

# Chapitre 2. La Sélection des Variables Biologiques de l'Ecosystème Planctonique

## 2.1. Les concepts généraux

Le plancton est constitué d'organismes pélagiques incapables de maintenir une distribution spatiale indépendante de celle des masses d'eau qui les contiennent. S'ils sont incapables de se déplacer horizontalement dans la masse d'eau, ces organismes peuvent cependant effectuer des migrations verticales importantes (par exemple par modification de densité). Le plancton constitue donc l'ensemble des organismes dont l'amplitude des mouvements horizontaux propres est inférieure à celle des mouvements de la mer. Ceci implique que la distribution des espèces planctoniques sera conditionnée certes par les conditions physico-chimiques qui règnent au sein de la masse d'eau (*e.g.* température, salinité, oxygène) mais aussi par les mouvements de celle-ci (*e.g.* advection, diffusion).

Le phytoplancton, autotrophe, constitue le niveau trophique primaire. Le zooplancton, hétérotrophe et réputé "phagotrophe", herbivore (*filter-feeder*) ou carnivore, représente les niveaux secondaires ou tertiaires, voire supérieurs. Le bacterioplancton, hétérotrophe osmotrophe, a un rôle de recyclage de la matière organique par le réseau trophique. Cette distinction est parfois aléatoire en milieu marin où de nombreuses espèces du phytoplancton peuvent utiliser certaines substances organiques telles que vitamines (auxotrophes). D'autres espèces peuvent utiliser des substrats organiques comme source alimentaire (exemple *Noctiluca miliaris*) ainsi que des aliments alternatifs. Certains organismes planctoniques hétérotrophes (les mixotrophes) sont capables de s'incorporer des organismes autotrophes et d'utiliser la matière organique produite par ceux-ci. De même, le zooplancton est capable de modifier son régime alimentaire (herbivore, omnivore ou carnivore) en fonction des disponibilités du milieu ou lors du passage d'un stade larvaire au suivant. En conséquence, si les critères taxonomiques sont essentiels pour caractériser chaque population de la communauté planctonique, une connaissance préalable des régimes alimentaires du zooplancton sera nécessaire pour l'établissement du schéma trophique.

Des critères de taille permettent de séparer le plancton en plusieurs classes (Dussart, 1965; Sieburth *et al.*, 1978). Le picoplancton (inférieur à 2  $\mu\text{m}$ ) est constitué de bactéries hétérotrophes et de Cyanobactéries. Le nanoplancton (entre 2 et 20  $\mu\text{m}$ ) comprend les petites Diatomées, les Coccolithophoridées et les Silicoflagellés mais aussi des flagellés hétérotrophes. Les organismes compris entre 20 et 200  $\mu\text{m}$  tels que les Diatomées et les Dinoflagellés forment le microplancton. Le microzooplancton, d'importance considérable pour l'écosystème planctonique, est essentiellement constitué de Dinoflagellés hétérotrophes, de Ciliés ainsi que des formes juvéniles des Copépodes et d'autres groupes mésozooplanctoniques. Ces derniers ont des dimensions comprises entre 200 et 2000  $\mu\text{m}$ . Au-delà, on trouve le macroplancton (et le mégaplancton), essentiellement constitué de formes animales: Euphausiacés, Méduses, Salpes. Souvent, on utilise le vocable "métazooplancton" pour désigner les organismes de taille supérieure au microzooplancton. Ces critères de tailles sont utiles car ils permettent de répartir les organismes par ordre de

grandeur et de les séparer par des méthodes de filtration. De plus, ils correspondent aux échelles dimensionnelles des relations proie-prédateur et à la réponse des organismes à la viscosité du milieu, en fonction de leur taille.

Certaines espèces passent leur vie entière dans le plancton: ce sont les espèces holoplanctoniques (Copépodes, Cladocères, Chétognathes). D'autres espèces n'y passent qu'une partie (soit la vie larvaire, soit la vie adulte): ce sont les espèces méroplanctoniques. Les espèces tychoplanctoniques sont des organismes appartenant aux communautés benthiques ou hyperbenthiques temporairement transportés dans la colonne d'eau par la turbulence, l'advection ou les migrations diurnes verticales. Ces dernières espèces peuvent être responsables d'augmentations brusques et occasionnelles de la biomasse en milieu côtier.

Divers critères systématiques quantitatifs et qualitatifs ont été utilisés pour caractériser certaines régions, certaines masses d'eau et pour retracer leur histoire, leurs mélanges. Ces critères systématiques s'appliquent surtout aux masses d'eau à longue durée de vie, comme en Méditerranée ou dans les océans. Dans les régions aux masses d'eau labiles, les notions systématiques ne peuvent caractériser que des tendances: eaux eutrophes, mésotrophes et oligotrophes.

