des réseaux trophiques quantifiés ainsi que pour la compréhension du fonctionnement global de l'écosystème. Godfriaux (1969-1970) cité par

Quiniou dans son travail sur les Poissons de la baie de Douarnenez, précise les résultats par un indice de composition en nombre :

$$C_n = PI / Ri.$$

Lorsque deux ou plusieurs prédateurs présentent vis-à-vis d'une proie particulière un indice $D > 100$, cela indique une forte compétition trophique entre ces prédateurs. Dans le cas précis de la baie de Douarnenez, peu d'espèces-proies, en dehors des petits crustacés comme les Mysidacés, doivent supporter la prédation significative de plusieurs espèces. Autrement dit la compétition interspécifique semble ici être peu intense.

En généralisant et en simplifiant, on pourrait penser que, au moins dans le domaine benthodémersal, chaque prédateur, possédant une activité trophique particulière et procédant à un choix parmi les espèces-proies disponibles, exploite un ou plusieurs biotopes sans entrer en compétition intense avec d'autres prédateurs (peut-être suite à leur élimination); à chaque prédateur dans une zone correspondrait une espèce-proie cible préférentielle et une seule; c'est une des composantes de la notion de niche écologique. Ainsi le milieu serait-il exploité au mieux, présentant un coefficient écotrophique très favorable. Cette conclusion est basée sur des travaux réalisés dans des régions à forte diversité spécifique. Elle doit probablement être nuancée dans le cas de milieux oligospécifiques ou lorsqu'une espèce (proie ou prédatrice) est très nettement dominante. Sur l'ensemble de leur aire de distribution, nombre d'espèces nectoniques prédatrices semblent avoir un régime alimentaire plutôt opportuniste, l'adaptant à la ressource locale la plus abondante, facteur supplémentaire pour un coefficient écotrophique favorable.

A l'inverse on notera l'importance, dans les niveaux prédateurs supérieurs, des culs-de-sac trophiques; ainsi, toujours en baie de Douarnenez, deux groupes ne sont pas ou peu utilisés en tant que proies, sauf à l'état de larves ou de stades jeunes, par les prédateurs supérieurs :

— Les Echinodermes sont très peu consommés, en particulier les Stellerides, malgré une biomasse très importante.

— Les Céphalocordés, eux aussi très abondants sur certains fonds, sont pratiquement absents des contenus stomacaux.

6. Premier bilan

La corrélation entre la production primaire et les productions secondaires, quoique grossièrement indiscutable, est loin d'être stricte. Très globalement, les rendements des transferts d'énergie entre échelons successifs de la chaîne trophique (productivité) paraissent être assez bien évaluables, au moins dans le domaine pélagique, c'est-à-dire pour l'ensemble du plancton et du necton, à condition de s'en tenir à la notion théorique de niveau et sans se préoccuper du contenu spécifique de chacun d'eux. On estime que ce rendement, surtout dans les niveaux inférieurs, serait plus faible dans la province néritique et, d'une façon générale, dans les régions où la production primaire est élevée, que dans la province océanique, souvent plus oligotrophe (ce qui est confirmé par les observations de Dandonneau). Aux échelons élevés, le taux de transfert

serait plus homogène dans les deux provinces du fait de la souplesse des systèmes liée au comportement nectonique.

En définitive, si on considère la totalité de la pyramide trophique du domaine pélagique, depuis le phytoplancton effectivement consommé jusqu'aux prédateurs nectoniques, espèces intéressant en général l'halieutique, le rendement global de transfert d'énergie *basé sur l'évaluation des biomasses et de leur vitesse de renouvellement*, serait à peine de l'ordre de 0,2 à 0,25 %, ce qui est faible, faiblesse expliquée par le nombre d'échelons intermédiaires. A ce propos Bogorov a introduit la notion d'accumulation interne d'énergie depuis les origines des biocénoses océaniques. La photosynthèse ne capterait que 0,04 % de l'énergie radiante provenant du soleil, mais si on admet que ce processus se déroule depuis 1 milliard d'années, on peut penser qu'une quantité énorme d'énergie a été ainsi accumulée sous forme de matière organique. Une partie de celle-ci est adsorbée dans les sédiments ou fixée dans des combustibles fossiles ; il reste toutefois un **capital énergétique** considérable qui circulerait dans les écosystèmes pélagiques : biomasse vivante et surtout matière organique à différents états, dont une part est reprise dans les productions dites paraprimitives.

7. Domaine benthique

7.1. L'approche par la base

L'approche, qu'elle soit analytique ou globale par enchaînement, est ici plus délicate encore que dans le domaine pélagique, car il n'est guère concevable de prendre comme base la production primaire. On l'a montré, elle s'évalue très mal et, de toutes façons, est limitée à la surface restreinte de plateau continental incluse dans la zone photique.

1) **Les ressources.** Longtemps, on a pris en considération uniquement les Macrophytes, Algues et Phanérogames, qui ne sont que très peu consommées à l'état frais, mais que les animaux de l'échelon secondaire, microphages ou détritivores, utilisent essentiellement sous la forme de détritus en suspension ou sédimentés. Les chiffres de production annuelle peuvent être relativement élevés, de l'ordre de quelques kilos en poids frais par m².

Plus récemment, on a pris en compte le microphytobenthos. Celui-ci, brouté intensément sur les substrats durs par des herbivores rampants (Gastropodes, Polyplacophores, etc.), joue peut-être aussi un rôle important sur les fonds meubles où certains microphages sont plus herbivores que détritivores, mais avec des modalités d'utilisation mal connues.

La consommation des agrégats particuliers ainsi que la coprophagie interviennent aussi probablement très largement : les boulettes fécales rejetées par les filtreurs et enrichies par les bactéries épiphytes doivent être abondantes, mais sont difficiles à mettre en évidence dans les sédiments.

2) **Leur utilisation.** Les chaînes alimentaires présentent beaucoup plus de « fuites » latérales, de rebouclages et de culs-de-sac que dans le

domaine pélagique. Ainsi les Algues pluricellulaires et leurs détritiques sont en grande partie utilisées par des invertébrés (phytophages) qui, à l'état adulte, ne sont que peu recherchés par les Poissons prédateurs necto-benthiques (Eponges, divers Cnidaires, Ascidies, etc.). A l'inverse, les divers petits Poissons benthiques, situés globalement à l'échelon 3, ont de nombreux concurrents : Polychètes, Pélécy-podes, petits Gastropodes, qui sont des proies d'autres Poissons ou des stades adultes des précédents, mais peuvent aussi l'être de Crabes, de Gastropodes carnivores, d'Astéries..., qui constituent des culs-de-sac trophiques partiels. Ces invertébrés prédateurs « détournent » une part d'autant plus élevée de la production que leur métabolisme et le rythme de leur reproduction est souvent plus élevé que celui des Poissons.

L'écosystème du récif (*voir écologie benthique*) est un exemple flagrant d'une forte biomasse dont chaque compartiment a une production élevée. Ce système s'auto-entretient, enrichit son environnement, mais a finalement une production « utile pour les Poissons » assez faible.

3) En résumé, on doit admettre que l'ensemble des grands prédateurs benthiques présents sur un fond ne profitent que partiellement de la production secondaire de ce fond, elle-même mal reliée à la production primaire. Pérès (1976) a proposé un schéma quantifié simplifié d'un réseau trophique benthique (*fig. 84*) que l'on pourra comparer au même schéma pour le domaine pélagique.

7.2. Le concept de « richesse du fond »

Dans ces conditions, on est amené à prendre le problème par l'autre bout. On partira des espèces prédatrices de niveau élevé, essentiellement des Poissons et, après détermination de leurs régimes alimentaires, on évaluera la disponibilité du fond en espèces-proies. C'est le concept de **richesse du fond**, concept très anthropocentrique, que l'on va utiliser. Cette richesse sera la part de production secondaire (s.l.) issue du benthos total et utilisée par les Poissons benthophages ou même seulement par les espèces exploitées par la pêche. Sous cette forme, cette notion apparaît comme simple dans son principe. Les données nécessaires à sa quantification sont pourtant encore très nombreuses : biomasses à diverses époques de l'année, poids secs correspondants, croissance et longévité moyennes, et ceci pour les principales espèces-proies.

C'est ce qu'a réussi Petersen (1918) (cité par Pérès) dans le « Lime Fjord » en Baltique. Son travail, très parcellaire, visait à évaluer les possibilités nutritionnelles pour de jeunes Plies transplantées de la mer du Nord. Il se limitait donc à la production des espèces-proies d'un seul prédateur à partir de son stade juvénile. Il a pu montrer que la production « utile » du Lime Fjord se situait, selon les années, entre 30 et 66 gr/m² de matière vivante, d'où l'évaluation de la biomasse optimale de jeunes Plies à introduire. (On remarquera qu'il s'agit là d'une opération d'aquaculture extensive, but limité sur le plan fondamental, mais halieutiquement fort intéressante).

Sur un plan plus général, et sans espérer aboutir à une synthèse, on pourra évoquer quelques éléments de réflexion :

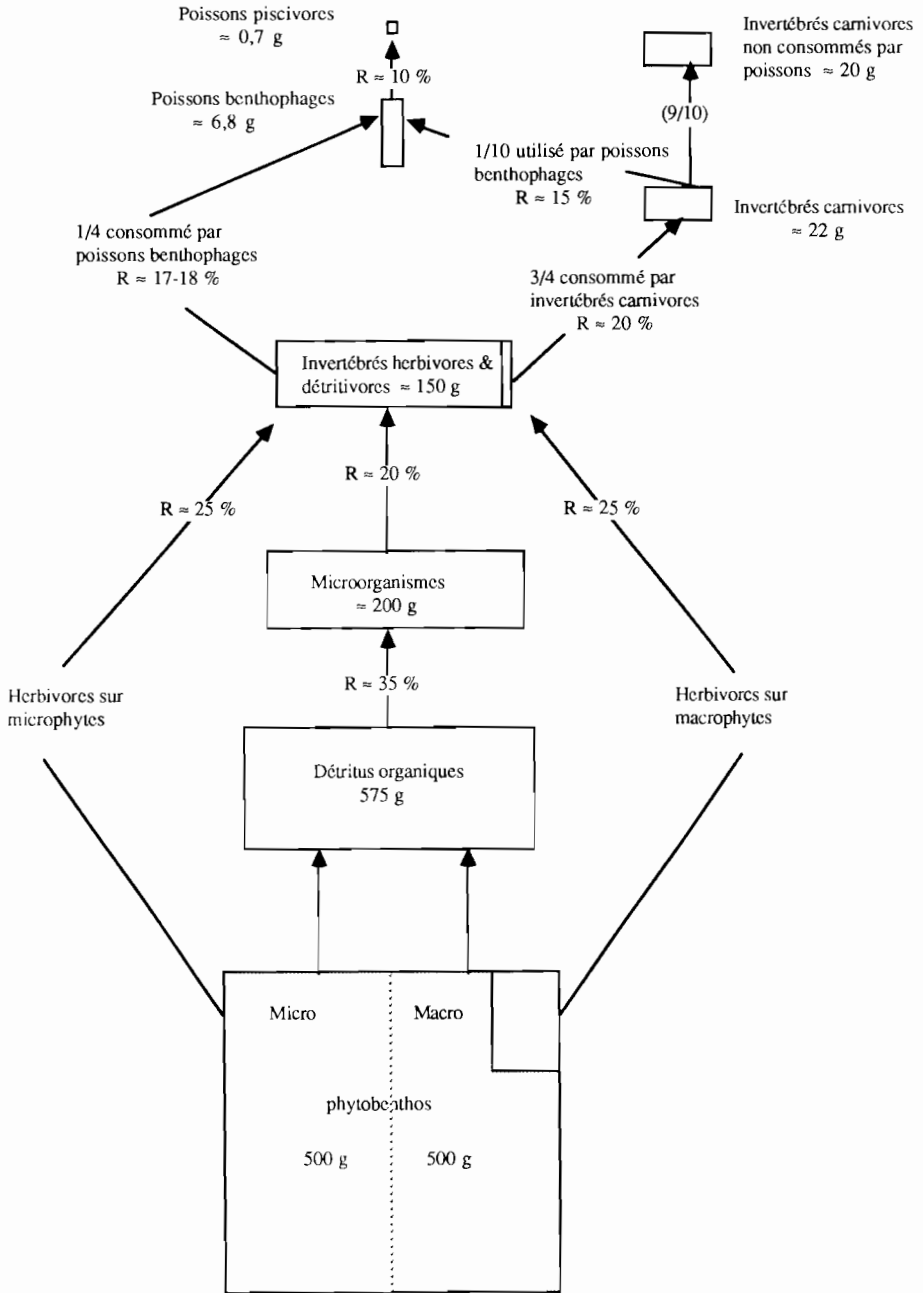


FIGURE 84 : Schéma théorique simplifié des transferts d'énergie dans le réseau trophique du domaine benthique

La base paraprimaire (agrégats particuliers sédimentés, boulettes fécales, microorganismes) n'a pas été prise en considération). R : rendement d'énergie stockée. Comparer à la Figure 80.
 Réf. : PERÈS (3) redessiné.

1) Un paramètre important du calcul de la production à partir de la biomasse est la **longévité des espèces**. Ce paramètre est d'ailleurs aussi important dans le milieu pélagique. On doit d'abord distinguer la longévité potentielle, âge maximal moyen que peut atteindre une espèce, en dehors de toute prédation, de la longévité réelle qui est l'âge moyen auquel la quasi-totalité de la production a disparu du fait de ses prédateurs, dans un écosystème donné ; c'est cette dernière qui devra être prise en compte.

Si deux communautés **A** et **B** d'égale biomasse sont constituées d'espèces dont la longévité moyenne est de 4 ans pour **A** et de 2 ans pour **B**, la communauté **B** aura, par définition, une production 2 fois plus élevée que la communauté **A** puisqu'elle se renouvelle 2 fois plus vite. Une implication importante de cette remarque concerne les espèces qui, à la belle saison, peuvent donner plusieurs générations successives (Polychètes, petits Crustacés) ; la production annuelle peut alors être plusieurs fois supérieure à la biomasse moyenne. Le cas extrême étant celui des productions bactériennes déjà évoqué.

2) Un autre facteur mal connu est la place tenue par le **microzoobenthos** dans les réseaux trophiques. Quoique cette microfaune ne représente en poids que 0,5 à 2,5 % au plus de la biomasse des invertébrés benthiques, son rôle n'est certainement pas négligeable, du fait d'un renouvellement très rapide des générations (*voir ci-dessus*) qui, selon les auteurs, lui donnerait une production de l'ordre de 3 à 10 fois sa biomasse. Son importance dans les régimes alimentaires est jusqu'ici mal précisé.

3) Le cycle vital de nombreux invertébrés benthiques comporte un **stade larvaire pélagique** de plus ou moins longue durée qui réalise sa croissance aux dépens de la biomasse planctonique. L'accroissement de masse, la métamorphose et l'adoption du mode de vie benthique représentent un transfert pélagos-benthos qui chez certains Annélides a été évalué à 0,82 mg de matière organique sèche par individu. En généralisant, on admet qu'une larve pélagique du méroplancton accroît son poids d'un facteur 5 alors que la mortalité pendant la même période en diminue le nombre d'un facteur 1,5 à 2. L'origine de la biomasse de départ (larve à la naissance) est benthique. Il y a donc multiplication par un facteur 2,5 à 3 de la biomasse émise sous forme d'œufs fécondés. Ce gain retourne au benthos ; il a été évalué sur le plateau continental du golfe de Gascogne à 7,5 g de matière sèche/m²/an.

Ce passage d'un domaine à l'autre, lié à la métamorphose des larves du méroplancton n'est qu'un élément d'un phénomène très important et beaucoup plus général : le **transfert d'énergie du domaine pélagique au domaine benthique**, terme ultime du transport actif des ressources alimentaires du milieu marin dans son ensemble, à partir de la photosynthèse planctonique, par le jeu des migrations nycthémerales du plancton (*voir plus haut*).

7.3. Relation benthos-pelagos

Il apparaît donc que la production halieutique d'un fond sera en (grande ?) partie liée à la production primaire des couches superficielles qui le surmontent. Pour de grandes zones d'exploitation, on a recherché

une corrélation entre la biomasse benthique totale et les tonnages des captures de Poissons de fond exploités, telles qu'on peut les obtenir à partir des statistiques de pêche. Cette corrélation paraît assez lâche, sinon presque nulle, dès qu'interviennent les espèces démersales ; elle est bien meilleure avec les productions pélagiques sus-jacentes. Ces corrélations se limitent toutefois à des ordres de grandeur et ne sont évidemment jamais très strictes.

8. Conclusion : essai de bilan global

Certains auteurs (peu contredits, peut-être faute de meilleure approche du problème) estiment la « **production secondaire globale** » à 0,25 % de la production primaire, soit pour une production primaire évaluée à 5.10^{10} tonnes de carbone organique ou 50.10^{10} tonnes de poids frais, une production animale totale de 12.18^8 tonnes (1 milliard 200 millions) de poids vif. C'est une part (très faible) de celle-ci qui fait l'objet de l'exploitation humaine actuelle.