L'état physiologique des organismes planctoniques, qui est très sensible au milieu extérieur, paraît plus utilisable pour caractériser une masse d'eau que l'abondance des organismes. En effet, la biomasse d'une population présente à un endroit déterminé est tributaire d'un passé lointain de cette population (antécédents génétiques, nutritionnels, etc.). Par contre, l'état physiologique dépend de "l'actualité" de la masse d'eau (température, salinité, nutrition, etc.).

Des critères de répartition spatiale verticale dans la colonne d'eau peuvent être appliqués: on parle d'épi-, méso- et bathyplancton. Le pleuston est constitué d'espèces vivant à l'interface air-mer (*e.g.* Velelles, *Labidocera*). Enfin, on distingue le plancton néritique (zones côtières et plateaux continentaux) du plancton océanique.

L'écosystème planctonique océanique mondial est caractérisé par sa biodiversité, c'est-à-dire la variété des organismes, y compris leur diversité génétique et la multiplicité des assemblages qu'ils forment. Bien que la biodiversité planctonique mondiale soit potentiellement énorme, les espèces peuvent se limiter localement à un nombre réduit de composants aux propriétés fonctionnelles types et formant un assemblage biotique caractéristique de la région et de l'époque. Au sein de ces groupes fonctionnels, une espèce peut en remplacer une autre selon les assemblages biotiques. La biodiversité de l'écosystème répond à des particularités locales et à la succession saisonnière de différentes phases de la phénologie de l'océan global.

L'écosystème trouve dans sa biodiversité potentielle la possibilité de se moduler face aux contraintes environnementales. Le maintien d'une diversité biologique maximale (génétique, spécifique ou écosystémique) assure à l'écosystème une capacité maximale de résilience, la potentialité de s'adapter aux changements du milieu et de sélectionner la meilleure voie possible de réponse aux diverses contraintes du milieu. Il faut signaler que, malgré la diversité des espèces, les membres des communautés planctoniques gardent une certaine unité de forme, de taille et de comportement, en relation avec leur mode de vie. Ils

ont généralement une grande teneur en eau, ils sont transparents et peu colorés et leur taille est de l'ordre du micromètre au centimètre.

## 2.2. L'identité des groupes phytoplanctoniques principaux

Le phytoplancton est constitué d'organismes photoautotrophes microscopiques (unicellulaires, filamenteux ou formant des chaînes) capables de réaliser la photosynthèse. On en trouve dans toutes les eaux de surface du globe, y compris dans les glaces, et il peut contribuer jusqu'à 95% de la production primaire marine (Steehan-Nielsen, 1975). Seules exceptions macrophytoplanctoniques, les Sargasses (Phaeophycées) et les *Antithamnium* (Rhodophycées) sont des formes flottantes atteignant une taille d'un mètre. Les principaux taxa suivants sont rencontrés dans la majorité des océans. Ils comportent de nombreuses espèces aux particularités propres mais aux caractéristiques fonctionnelles communes.

### 2.2.1. Les Diatomées

Les Diatomées sont le constituant majeur du phytoplancton marin des hautes latitudes, dans toutes les mers néritiques polaires et tempérées ainsi que dans les régions de divergence tant côtières qu'équatoriales (Garrison, 1984). Elles abondent surtout en régions froides et riches en nutriments. Ce sont des algues types des milieux eutrophes printaniers. Divers auteurs les considèrent comme les participants majeurs à la production océanique, spécialement en eaux côtières. Ces algues unicellulaires ont une taille comprise entre 10 et 200  $\mu\text{m}$  (limites 2 à 1500  $\mu\text{m}$ ) et peuvent former des chaînes. Les Diatomées secrètent une paroi cellulaire, dépourvue de cellulose, formée de pectine et imprégnée de silice, ce qui limite fortement la croissance en milieu pauvre en cet élément. Cette paroi, appelée le frustule (Ricard, 1987), est formée de deux valves, l'hypothèque et l'épithèque qui s'emboîtent l'une dans l'autre comme les boîtes de Pétri et qui sont assemblées par des pleures et mobiles. Ces deux valves aux surfaces sculptées ou ornées d'épines sont percées de pores assurant les échanges de gaz, de métabolites et de nutriments. Le cytoplasme contient de grandes vacuoles, des chromatophores, des gouttelettes de lipide et des grains de volutine (réserves de polyphosphates). A cause de ces réserves alimentaires, les Diatomées fournissent un apport énergétique énorme aux herbivores. Les pigments caractéristiques sont les chlorophylles *a* et *c*, la fucoxanthine, la diadinoxanthine, la diatoxanthine et le  $\beta$ -carotène. L'amidon est absent. Les réserves de lipides sont la cause de taches d'huile observées à la surface de la mer après une période de poussée intense.