Jones et Henderson (1980) ont proposé un modèle quantifié, limité à la mer du Nord, pour suivre les flux d'énergie à travers les principaux compartiments des réseaux trophiques marins, mettant ainsi en évidence la part relative de chacun d'eux ; ils ont déjà été cités à plusieurs reprises précédemment ; la figure 75 résume leurs conclusions.

Au point de vue halieutique, il est plus intéressant d'évaluer et de suivre les transferts niveau par niveau, ce qui est théoriquement possible, et ceci sans, dans un premier temps, se préoccuper du contenu spécifique de chacun d'eux. On cherchera ensuite à y situer quantitativement les prélèvements par la pêche (*voir Chapitre suivant*).

Il serait sans intérêt d'énoncer toutes les tentatives qui ont été faites en ce sens ; toutes aboutissent sensiblement aux mêmes ordres de grandeur obtenus vers les années -60 et qui n'ont guère été modifiés depuis. En les comparant, on arrive au tableau suivant des productions en millions de tonnes de poids vif aux différents niveaux (Graham et Edwards, 1961) :

production végétale	200 000 à 500 000
production des phytophages	70 000
production des Carnivores 1	5 000
production des Carnivores 2	400...

Cette succession utilise les coefficients de transfert **E** (coefficient écotrophique) et **K** (coefficient de conversion) moyens les plus probables, compte tenu des remarques qui précèdent. On en discutera plus loin. Naturellement la production secondaire globale (s.l.) est inférieure à la sommation des productions secondaires aux différents niveaux, puisque chacun d'eux procède d'une partie des précédents.

A titre d'exemple on va présenter ici, en le schématisant, un écosystème particulièrement simple, celui de la région côtière chilo-péruvienne, et on tentera d'en quantifier les différents éléments.

PRÉSENTATION : région d'*upwelling* intense dont la forte production phytoplanctonique est utilisée par du zooplancton et par un petit Poisson planctonophage filtreur extrêmement abondant, l'Anchois *Engraulis ringens*

ou « Anchovette ». Celui-ci sert de proie à des Oiseaux, en particulier à des Cormorans (oiseaux à Guano) et à d'autres prédateurs divers (Thonidés, Dauphins,...). En 1959, en l'absence de prélèvement significatif par la pêche, Schweiger a proposé l'évaluation quantitative suivante :

- production du phytoplancton : 1 000 millions de tonnes,
 - prélèvement par le zooplancton : 800 millions de tonnes pour une production zooplanctonique de 100 millions de tonnes,
 - prélèvement par les Anchovettes : 160 millions de tonnes sur le Phytoplancton et 80 millions de tonnes sur le Zooplancton, soit 240 millions de tonnes de plancton au total pour une production de 24 millions de tonnes de Poissons,
 - prélèvement par les oiseaux dont la population était évaluée à 37 millions d'individus : 4 millions de tonnes,
 - prélèvement par les autres prédateurs : 4 à 6 millions de tonnes ;
- ... il resterait donc une importante mortalité naturelle : l'Anchovette a un cycle de vie très court (2 à 3 ans) et constitue un cul-de-sac trophique partiel ; il y avait place pour une exploitation par l'Homme.

A partir de 1957 cette exploitation a démarré et s'est accélérée très vite au niveau industriel (l'Anchovette n'est guère utilisable que pour la fabrication de farine à destination animale) pour atteindre un prélèvement de 13 millions de tonnes en 1969-70. L'impact écologique a été tel qu'il ne restait plus que 5,5 millions d'oiseaux et le rythme de renouvellement du guano s'est trouvé très ralenti. Des experts de la F.A.O. avaient entre temps évalué le prélèvement maximal annuel supportable (P.M.S.) à 9,5 millions de tonnes en supposant les conditions hydrologiques stables (*upwelling* intense tel qu'il s'établissait depuis une décennie).

A partir de 1971 la production-pêche s'effondre, tombe à 2 millions de tonnes en 1973 et en dessous de 1 million vers 1975. Il y a eu coïncidence, il faut le souligner, d'un effort de pêche qui semble avoir dépassé le maximum supportable et d'une modification très défavorable des facteurs hydrologiques par accroissement des arrivées d'eaux chaudes en provenance du nord le long de la côte (courant du Niño) qui ont bloqué l'*upwelling*.

Si le deuxième facteur tient à une fluctuation de l'environnement naturel, le premier introduit le chapitre suivant : l'intervention de l'Homme.

Note : En 1984, on a pêché moins de 100 000 tonnes d'Anchovettes mais en 1986 on était revenu à 5 millions de tonnes.

CHAPITRE V

L'intervention de l'Homme : la pêche

1. Bases de l'évaluation.

Dans la quasi-totalité de l'écosystème marin, l'Homme intervient sur la biomasse comme un prédateur extérieur, en extrayant du milieu une certaine masse de matière organique vivante (ou de carbone organique ou d'énergie) : la *production-pêche* ou prélèvement. Après une croissance assez rapide à partir de 1950, ce prélèvement s'est stabilisé vers les années -70 autour de 65 millions de tonnes, pour croître à nouveau et atteindre 80 millions de tonnes en 1987. C'est la valeur du paramètre **mortalité liée à la pêche**, (*Yield (Y)* des Anglo-Saxons), utilisé dans les modèles quantifiés de la théorie de la pêche.

Dans le chapitre précédent on a proposé une estimation des productions biologiques (**P**) de ce même écosystème aux différents niveaux trophiques identifiés schématiquement, c'est-à-dire en assimilant chacun d'eux à sa catégorie biologique dominante. On a pu ainsi établir la correspondance suivante (productions en poids frais) :

Végétaux	= Phytoplancton	200 milliards de tonnes ;
Phytophages	= Zooplancton	70 milliards de tonnes ;
Carnivores 1	= « Poissons » de type Clupéidés	5 milliards de tonnes ;
Carnivores 2	= « Poissons » s.l.	400 millions de tonnes.

L'Homme se situerait, dans une première approche et pour l'essentiel de ses prélèvements, comme un prédateur de niveau **Carnivore 3** (ou niveau trophique 4), opérant la majeure partie de son prélèvement sur le niveau Carnivore 2, au moins dans le cas de la pêche en vue de la consommation directe. En réalité, cette position devrait être précisée dans chaque cas : nombre de petits Clupéidés pêchés sont des planctonophages, partiellement phytophages et partiellement carnivores 1, alors que d'autres sont pour une part des Carnivores 2; les Thonidés sont souvent eux-mêmes des Carnivores 3, sinon 4. Enfin les poissons benthiques se situent très mal. De nombreuses données ponctuelles existent sur ce problème, mais pas de synthèse. Si pourtant on admet la simplification proposée plus haut (elle est admissible et on la discutera plus loin), l'Homme

exploite une ressource dont la production biologique est de l'ordre de 400 millions de tonnes/an. Il s'agit de la production de l'écosystème dans sa totalité et la première question qui se pose est de savoir si le prélèvement peut atteindre ce chiffre, la réponse sera négative, car il existe des limitations.

2. Les limitations dans le prélèvement

2.1. La disponibilité : facteur biologique

Les travaux de biologistes et des écologistes ainsi que les expérimentations sur les populations ont montré que, pour se maintenir, une espèce ne doit pas voir sa densité descendre en-dessous d'un certain niveau. On pensait autrefois qu'il fallait « épargner les géniteurs ». En réalité ce n'est pas aussi simple et de nombreux facteurs mal élucidés interviennent pour fixer ce niveau parfois bien au-dessus du nombre (très faible théoriquement chez les Poissons qui ont une fécondité très élevée) de reproducteurs indispensables au recrutement : réalisation d'un brassage génétique suffisant, nécessité du comportement en bancs, pression démographique des espèces concurrentes, chances de rencontre des sexes, etc. Un banc d'Huitres a un volume minimal ; le stock septentrional de Sardines de Californie, effondré (mais pas éliminé) du fait d'une surpêche, ne s'est pas reconstitué après plus de 15 ans d'arrêt de la pêche américaine (fig. 85) alors que son cycle de reproduction est de 3 à 5 ans ; certains grands Cétacés, protégés depuis 1/2 siècle restent rares. Chez les espèces à tendances grégaires (et c'est le cas de nombreuses espèces d'intérêt halieutique), on a constaté que :

- l'émission des produits génitaux ne se déclenche que lorsqu'un nombre élevé d'individus sont groupés :

- la survie de très jeunes individus est meilleure face aux prédateurs s'ils sont assez nombreux pour « déborder » ceux-ci, qui disposent alors de ressources surabondantes pendant le laps de temps nécessaire à la croissance de l'espèce-proie au-delà d'une taille critique ;

- les chances d'adaptation à des modification de l'environnement sont liées au nombre de biotypes potentiels donc à l'importance de la population.

Il semble finalement exister trois niveaux significatifs dans une population (ou un stock) en fonction de son environnement :

- *niveau minimum* en-deçà duquel la population ne croît plus et peut même régresser en l'absence de toute agression extérieure ;

- *niveau optimum* pour lequel la population présente un taux de croissance, et les individus un taux de survie, élevés (production biologique maximale) ;

- *niveau maximum* pour lequel la population est stabilisée, en équilibre avec la capacité biotique du milieu.

Vibert et Lagler à propos des milieux dulçaquicoles (c'est transposable au milieu marin) expriment cette notion en disant que l'aménagiste piscicole doit « maintenir les espèces sous leur propre ombre » ; il doit



FIGURE 85 : Un exemple de surpêche :
l'extinction des pêcheries américaines de la Sardine de Californie
consécutives à une surexploitation du stock

Réf : RAMADE (1974), d'après DASMANN (1972).

considérer le troupeau comme l'unité sociale, alors que le couple de géniteurs ou la ponte individuelle n'ont pas d'existence durable sur le terrain. Il existe une densité de reproducteurs optimale pour garantir le meilleur recrutement. La production doit assurer le renouvellement de la biomasse tout en compensant les prélèvements. On retiendra donc qu'une part de la production doit être réservée pour l'entretien de la biomasse et le maintien des prédateurs naturels et n'est pas disponible.

2.2. L'acceptabilité : facteur humain

Tout ce qui est disponible n'est pas pour autant utilisable. Il faut d'abord éliminer les espèces qui ne sont pas consommables parce que indigestes, toxiques ou trop calcifiées, puis celles qui, pour des raisons diverses (organoleptiques, psychologiques ou traditionnelles), sont refusées par le consommateur. Le cas des grandes Sardines du golfe de Gascogne, qui trouvent difficilement preneur, relève de cette limitation, de même que le refus de consommation des Céphalopodes dans de nombreuses régions.

2.3. L'accessibilité : facteur technique

Il fait renoncer à espérer capturer tout ce qui est disponible et potentiellement acceptable. Du fait de sa répartition (en profondeur ou trop dispersée), et en fonction des données techniques et économiques actuelles, toute une partie de la biomasse animale est hors de portée du pêcheur. Les immenses domaines abyssal-démersal et abyssal-pélagique échappent totalement à l'exploitation alors que le domaine bathy-pélagique, est à peine égratigné. Or ces domaines représentent la majeure partie du volume océanique, tout en n'abritant toutefois que des biomasses réduites et ne participant qu'assez peu à la production totale, du fait de faibles productions par unité de volume.

2.4. Prélèvement possible

Ces trois limitations : disponibilité, accessibilité, acceptabilité, affectent le prélèvement possible par la pêche sur la production globale d'un facteur que les auteurs situent, faute de mieux, autour de 0,5. Si on l'admet, c'est donc finalement un chiffre de l'ordre de 200 millions de tonnes de prélèvement maximal que la plupart des experts avancent comme conclusion de modèles basés sur l'évaluation /1) de la production primaire et /2) des taux transferts.

« 200 millions de tonnes, en poids vif, c'est ce que l'Homme pourrait espérer tirer au mieux des ressources vivantes océaniques sous forme de protéines animales en se situant en moyenne au niveau Carnivore 3 et en rationalisant son prélèvement, c'est-à-dire en gérant les stocks afin d'éviter toute surexploitation » (Postel).

3. Discussion

Il est maintenant nécessaire de discuter des « points faibles » de ce système d'estimation :

- chiffres proposés et leur fourchette de fiabilité,
- position réelle et possibilités de déplacement du niveau de prélèvement dans la succession trophique.

3.1. Chiffres de production

L'évaluation de la production primaire peut être considérée comme satisfaisante en ce qui concerne les données de base, même si certaines inter- ou extra-polations spatio-temporelles sont encore susceptibles d'affinements. Le chiffre significatif de 2 ($\pm 0,5$) semble pouvoir être retenu, alors que l'ordre de grandeur de 10^{11} tonnes en poids frais est très probablement exact et rencontre d'ailleurs un consensus général.

Les coefficients de transfert, encore à préciser dans le détail, sont certainement compris dans la fourchette de 10 à 20 % dans les niveaux inférieurs et de 10 à 15 % dans les niveaux supérieurs, ce qui, au 4^e niveau trophique, amène à une imprécision cumulée d'un facteur 5 au plus.

On obtient ainsi une estimation minimale et une estimation maximale entre lesquelles la valeur réelle est très probablement située :

Productions en tonnes de poids vif aux différents niveaux

Taux de transfert	Minimum		Maximum	Taux de transfert
10 %	2.10 ¹¹	Végétaux	2.10 ¹¹	20 %
	2.10 ¹⁰	Phytophages	4.10 ¹⁰	
	2.10 ⁹	Carnivores 1	6.10 ⁹	15 %
	2.10 ⁸	Carnivores 2	9.10 ⁸	
	= 200 000 000 de tonnes		= 900 000 000 de tonnes	

RAPPEL : équivalences admises pour l'interprétation de chiffres d'auteurs différents : 1 tonne de carbone organique équivaut à 2,5 tonnes de matière sèche et à 10 tonnes de poids vif au niveau « Poisson ».

En appliquant le facteur de limitation de 0,5 défini plus haut (2.4.), on peut admettre que 100 millions à 450 millions de tonnes de matière vivante représente la fourchette à l'intérieur de laquelle se situe très probablement le prélèvement maximal concevable, sur le niveau Carnivore 2, dans les conditions humaines actuelles.

3.2. Niveau de prélèvement

La phase végétale du plancton ne paraît pas actuellement pouvoir être envisagée pour une exploitation de niveau significatif. Par ailleurs, sa culture intensive est exigeante en nutriments d'appoint et ne pourra porter que sur des tonnages faibles pour des utilisations spécifiques (cosmétologie, aliments pour larves en aquaculture) du fait d'une technologie lourde et onéreuse. On peut au contraire envisager le développement de la récolte (et de la culture) des Algues macrophytiques benthiques (on le constate depuis quelques années), mais ici la ressource est limitée et les ordres de grandeur de production n'en seront pas modifiés.

3.2.1. Végétaux

a) *La disponibilité* en est immense avec une production naturelle de 200 à 500 milliards de tonnes de poids frais, mais essentiellement constituée par les Algues unicellulaires du phytoplancton, alors que l'exploitation porte uniquement sur les Algues macroscopiques surtout à des fins

industrielles et de façon très marginale pour la consommation. L'augmentation en est-elle concevable ?

b) *L'acceptabilité* semble bien être en ce domaine le facteur limitant, sinon même une interdiction en ce qui concerne le phytoplancton ; en effet : dans les mers tempérées, les Diatomées sont largement dominantes, or leur forte teneur en silice pose des problèmes insurmontables d'indigestibilité et dans les mers chaudes, ce sont les Péridiniens qui, à haute dose, risquent d'être toxiques.

c) *L'accessibilité*, contrairement à ce que l'on pourrait imaginer, est très restreinte ; la récolte en tonnages importants d'Algues planctoniques pose de gros problèmes techniques du fait de leurs très petites dimensions et de leur dilution dans des volumes d'eau relativement énormes.

La phase végétale du plancton ne paraît pas actuellement pouvoir être envisagée pour une exploitation de niveau significatif. Par ailleurs, sa culture intensive est exigeante en nutriments d'appoint et ne pourra porter que sur des tonnages faibles pour des utilisations spécifiques (cosmétologie, aliments pour larves en aquaculture) du fait d'une technologie lourde et onéreuse. On peut au contraire envisager le développement de la récolte (et de la culture) des Algues macrophytiques benthiques (on le constate depuis quelques années), mais ici la ressource est limitée et les ordres de grandeur de production n'en seront pas modifiés.

3.2.2. *Phytophages*

La production naturelle est encore très élevée, de l'ordre de 20 à 40 milliards de tonnes. Ce niveau est constitué en majeure partie par le zooplancton, actuellement non utilisé. Toutefois, d'autres phytophages, non zooplanctoniques, sont exploités :

- des Mollusques : Gastéropodes brouteurs et surtout Lamellibranches filtreurs ;

- quelques rares Poissons herbivores consommateurs (non exclusifs) de macrophytes tels que des Sparidés, Mulets, etc. ;

- des Poissons planctonophages, donc à régime mixte, partiellement phytophages, en particulier des petits Clupéidés. Mais ceux-ci sont pour la plus grande partie traités en matière première industrielle pour la consommation animale et l'Homme reste, en ce qui les concerne, Carnivore 2 ou 3 ; on y reviendra. (3.2.3.).