La multiplication s'opère par scissiparité. Les deux valves s'écartent et chaque demi-cellule reforme une nouvelle hypothèque. Il en résulte une cellule de même taille et une cellule plus petite. Les deux cellules filles peuvent se séparer ou rester solidaires formant alors une colonie (Garrison, 1984). Ce mode de division s'accompagne d'une réduction progressive de la taille moyenne des cellules (jusqu'à 30 fois) au cours des générations jusqu'à une taille limite où la cellule abandonne son frustule et grandit en taille avant d'en former un nouveau (Thurman et Weber, 1984). De manière générale la taille moyenne des Diatomées

diminue au cours de la saison, depuis le printemps jusqu'à l'été. Des taux de division cellulaire de 0.5 à 6 j<sup>-1</sup> sont signalés et peuvent amener au développement massif de poussées phytoplanctoniques (Eppley, 1977). D'autres types de multiplication peuvent également exister, telle que la reproduction sexuée ou la microsporulation pendant les périodes défavorables (Hargraves, 1976). Des cellules en repos, semblables aux cellules végétatives, peuvent exister chez certaines formes particulièrement en zones tempérées (Steidinger et Walker, 1984). Ces dernières formes jouent un rôle important dans l'apparition, la succession et la survie des espèces. De nombreuses espèces sont planctoniques mais, ne disposant ni de flagelles, ni de cils ni d'aucun autre moyen de locomotion, elles ont fortement tendance à couler en absence de turbulence. Certaines espèces sont benthiques.

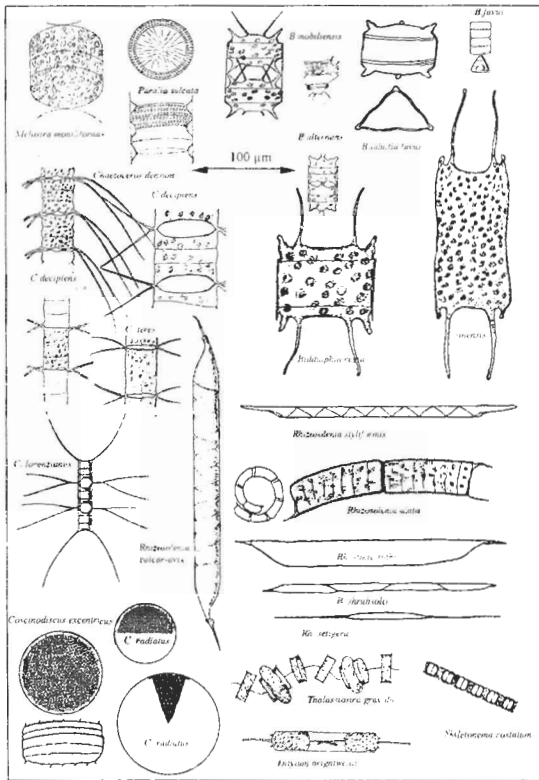


Fig. 2.1. Divers types de Diatomées des mers d'Europe

Deux groupes de Diatomées existent: les Pennées et les Centriques, mais ne semblent pas marquer de différence fonctionnelle.

Les valves des Diatomées Centriques possèdent un axe de symétrie radiaire (souvent masqué par des modifications secondaires). On citera parmi les Coscinodiscinées: *Coscinodiscus* avec une structure en boîte de Pétri, *Melosira* formant des chaînes dont les cellules sont réunies par des coussins de mucus, *Skeletonema* formant des chaînes dont les cellules sont retenues par des filaments de mucus et *Thalassiosira* dont les chaînes de

cellules sont réunies par un filament gélatineux unique. Les Rhizosoleniées ont des frustules allongés, cylindriques, acuminés (pointus) aux deux extrémités; *Rhizosolenia styliformis* est très commune. Les Biddulphiées possèdent des frustules courts aux angles proéminents présentant des cornes, des soies, des excroissances. *Chaetoceros* en représente le genre principal. Les valves sont elliptiques et portent deux grandes cornes creuses réunissant les cellules entre elles dans les chaînes. *Biddulphia sinensis* a deux cornes et deux épines sur chaque valve et est abondant en Mer du Nord.