Si *l'acceptabilité* est indiscutable dans le cas des Mollusques, qui sont même des produits recherchés mais peu abondants, il faut admettre que, en général, les poissons phytophages marins, souvent petits ou fades, sont peu appréciés. De toutes façons, les Poissons ne représentent qu'une part restreinte du niveau phytophage et c'est l'exploitation du zooplancton qui modifierait les ordres de grandeur. Il constitue en effet la biomasse animale essentielle du domaine marin et c'est sur lui qu'il faut raisonner.

Sa *disponibilité* ne pose pas de problème ; son *acceptabilité* est probable, à condition de le soumettre à des traitements (à élaborer) pour en extraire les éléments nutritifs après élimination de l'eau de constitution très abondante. *L'accessibilité* en revanche reste réduite. Des essais ont montré que le prix de revient est très élevé. Comme le phytoplancton, le

zooplancton est dilué dans des volumes d'eau énormes, et ses concentrations sont indétectables. Les régions les plus riches ont au mieux des teneurs de quelques grammes de poids sec par m³ d'eau. Un filet à mailles assez larges pour laisser passer les algues, a un rendement de l'ordre de 20 %. Un filet à plancton classique traîné 3/4 d'heure aura récolté quelques 750 g. de poids sec. A ce moment, complètement colmaté, il aura perdu toute efficacité. Une technologie de récolte en grande masse est donc « à inventer ».

En conclusion, l'exploitation des phytophages, actuellement de l'ordre de 3 millions de tonnes de Mollusques et de 10 à 15 millions de tonnes de Poissons planctonophages (à $\pm 30\%$ phytophages) pourrait être augmentée dans une certaine mesure. Mais l'utilisation du zooplancton ne paraît guère envisageable, même à moyen terme.

Un cas particulier est pourtant à considérer, celui du **Krill**. On dénomme ainsi des concentrations très denses, à peu près mono-spécifiques, de l'Euphausiacé *Euphausia superba* dans l'Antarctique, ainsi que d'autres espèces voisines ayant les mêmes caractéristiques. Leur position trophique est, on l'a vu (fig. 79), assez floue mais se situe largement au niveau phytophage.

La *disponibilité* en est forte, car le Krill est très abondant dans certaines régions ; sa production biologique élevée semble autoriser des prélèvements importants ; on a avancé le chiffre de 100 millions de tonnes annuelles sans apparition de surpêche. Toutefois, à ce niveau, on court certains risques écologiques car on s'attaque à la base d'une pyramide trophique qui supporte de nombreuses espèces. Une surexploitation éventuelle serait dangereuse pour l'équilibre de tout l'écosystème de l'antarctique en particulier (fig. 78). C'est pourquoi avant toute pêche intensive, la seule économiquement concevable, des études très sérieuses seront nécessaires pour ne prélever que la part réellement disponible de la production naturelle.

L'*acceptabilité* est indiscutable, mais uniquement sous forme de produits élaborés dont les prix de revient pas plus que la forme de consommation ne sont encore définis. Les débouchés en sont donc incertains.

L'*accessibilité* a été démontrée, avec toutefois des conditions de pêche très dures et une technologie coûteuse pour la capture et le traitement. Il est cependant incontestable qu'il y a là une réserve énorme de protéine animale située assez bas dans la chaîne trophique pour que la possibilité de sa mise en valeur soit sérieusement examinée. C'est sans doute la dernière grande ressource marine inexploitée. L'U.R.S.S. occupe en ce domaine une position de leader, suivie par le Japon.

Un autre type d'exploitation du Krill a été proposé qui consisterait à laisser se reconstituer un troupeau de grands Cétacés, ses consommateurs naturels. La gestion de ce troupeau serait confiée à un organisme international chargé de le maintenir à un niveau optimal. On perd ainsi 90 % environ sur le plan énergétique, mais on exploite une ressource pour laquelle les techniques de capture et de traitement sont parfaitement maîtrisées.

3.2.3. Carnivores 1

La production du milieu marin est ici de 3 à 5 milliards de tonnes, constituée de planctons carnivores appartenant au méso- et au macroplancton et de Poissons planctonophages. Parmi ces derniers, on place la majeure partie de l'ensemble Clupéidés-Engraulidés dont l'exploitation atteint actuellement 20 millions de tonnes, soit 1/3 des pêches mondiales, importante objection à l'hypothèse de départ, d'autant plus que ces planctonophages sont partiellement phytophages, ne faisant pas de choix, sinon dimensionnel en fonction de la « maille » de leur corbeille filtrante, donc de leur taille propre. Mais il faut préciser que 90 % environ de cette capture n'est pas destinée à l'alimentation humaine directe. Ces Poissons sont surtout utilisés pour la fabrication de farines entrant dans la composition des aliments pour bétail. C'est donc ici ce bétail qui est le Carnivore 2 et l'Homme n'est qu'un Carnivore 3 à l'égard de ce prélèvement, au moins sur le plan énergétique. Le taux de transfert est probablement meilleur que dans la chaîne trophique naturelle et, surtout sur le plan économique, on bénéficie d'une accessibilité supérieure et de la maîtrise du lieu et de la période de production finale.

La croissance de l'exploitation de la partie de l'échelon Carnivore 1 constituée de Poissons, dans les conditions actuelles d'utilisation, apporterait donc un certain bénéfice énergétique à l'Homme. Eu égard au chiffre de production biologique élevé de ce niveau, on pourrait en théorie y envisager une ponction de l'ordre du milliard de tonne, ce qui donnerait 100 à 150 millions de tonnes de matière vivante animale d'élevage, mais réduirait de moitié l'abondance des ressources du niveau Carnivore 2 dont la production se ramènerait à 100 millions de tonnes annuelles, soit une production finale disponible de 250 (peut-être 300) millions de tonnes, au prix de bouleversements profonds de l'écosystème et de risques de déséquilibres écologiques imprévisibles.

Disponibilité : elle apparaît élevée globalement, encore que, dans le détail, on ne soit pas loin de la limite pour certains stocks locaux : Anchovettes, jeunes Clupeidés,... La croissance est encore concevable à condition de diversifier et de rationaliser l'exploitation, ce qui risque d'en augmenter les coûts.

Acceptabilité : elle est moyenne au mieux pour le produit frais qui est en général un Poisson de faible valeur. Elle n'est toutefois pas limitative.

Accessibilité : élevée dans les cas les plus faciles, elle mène à la tentation de surexploitations locales pour de faibles valorisations. En résumé, on peut certainement concevoir une augmentation du prélèvement à ce niveau, à condition, pour qu'elle soit bénéfique sur le plan général :

- d'arriver si possible à la consommation humaine directe,
- de l'accompagner d'études de stock et d'une gestion rigoureuse.

3.2.4. Carnivores des niveaux supérieurs

Il s'agit de la plupart des espèces de Poissons et Céphalopodes qui font l'objet de la pêche actuelle pour la consommation humaine directe. Si on les regroupe toutes en Carnivore 2, hypothèse de départ, leur

production biologique, de l'ordre de 400 millions de tonnes, permettrait 200 millions de tonnes de prélèvement au mieux. Une partie de ces espèces, généralement de valeur commerciale élevée, donc recherchées, appartiennent à des niveaux supérieurs, ce qui diminue chaque fois d'un facteur 10 leur disponibilité et, pour leur maintien, exige une limitation de l'exploitation des niveaux inférieurs, on l'a vu plus haut. Ces données, purement qualitatives, sont impossibles à quantifier. On notera enfin que si, ici, l'acceptabilité est totale et l'accessibilité bien maîtrisée, c'est la disponibilité qui devient le facteur limitant car sur un grand nombre de ces espèces, la surpêche (*overfishing*) est survenue et parfois depuis longtemps (fig. 86).