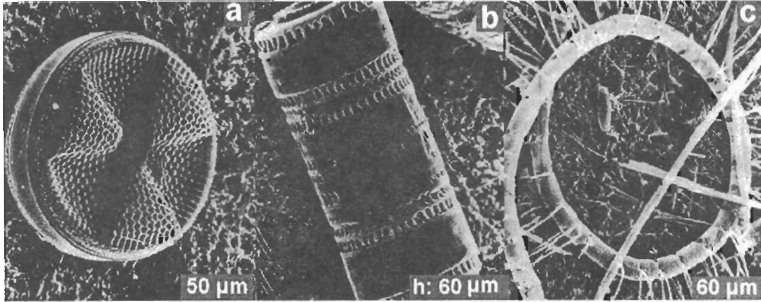


Fig 2.2. Exemples de Diatomées Centriques: (a) *Actinoptychus sinarilus*, (b) *Paralia sulcata* et (c) *Chaetoceros carvisetus*. D'après Honjo et Emery (1976).

Chez les Diatomées Pennées, chaque valve possède une symétrie par rapport à deux plans perpendiculaires entre eux et perpendiculaires au plan valvaire (asymétries secondaires par déformation). La plupart des formes sont benthiques mais on connaît des formes planctoniques. *Thalassiothrix*, *Thalassionema*, *Asterionella*, *Nitzschia closterium*, *Phaeodactylum tricornutum*.

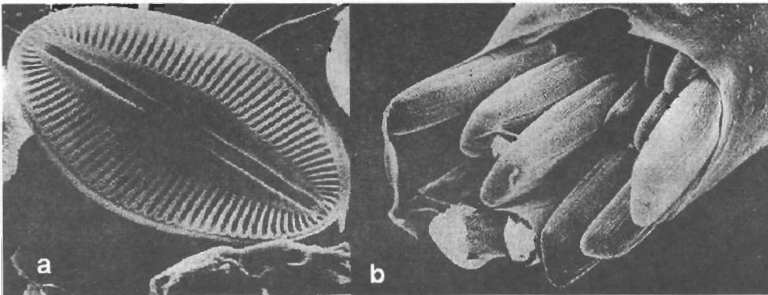


Fig. 2.3. Diatomées Pennées *Navicula heufleri* (a) (photo S. Golubic) et *Amphipleura elegans* (b) (photo R. Fujita). Photos in Valiela (1995).

### 2.2.2. Les Dinoflagellés (ou Péridiniens)

Typiquement, les Dinoflagellés se présentent comme de simples cellules, autotrophes, nues ou dans une thèque de cellulose. Ils sont présents dans tous les océans et occupent la seconde place après les Diatomées dans la contribution à la production primaire bien qu'ils puissent dominer quantitativement les assemblages phytoplanctoniques des eaux tropicales et subtropicales. Ils abondent dans les assemblages d'été et d'automne en régions tempérées.

et polaire. Ils sont nano- à microplanctoniques et de taille située entre 5 et 200  $\mu\text{m}$  bien que certaines espèces comme *Polykrikos* se développent en longues chaînes ou pseudo-colonies. Ils subissent un certain effet des mouvements de l'eau mais deux flagelles disposés de manière orthogonale dans deux sillons perpendiculaires leur permettent de se stabiliser et même d'effectuer certains déplacements ou des migrations verticales. Ils possèdent un noyau particulier, granulaire (dinocaryon) et leurs chloroplastes sont riches en chlorophylle *a* et *c*,  $\beta$ -carotène et xanthophylles (péridinine). Ils stockent des lipides et de l'amidon. La multiplication s'opère par division simple et les cellules filles grandissent jusqu'à la taille parentale avant de se diviser elles-mêmes.

La plupart des Dinoflagellés peuvent être symbiontes photosynthétiques d'autres protistes et peuvent héberger eux-mêmes des symbiontes. Le grand *Noctiluca scintillans*, un hétérotrophe classique, peut avoir jusqu'à 12000 Prasinomonades photosynthétiques dans sa vacuole générale alors que *Peridinium balticum* vit entre en étroite relation avec un Euglénide. De nombreux Dinoflagellés sont morphologiquement complexes et portent des Cyanobactéries exosymbiontes, entassées autour du sillon; ce dernier peut former pour les symbiontes une chambre spéciale chez certaines espèces.

Métaboliquement, ils sont très versatiles. Certaines espèces peuvent être hétérotrophes (*Polykrikos*) et certaines peuvent être même phagotrophes alors que d'autres sont parasites (*Blastodinium*, *Oodinium*). On observe certaines espèces mixotrophes, alternativement auto- et hétérotrophes.

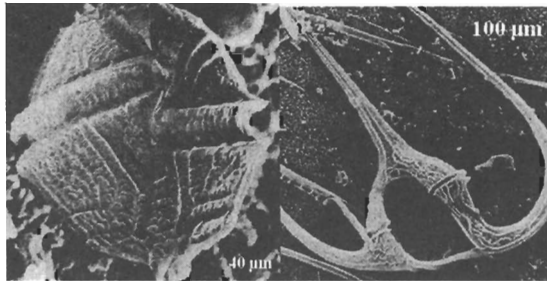


Fig. 2.4. Dinoflagellés *Goniaulax polygramma* (à gauche) et *Ceratium* sp. (squelette isolé dans la matière détritique) (à droite). D'après Honjo et Emery (1976).

Les Prorocentrales (*Exuviella marina* et *Prorocentrum micans*) se présentent sous forme de cellules ovoïdes ou lancéolées avec des flagelles en position apicale et peu différenciés.

Les Dinophysiales (*Dinophysis*, *Phalacroma*, *Amphisolenia*, *Ornithocercus*) ont deux flagelles correspondant à des sillons bien marqués. Leurs thèques sont bivalves et possèdent des collerettes ou ailerons le long des sillons.

Les Péridiniales sont armées de plaques ou de thèques cellulósiques et regroupent des formes telles que les *Gonyaulax*, luminescents, les *Peridinium*, possédant une thèque avec expansions de petite taille et les *Ceratium*, dont la thèque cellulósique est épaisse et ornée généralement de trois cornes de grande taille, une apicale et deux postérieures. Citons *C. fusus*, *C. tripos*, *C. furca* et *C. tricornutum*.

Les Gymnodiniales sont des formes nues seulement entourées de la membrane périplastique. L'espèce *Gymnodinium veneficum* est hautement toxique pour les poissons et les mollusques et présente un danger pour la mariculture. *Noctiluca miliaris* est une Gymnodiniale luminescente des régions côtières.

Les Zooxanthelles (*Symbiodinium spp.*) entrent en symbiose avec le Tridacne géant et avec les coraux. Certaines espèces sont symbiotiques avec des Anémones, des Radiolaires, Acanthaires, les Foraminifères et des Poissons.

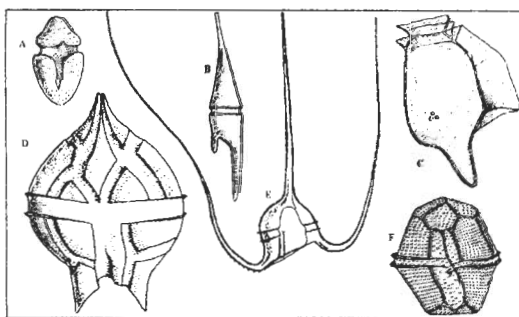


Fig. 2.5. Divers types de Dinoflagellés: A: *Gymnodinium paulseni* (0.02 mm), B: *Ceratium furca* (0.17 mm), C: *Diniphyis caudata* (0.09 mm), D: *Peridinium brochi* (0.07 mm), E: *Ceratium massiliense* (0.4 mm), F: *Goniardoa polyedricum* (0.054 mm).

### 2.2.3. Les Prymnésiophycées ou Coccolithophoridées

Les Coccolithophoridées sont des algues unicellulaires biflagellées, recouvertes extérieurement de petites pièces calcaires appelées coccolithes et incrustées dans une feuille de mucus qui entoure la cellule. Ces algues, généralement nanoplanctoniques (5 à 50  $\mu\text{m}$ ), sont dominantes dans les eaux chaudes et en plein océan (*Coccolithus*, *Rhabdosphaera*), où elles participent à l'essentiel de la production primaire et contribuent à un dépôt significatif de sédiments calcaires biogènes. On les trouve le long des côtes et elles peuvent aussi pulluler en région sub-polaire (*Emiliana huxleyi*, *Syracosphaera*). Ce sont avant tout des algues types des milieux oligotrophes estivaux où elles participent à la production régénérée. Elles possèdent deux grands chromatophores pariétaux contenant l'hexanoxyloxyfucoxanthine caractéristique. Les substances de réserves sont des lipides et la leucosine (substance proche de l'amidon). Bien qu'étant typiquement autotrophes, elles peuvent aussi absorber de la matière organique, sous la couche euphotique par exemple ou en cas de forte limitation par les micronutriments tels que le fer. La reproduction typique est sous forme de cystes dont les spores se développent pour former de nouveaux individus.