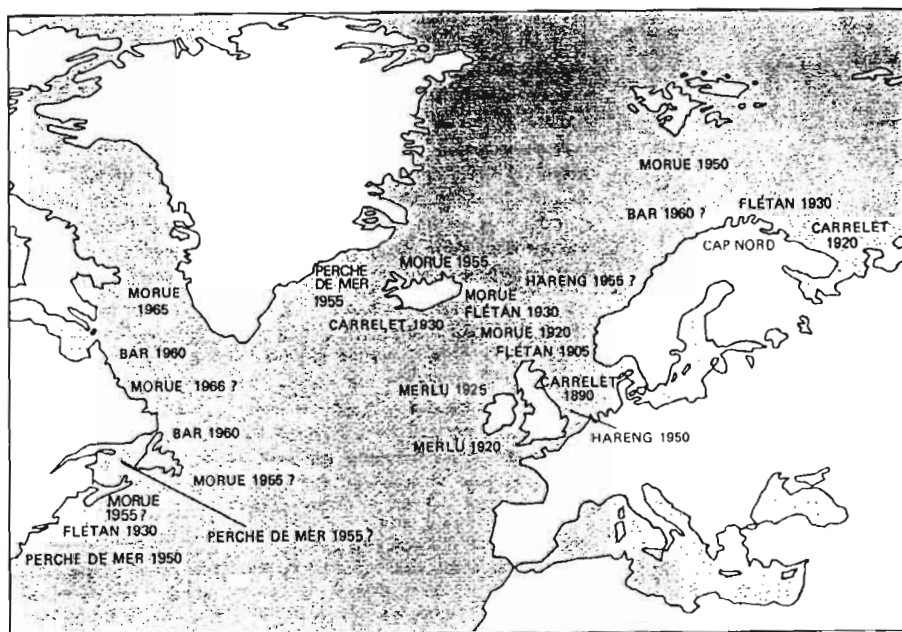


FIGURE 86 : *Overfishing des principales espèces de grande importance halieutique dans l'Atlantique Nord et l'Arctique*

Les chiffres figurent les dates à partir desquelles le nombre de prises a baissé malgré un effort de pêche accru.

Réf : RAMADE (1974), d'après HOLT (1969).

3.3. Conclusion

La position de l'Homme en Carnivore 3, prélevant sur le niveau Carnivore 2, dans le contexte actuel, peut donc être considérée comme une approximation grossièrement exacte, les prélèvements au-dessus et en-dessous, se compensant plus ou moins. Elle n'est pas obligatoirement figée. Quantitativement, en restant dans le cadre de l'exploitation et de

l'utilisation de type actuel, c'est bien en se basant sur la possibilité de disposer par an de 200 millions de tonnes de produits consommables (y compris par le biais de l'aquaculture qui utilise les productions de niveau inférieur pour la fabrication des aliments) que la pêche mondiale doit raisonnablement tracer le sens de son évolution, au moins à moyen, sinon à long terme. Cet objectif ne pourra cependant être atteint qu'au prix :

1) du respect des bases de production de l'écosystème et du maintien de sa productivité parfois mise en danger par les pollutions diverses auxquelles sont exposées certaines zones sensible,

2) de la rationalisation de l'exploitation des différentes espèces ou groupes d'espèces pour en obtenir le rendement optimal, probablement supérieur au rendement que l'on en tire actuellement. La surpêche est en effet un phénomène aujourd'hui répandu, mais heureusement probablement presque partout encore réversible (*fig. 86*). Il est prévisible, donc évitable ; on commence à bien en comprendre le mécanisme et on devrait pouvoir renverser la tendance actuelle qui est plutôt à l'aggravation. Cette rationalisation est liée à la gestion des stocks pour laquelle un outil essentiel est la théorie mathématique des pêches qui fournit des modèles. Ceux-ci seront d'autant plus fiables que l'on disposera pour les espèces en cause, d'une part de données biologiques, d'autre part de statistiques sur les prises et l'effort de pêche qui leur est appliqué précises et sur une longue durée. Des facteurs écologiques non quantifiables et parfois imprévisibles peuvent toujours survenir ; une marge de sécurité doit donc être respectée et le suivi de l'état des stocks restera absolument nécessaire.

Orientation bibliographique

1^{re} PARTIE

I – Généralités

- DAJOZ R. — *Précis d'Ecologie*. Dunod édit., Paris, 1970 (*)
- DUVIGNEAUD P. — La synthèse écologique. Doin édit. 1974 (*)
- GRASSE P.P. et TETRY A. (sous la direction de) — Zoologie, *Encyclopédie de la Pléiade*, Vol. 1, 2 et 3, Gallimard édit., Paris, 1963-1972.
- GRASSE P.P., POISSON R.A. et TUZET O. — *Précis de Zoologie, Vol. 1, Invertébrés*, Précis de Sciences biologiques, Masson édit., Paris, 1961.
- JACQUES G. et TREGUER P. — *Ecosystèmes pélagiques marins*. Collection d'écologie, n° 19, Masson édit., 1986.
- LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F. (Directeurs) — *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques*, Masson, Paris, 1971.
- Mc GINITIE G.E. et Mc GINITIE N. — *Natural history of marine animals*. Mc Graw-Hill Book Co., 1968.
- MOLINIER R. et VIGNES P. — *Ecologie et biocénologie*. Delachaux et Niestlé, 1971.
- MOORE H.B. — *Marine ecology*. J. Wiley and sons, New York... (4^e éd. en 1965).
- PERES J.M. — *Océanographie biologique et biologie marine; I, la vie benthique, 1961; II, la vie pélagique* (1963) (ce tome avec DEVEZE L.), P.U.F., Paris, 1961-1963 (*).
- PERES J.M. — *La vie dans l'Océan*. Edit. du Seuil, collec. Le Rayon de la Science, n° 26, Paris, 1966.
- PERES J.M. — *Précis d'Océanographie biologique*. P.U.F. Paris, 1976 *.
- TCHERNIA P. — *Descriptive regional oceanography*. Pergamon Press, 1980.
- VIBERT R. et LAGLER K.F. — *Pêches continentales*. Dunod édit. Paris, 1961 (*).
- WEBB P. — Les formes et les nages des Poissons. *Pour la science*, septembre 1984, p. 44.

II – Le Domaine pélagique

- ALEYEV Yu. G. — *Nekton* (traduit du Russe en Anglais). Dr. W. Junk publishers, The Hague, 1977 (*).
- BOUGIS P. — *Ecologie du Plancton marin*, 2 vol. Masson édit., Collec. d'écologie, n° 2 et 3, Paris, 1974 (*).
- BOURDILLON A. — L'échantillonnage du Zooplancton marin, in LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1971 (ci-dessus).
- FURNESTIN M.L., MAURIN Cl., LEE J.Y. et RAIMBAULT R. — Eléments de planctonologie appliquée. *Rev. Trav. Inst. Sc. et Techn. Pêches marit.* T. XXX, Fasc. 2-3, Paris, 1966.
- LUCAS C.E. — Plankton and basic production. In GRAHAM M.: *Sea Fisheries*, Arnold, London, 1956.
- LUCAS C.E. — Plankton and fisheries biology. Ibid.
- PARTRIDGE B. — La structure et le rôle social des bancs de Poissons. *Pour la science*, 58, août 1952.
- RAYMONT John E.G. — *Plankton and productivity in the Ocean*. 2 vol., Pergamon Press, 1980-1983 (*).
- TREGOUBOFF G. et ROSE M. — *Manuel de planctonologie méditerranéenne*. 2 vol., C.N.R.S. Paris, 1957.
- WINPENNY R.S. — *The plankton of the sea*. Faber Ltd., London, 1966.
- X.X.X. — *Zooplankton sampling. Monographic methodology*. 2. UNESCO, Paris, 1968.

III – Le Domaine Benthique

- CABIOCH L. – Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie marine*, T. IX, Cah. 5, (sup.) Roscoff, Paris, 1968.
- COLE H.A. – Benthos and the shellfish of commerce. In GRAHAM M. Ibid.
- COLLIGNON J. – Observations sur la macrofaune exploitable du talus continental dans la région de Casablanca. *Bull. de l'Inst. des Pêches marit.*, 20, pp. 71-89, Casablanca, Nov. 1972.
- GLEMAREC M. – *Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne*. Fac des Sciences, Brest, 1969.
- PERES J.M. et PICARD J. – Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée. *Recueil des Trav. de la Station marine d'Endoume*, Bull. 31, Fasc. 47, Marseille, 1964 (*).
- REYS J.P. et SALVAT B. – L'échantillonnage de la macrofaune des sédiments meubles marins. In LAMOTTE et BOURLIÈRE 1971 (ci-dessus).
- SOURIE R. – *Contribution à l'étude des côtes rocheuses du Sénégal*. Mém. de l'I.F.A.N., Dakar, 1954.