Les Prymnésiales forment un groupe à séparer des Coccolithophoridées et sont représentées par le genre *Phaeocystis*, cosmopolite, très abondant dans les mers froides et qui se présente soit sous forme de cellules isolées sans flagelle (consommable par les Ciliés), soit réunies en colonies gélatineuses et consommables uniquement par le macrozooplancton. Les colonies de taille supérieure à 200  $\mu\text{m}$  ne seraient pas consommées. Les cellules sont enfouies dans une enveloppe mucilagineuse, très riche en eau et composée de

polysaccharides carbonés, dépourvus d'azote et peu appréciée par les bactéries. Les cellules accumulent l'azote et le phosphore et utilisent le mucilage comme substance de réserve. La croissance optimale des cellules isolées semble se faire en présence d'ammonium et celle des colonies en présence de nitrates. Chez les colonies sénescentes, le mucilage est envahi par les protozoaires et les bactéries (porteurs de  $\beta$  glucosidases). Les matières organiques provenant des grandes colonies de *Phaeocystis* sont émulsionnées par les vagues et forment une couche de mousse, épaisse et nauséabonde, quoique non toxique, sur les côtes, notamment en Frise allemande. Leur action létale sur les mollusques lamellibranches est liée au colmatage des branchies.

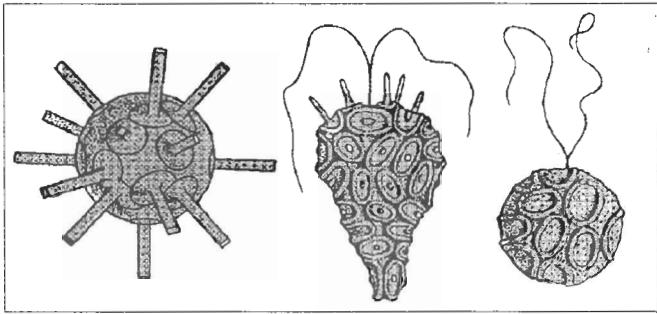


Fig 2.6. Exemples de Coccolithophoridées. De gauche à droite: *Rhabdosphaera tignifer* (19  $\mu\text{m}$ ), *Syrachosphaera pulchra* (15  $\mu\text{m}$ ), *Pontosphaera huxleyi* (8  $\mu\text{m}$ ).

*Phaeocystis pouchetii*, déjà présente sur la côte belge à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle (Lancelot, Mathot et Owens, 1988), s'est considérablement développée depuis une vingtaine d'années; elle s'y observe cinq mois par an. Elle existe du Pas de Calais au Jutland. Son développement est lié à la pollution anthropique, très visible au-delà de l'estuaire du Rhin.

### 2.2.4. Les Silicoflagellés (Chrysophycées)

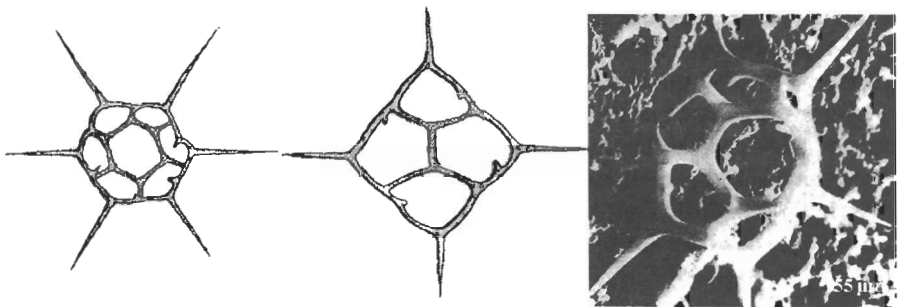


Fig. 2.7 Silicoflagellés: à gauche, *Distephanus speculum*, au centre, *Dictyocha fibula* et à droite, microphotographie du squelette externe de *Distephanus speculum*. D'après Honjo et Emery (1976).

Les Silicoflagellés sont de petites cellules libres (< 30  $\mu\text{m}$ ) à un seul flagelle (nanoflagellés). Comme les Diatomées, ils sont très communs dans les eaux froides riches en silice. Ils secrètent un squelette siliceux interne et tubulaire et possèdent des



chromatophores très nombreux contenant de la chlorophylle *a*, du  $\beta$ -carotène et des xanthophylles typiques telles que la diadinoxanthine et la 19<sup>'</sup>butanoyloxyfucoxanthine. Ces organismes sont photosynthétiques mais sont fréquemment hétérotrophes. Ils se reproduisent par simple division.

### 2.2.5. Les Cyanobactéries

Les Cyanophycées planctoniques sont des procaryotes photosynthétiques de très petite taille associés au picoplancton (< 2  $\mu\text{m}$ ). De forme coccoïde ou en filaments formés de nombreuses cellules, elles sont dépourvues de véritable noyau. Leur paroi cellulaire est formée de chitine et les réserves sont sous forme de glycogène. En plus des chlorophylles *a* et *b* et de  $\beta$ -carotène, elles disposent de diverses xanthophylles dont la zéaxanthine mais aussi de biliprotéines (voisines des phycocyanines et des phycoérythrine). Leur pigmentation bleu-vert, diffuse dans le cytoplasme, leur a valu le nom impropre de Cyanobactéries. Les Cyanobactéries sont surtout caractéristiques des mers chaudes et des milieux oligotrophes mais on en trouve dans l'Océan Austral (Wilmotte *et al.*, submitted). La pullulation de l'espèce *Trichodesmium* (*Oscillatoria*) *erythraeum* est responsable de la coloration de la Mer Rouge par suite du développement massif d'un pigment rouge (phycoérythrine). Elles se reproduisent par simple division, fragmentation et sporulation (Raymont, 1963). Une symbiose existe avec les éponges (Bavestrello *et al.*, 1992). Certaines espèces sont capables d'absorber directement l'azote gazeux.

Les Prochlorophytes (*e.g.* *Prochlorococcus marinus*) sont actuellement classés parmi les Cyanobactéries. Leur importance et leur extrême abondance au sein du picoplancton a été récemment mise en évidence (Chisholm *et al.*, 1988; Chisholm et Morel, 1991). Ces algues, plus petites que les Cyanobactéries coccoïdes et peu visibles par les moyens microscopiques classiques, sont particulièrement abondantes dans les niveaux inférieurs de la zone euphotique où elles peuvent atteindre des densités de  $10^5$  cell.  $\text{ml}^{-1}$ . A la place de la chlorophylle *a*, ces algues autotrophes contiennent de la divinyl-chlorophylle *a* (*dva*) dont le maximum d'absorbance est décalé de 8 nm vers les grandes longueurs d'onde par rapport à la chlorophylle *a*. En surface, la *dva* est associée à la zéaxanthine et à une chlorophylle *b*-like. En profondeur, les Prochlorophytes contiennent de la divinyl-chlorophylle *b*.



Fig 2.8. *Oscillatoria* (Cyanophycée) formant des filaments en Mer des Sargasses. L'épaisseur d'un filament est de 10  $\mu\text{m}$ .

## 2.2.6. Les autres groupes

D'autres groupes phytoplanctoniques peuvent pulluler occasionnellement.

(i) Les Cryptophycées possèdent un flagelle, ne possèdent pas de silice et peuvent être hétérotrophes. Elles possèdent en plus des chlorophylle *a* et *c*, de l' $\alpha$ -carotène, de l'alloxanthine de la crocoxanthine, de la *x*-phycocyanine et de la *x*-phycocérythrine. Elles présentent des poussées dans les zones côtières en Mer de Ross.

(ii) Les Chlorophycées sont unicellulaires, filamenteuses ou coloniales. Chez ces organismes pico- à nanoplanctoniques, flagellés ou non, la chlorophylle *b* remplace la chlorophylle *c*. Elles contiennent de la lutéine et de la néoxanthine. Ces autotrophes sont fréquents dans les estuaires ou les mers fermées comme les fjords, où ils peuvent pulluler dans les eaux dessalées en été et en automne (Saggiomo *et al.*, 1994). Les Chlorophycées sont représentées dans le milieu planctonique par *Dunaliella salina*.

(iii) Les Euglenophycées sont des unicellulaires biflagellées, à cellule déformable, proche des protozoaires, généralement épibenthiques qui peuvent pulluler dans le phytoplancton des Côtes de Norvège. Elles sont fréquemment hétérotrophes et sont saprophytes. Les pigments caractéristiques sont les chlorophylle *a* et *b*, le  $\beta$ -carotène, la néoxanthine, la diatoxanthine et la diadinoxanthine. Elles sont généralement associées aux eaux dessalées comme les lagunes et estuaires.

(iv) Les Prasinophycées sont également photosynthétiques sans silice et possèdent un flagelle. Les pigments caractéristiques sont la chlorophylle *a* et *b*, l' $\alpha$ - et le  $\beta$ -carotène, la prasinoxanthine, la lutéine, la néoxanthine et la violaxanthine.