2^e PARTIE

- BEDDINGTON J. et MAY R. – L'exploitation d'espèces interdépendantes dans un écosystème naturel. *Pour la science*, 83, janvier 1963.
- BOGOROV B.G. – Primary production and its use in the food chains. – *Abstracts of papers 48. Second International Oceanographic Congress*. Nauka, Moscou, 1966.
- F.A.O. – *Annuaire statistique des pêches*. – L'annuaire est publié chaque année par le siège de la F.A.O. à Rome.
- FLORES C. – Notas sobre la importancia de la materia organica disuelta y particulada en la redes alimenticias marinas. – *Lagena*, 31, p. 27-34, 1973.
- GRAHAM H.W. and EDWARDS – The world biomass of marine fishes. – In *Fish in nutrition*, F.A.O. and Fishing News Ltd., London, 1962.
- JACQUES G. – Productions photosynthétiques du milieu pélagique, perspectives d'amélioration. – *Oceanis* 2, Fasc. 2, p. 53-66. Institut océanographique, Paris, 1976.
- JONES R. and HENDERSON E.W. – Further observations on energy flow through the marine food chain. – *Cons. Intern. pour l'Explor. de la Mer, Comité d'Océanographie*, CM 1980/L : 26.
- LE BORGNE – Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° Ouest. – *Cahiers O.R.S.T.O.M., série Océanographie*, Vol. XV, 4, 1977, p. 333-373.
- LUCAS C.E. – Plankton and basic production. In *Sea Fisheries* (Graham édit.) Arnold, London, 1956.
- MAESTRINI S. – Production primaire et méthodes expérimentales. – *Oceanis* 2 Fasc. 3, p. 67-92, Institut Océanographique, Paris, 1976.
- MOISEEV P.A. – *The living resources of the world ocean*. – Traduction du Russe (1969) par Israël Program for Scientific Translations. U.S. Department of Commerce, National Technical Information Service, Springfield, Virginia, U.S.A.
- QUINIOU L. – *Les poissons démersaux de la Baie de Douarnenez, alimentation et écologie*. – Thèse présentée à l'Université de Bretagne occidentale, Brest, 1978.
- RAMADE F. – *Éléments d'écologie appliquée*. Ediscience, Paris, 1974.
- RAMADE F. – *Écologie des ressources naturelles*. – Coll. écologie appliquée et science de l'environnement, 4. Masson édit. Paris, 1981.
- RICKER W.E. – Food from the sea. – In *Ressources and man, a study and recommandations*. U.S. National Academy of Sciences, National Research Council (Preston Cloud édit.), Freeman and C°, San Francisco, 1969.
- SCHAEFER M.B. – The potential harvest of the sea. – *Transactions American Fisheries Society*, Vol. 94, 2, Washington D.C., 1965.
- STEEMAN NIELSEN E. – Productivity of the Oceans. – *Annual Review of plant physiology*, Vol. 11, Stanford (Calif.), 1960.
- STRICKLAND J.D.H. – Measuring the production of marine phytoplankton. – *Bull. Fisheries Research Board of Canada*, 122, Ottawa, 1960.
- VOLLENWEIDER R.A. – *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. – IBP Handbook n° 12, Blackwell, London and Edimburg, 1969.
- WALFORD L.O. – *Living resources of the sea*. – The Ronald Press, New York, 1958.

(*) Travaux où on trouvera une information de base.

Index

- Abyssal 176, 196
Abyssopélagique 105, 123
Acanthaires 47
Acanthophyra purpurea 113
Acceptabilité 285
Accessibilité 286
Actinopopdes 47
Actinotroque 75
Activité photosynthétique (mesure) 246
Adaptations (vie planctonique) 27
Adlittoral 180
Afrique du Sud-Ouest 273
Agamodromes 217
Aggultination 86
Agréats 210
Agréats particuliers 252
Aires de distribution 199
Aires trophiques 143, 220
Alciopidés 53
Algues photophiles 184
Alternance des générations 88
Amphibiotiques 215
Amphidromes 142
Amphioxus (fonds à) 189
Amphipodes 61
Amphitypiques 216
Anabolisme 230
Anadrome 215
Annélides 53, 75
Aphytal (système) 104, 175, 193
Appendiculaires 69, 95
Arbacia lixula 95
Arenophiles 209
Association 10
Auricularia 80
Autoécologie 7
- Bacillariophycées 31
Bactéries 231
Bactéries barophiles 177, 233
Balanus balanoides 95
Bancs 136, 210
Bathy- (étage) 207
Bathyal 176, 195
Bathypélagique 105, 123
Beklemishev 118
Bennes 163
Benthiques (formes) 209
- Benthonectontes 130
Benthontes 130, 147
Benthos 19, 147
Beroë 53
Bertin (classification) 203
Biocénose 9
Biocénotique 7
Biogéographie 211
Biomasse 107, 167, 225, 245
Biotope 9
Bipinnaria 80, 82
Bloom 241
Brachiolaria 80
Brouteurs 154
Bryozoaires 75
- Cadre spatial 19
Calanoides 59
Calanoides carinatus 98
Calanus finmarchicus 110, 111, 263
Calendrier planctonique 94, 101
Capital énergétique 276
Caridiennes (crevettes) 63
Carnivores 265
Carnivores I 290
Carottiers 165
Catabolisme 230, 231
Catadrome 215
Catégories (écologiques) 208
Catégories dimensionnelles 266
Ceinture 10
Ceinture de Vénus 53
Ceintures algales 182
Cellules de Langmuir 92
Ceratium 34
Chaetoceros 33, 38
Chaetognathes 55, 125
Chaluts 163
Chilo-péruvienne (côte) 280
Chlorophylle a 36, 43
Ciliés 47
Cinèses 142
Circadiennes (migrations) 109, 111
Circalittoral 176, 189
Cladocères 57
Climax 17
Clione limacina 67
Cnidaires 47

- Coccolithophorides 34
 Coefficient de conversion 264
 Coefficient écotrophique 263
 Colonisation 17
 Coloration 27
 Communauté 9
 Communautés néritiques 121
 Communautés primaires 119
 Communautés secondaires 121
 Compétition spatiale 158
 Continuous plankton recorder 26
 Continuum 11
 Copépodes 59, 259
 Coralligène 190
 Corallinacées encroûtantes 181
 Corrélations benthos-pélagos 279
 Corrélations phyto-zooplankton 269
 Côtiers 217
 Couche euphotique 104, 236
 Couche photique 236
 Crevettes 63
 Crevettes pénéides 144
 Crustacés 55, 75
 Cténaïres 51
 Cyclopoïdes 59
 Cydippes 51
 Cyphonaute 75
- Décapodes 63
 Démersales (formes) 209
 Dépendance trophique 274
 Détritique côtier 192
 Détritique du large 192
 Détritique envasé 193
 Détritivores 153
 Diadromes 142
 Diatomées 31
 Dinophycées 33
Dipleurula 80
 Disponibilité 284
Doliolaria 80, 82
 Dolioles 71
 Dragues 163
 Dynamique des populations 8
- Eau (paramètres) 147
 Eaux tropicales oligotrophes 271
 Ébranlements mécaniques 138
 Échantillonnage 23, 161
 Échantillonneurs 24
 Echinodermes 77
 Éclairément 15, 151
 Écologie 7
 Écologique (classement) 199
 Écosystème 10
 Écotone 11
 El Niño 101, 281
Elaphocaris 77
 Enclave 10
 Encroûtants 150
 Endobiose 149
 Endogés 150, 217
Engraulis ringens 280
 Entéropneuste 82
 Entomotraccés 59
- Épi- (étage) 206
 Épibiose 149, 158
 Épipélagique 104
 Épitoquie 53
 Équilibre génétique 139
Erichthus 77
 Erratiques 214
 Espace disponible 89, 158
 Espèce 8
 Estimations chiffrées 248
 Étagement 103
 Étages 18, 175
 Étages (écologiques) 206
 Eunectontes 130
Euphausia recurva 115
 Euphausiacés 62, 259
 Euphotique (couche) 104, 236
 Euryphotes 151
 Eutrophes (milieux) 122
- Faciès 10
 Facteur humain 16, 283
 Facteur Temps 17
 Facteurs abiotiques 15
 Facteurs biotiques 16
 Facteurs édaphiques 15
 Facteurs hydrologiques 15
 Fécondité 88
 Fertilité 244
 Filtration 85
 Floraison 241
 Flottabilité 28, 135
 Foraminifères 47
 Foreurs 150
 Fousseurs 150, 217
 Frayères 143, 219
 Fronts thermiques 212
- Gammaridés 61
 Gamadrome 215
 Gestion halieutique 13
 Glaréophiles 209
 Globigerines 47, 126
 Gravité 114
 Grégaire (comportement) 136
 Groupement floro-faunistique 8
 Guinean trawling survey 201
 Gymnosomes 67
- Habitacles 165
 Hadal 177, 198
 Hadopélagique 105, 123
 Hareng (réseau trophique) 260
 Harpacticoïdes 59
 Hauturier 210
 Herbier à Phanérogammes 188
 Hermaphroditisme 88
 Hétéropodes 65, 73
 Holobiotiques 215
 Holoplancton 22, 95
 Holotypiques 216
 Humectation 15
 Humus marin 252
 Hydroméduses 49

- Hydrosphère 229
 Hypériens 61, 73
- Ichtyoplancton 82, 127
 Individu 8
 Inertie 133
 Infralittoral 176, 184
 Infrapélagique 104
 Intertidale (zone) 165
 Isothermes moyens 211
- Janthine 67
- Krill 62, 289
- Laminaires (zone des) 185
 Larves 73, 156
 Le Danois (Classification) 202
 Lecithotrophiques (larves) 156
Leucothea 53
 Limivores 153
 Limophiles 209
 Longévité 279
 Lumière 114, 138, 236
- Macoma calcaria* (fonds à) 189
 Macrobenthos 149
 Macroécosystème 225
 Macrophages 155
 Macrophytes 276
 Macroplancton 22
 Malacostracés 59
 Mangrove 183
 Masses 210
 Matières premières 238
 Médiolittoral 176, 181
 Méditerranée occidentale (écosystème) 268
 Méduses 49
 Mégaloïpe 77
 Mégaloïplancton 22
 Meiobenthos 149
 Mer de Behring 273
 Mer du Nord (écosystème) 255
 Méronecton 131
 Méroplancton 22, 94
 Mésopélagique 104
 Mésopélagique 104
 Mésopélagique 104
 Mésopélagique 104
 Métabolites 240
 Méta-nauplius 77
 Microbenthos 149
 Microphytobenthos 276
 Microplancton 22
 Microrépartition 91
 Microzoobenthos 279
 Migrateurs 214
 Migrations 139
 Migrations verticales 109, 144
 Migratoire (comportement) 143
 Mobilité (du necton) 133
 Mollusques 63, 75
 Mortalité liée à la pêche 283
 Moulière 182
 Multiplication asexuée 88
 Mysidacés 62, 262
Mysis 77
- Nage 133
 Nanoplancton 22
 Nauplius 77
 Nécropédie 155
 Nectobenthos 130
 Necton 21, 129
 Nectontes 129
 Nectopélagique 131
 Némertes 75, 53
 Neuston 21
 Neustonique 104
 Niche 10
 Nitrates et phosphates 238
 Niveaux trophiques 265
 Niveaux trophiques supérieurs 274
 Nombre de générations 89
 Nourriceries 143, 219
 Nudibranches 67
 Nutriments 240
 Nutrition (zooplancton) 85
 Nyctémérales (migrations) 109
- Océan austral (écosystème) 261
 Océanodromes 142
 Oligoéléments 240
 Oligophotique 104
 Oligotrophes 123, 271
 Ostracodes 57
- Patchiness 92
 Pêche 283
 Pélagiques (formes) 210
 Pélagonémertes 53
 Pelagos 19, 21
 Pélagoshère 75
 Pénéidiennes (Crevettes) 63
Pentactula 80
 Péridiniens 33
 Pétrophiles 209
 Peuplement 9
 Peuplements benthiques 169
 Peuplements planctoniques 91
 Phanérogames 235
 Phoronidiens 75
 Photo-cinéma-télévision 165
 Photophiles 151
 Photosynthèse 229, 235
 Phyllosome 77
 Phytal (système) 104, 175, 179
 Phytobenthos 149
 Phytophages 265, 288
 Phytoplancton 22, 31, 235
Pilidium 75
 Pivotants 150
 Plancton 21
 Plancton-indicateur 124
 Plancton-Poissons (relations) 126
 Planctonecton 130
 Planctonologie synoptique 26
 Planctotrophiques (larves) 156
Planktoniella sol 44
 Plasticité physiologique 114
 Pleistocène 22
 Pluteus 80
 Population 9

- Postel (classification) 205
 Potamobies 215
 Potamotoques 215
 Poussée 134
 Prédation 87, 139
 Prélèvement (niveaux de) 287
 Production animale 257
 Production biologique 223, 227
 Production halieutique 13, 228
 Production maximale soutenue 1
 Production paraprimaire 234, 252
 Production phytoplanctonique 242
 Production primaire 235
 Production primaire benthique 247
 Production primaire pélagique 245
 Production secondaire 265
 Production secondaire globale 280
 Production-pêche 283
 Productivité 228
 Profondeur 147
 Profondeur de compensation 236
 Propulsion 134
 Protozoaires 45
 Provinces 18, 210
 Pyramide trophique 259
 Pyrosomes 71
- Qualitative (méthode) 172
 Quantitative (méthode) 170
- Radiolaires 47
 Récif 185, 277
 Régions biogéographiques 19
 Répartition différentielle 219
 Reproduction (benthos) 156
 Reproduction (zooplancton) 88
 Réseau trophique 259
 Rhizopodes 47
 Rhizostomes 49
 Richesse du fond 277
 Roche du large 191
- Salinité 15
Salpa fusiformis 98
 Salpes 71
 Sargasses 185, 235
 Sauteurs 218
 Scaphandre autonome 165
 Schooling 136
 Sciaphiles 151
 Scleractiniaires ahermatypiques 195
 Scyphoméduses 49
 Sédentaires 150
 Sergestidés 63
Sergia lucens 112
 Sessiles 150
 Seston 21
 Sestonophages 152
 Silice 240
 Siphonophores 49, 112
 Sipunculiens 75
- Skeletonema costatum* 42
 Slikke 183
 Spongifères (fonds) 188
 Stabilité et stratification 241
 Stock 9, 225
 Strate 10
 Substrat 147, 149
 Supralittoral 175, 180
 Surpêche 291
 Suspensivores 152
 Synécologie dynamique 225
 Synthèses générales 250
- Taux de transfert 263, 287
 Taxes 142
 Température 15, 114, 237
Thalassionema nitzschioides 44
Thalassiosira antarctica 44
Thalassiosira hyalina 44
 Thalassobies 216
 Thalassotoques 215
 Thaliacés 71
 Thallophytes 235
 Thécosomes 65
 Théorie des Pêches 8
 Tintinnidés 47
 Tissus filtrants 24
 Tomoptéridés 53
Tomaria 82
 Tortues de mer 73
 Traceurs radioactifs 246
 Trainée 133
 Traitement des échantillons 25, 167
 Transferts d'énergie 229, 267, 278
 Transferts de matière 229
 Tripton 21
 Trochophore 75
 Tuniciers 67
 Types (écologiques) 206
- Ultraplancton 22
 Unité de peuplement 9, 116
 Upwelling 272
- Vagiles 151
 Variations à long terme 101, 220
 Variations saisonnières 93, 220
 Vases terrigènes côtières 192
 Végétaux 287
 Vélelles 51
 Véligère 75
- Yield 228
- Zoé 77
 Zone d'exploitation exclusive 1
 Zones 18
 Zoobenthos 149
 Zooplancton 22, 45
 Zooplancton (nutrition) 85
 Zooplancton (reproduction) 88

Masson Editeur
120, bd Saint-Germain
75280 Paris Cedex 06
Dépôt légal : janvier 1991

Imprimerie Laballery
58500 Clamecy
Dépôt légal : janvier 1991
Numéro d'imprimeur : 007097

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE MARINES

Introduction à l'halieutique

Jean COLLIGNON

L'ingénieur halieuté se situe au carrefour de la recherche, de l'administration, de la profession et de l'industrie, dans l'exploitation des ressources vivantes des milieux aquatiques. Fondamentalement polyvalente, sa formation se doit d'inclure la connaissance des milieux exploités (ici, le milieu marin) et des mécanismes de leur production biologique.

La biologie des organismes marins et leur écologie constituant une base indispensable, l'auteur a tenté d'en donner une vue d'ensemble dans une première partie, surtout descriptive, qui résume et coordonne des ouvrages antérieurs selon un plan classique : le plancton et le problème de ses unités de peuplement ; le necton et les implications de sa mobilité ; les biocénoses benthiques. Cette partie se clôt sur le classement écologique des espèces d'intérêt halieutique et leurs aires de répartition.

La deuxième partie, s'inspirant de la pensée de l'initiateur que fut en ce domaine le professeur Postel, aborde les aspects spécifiques des processus de la production biologique marine et propose un modèle de bilan à orientation prospective, ouvert à la discussion. Elle se termine sur les possibilités du prélèvement pour les besoins de l'homme.

Jean Collignon, océanographe-biologiste de l'ORSTOM, a participé à la création et au démarrage du Centre océanographique de Pointe-Noire (Congo). Il a ensuite assuré la direction de l'Institut des pêches maritimes du Maroc. Ses activités de recherche ont surtout été orientées vers l'exploitation des ressources benthiques. Enfin, à l'École nationale supérieure d'agronomie de Rennes, titulaire de la chaire de biologie halieutique, il a assuré la coordination de l'ensemble du département halieutique.



ISBN : 2-225-82254-9