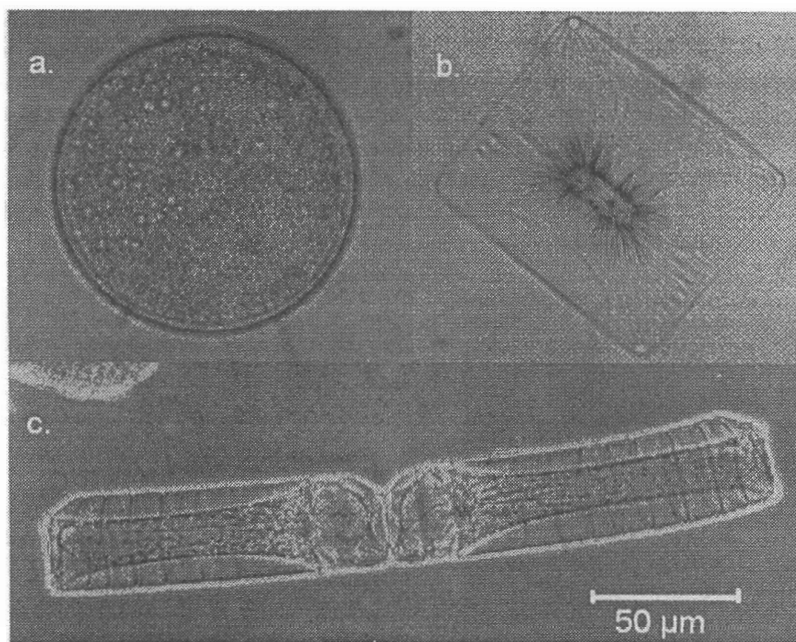


Fig. 2.9. Diatomées du plancton de Calvi (Corse): (a) *Coscinodiscus*; (b) *Striatella* et (c) cellules en division.

## 2.3. La diversité zooplanctonique

La majorité des groupes animaux marins sont représentés dans les assemblages faunistiques formant le zooplancton, que ce soit au titre de l'holoplancton, du méroplancton ou du tychoplancton. Les organismes zooplanctoniques sont regroupés en ensembles fonctionnels de taille caractéristique, tant pour des raisons trophiques que pour des raisons d'échelle.

### 2.3.1 Le microzooplancton

Ces organismes de taille inférieure à 200  $\mu\text{m}$  connaissent actuellement un sursaut d'intérêt en raison de leur position dans le réseau et la boucle microbienne, responsables de la régénération de la matière organique en période de forte limitation en nutriments (Legendre et Razzoulzadegan, 1995). De manière générale, le microzooplancton est le maillon indispensable entre le pico-nanoplancton et le macrozooplancton en milieu oligotrophe (Stoecker et Sanders, 1985; Verity, 1985, 1986).

En toute logique, il y aurait lieu de distinguer le nanozooplancton constitué de nanoflagellés hétérotrophes de taille inférieure à 60  $\mu\text{m}$  et le microzooplancton *sensu stricto*. Ce dernier est composé essentiellement de microflagellés hétérotrophes, de Protozoaires amœbiens et de Ciliés mais aussi de Métazoaires tels que les nauplii de Copépodes, les larves veligères de Mollusques et les trochophores d'Annélides. La distinction est malaisée en pratique car certains groupes fonctionnels peuvent présenter des tailles variant de 2 à 200  $\mu\text{m}$  et même plus.

Le nanozooplancton se nourrit largement, de bactéries et de picophytoplancton et alimente le microzooplancton en général. En effet, les grands Protozoaires microzooplanctoniques qui consomment préférentiellement du phytoplancton se nourrissent également de petits Flagellés (Robertson, 1983). De nombreux exemples de régimes omnivore ou carnivore existent au sein de ces organismes (Verity, 1986). Enfin, une certaine compétition existe entre les Ciliés (microzooplanctoniques) et les Copépodes (mésozooplanctoniques) pour la nourriture nanoplanctonique (Smetacek, 1981).

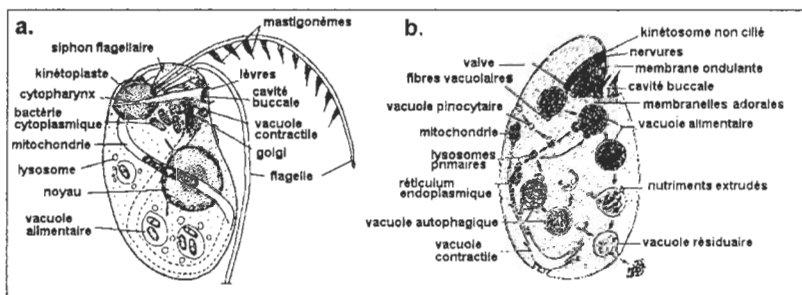


Fig. 2.10. Exemples (a) de Flagellé d'après Brooker (1971) et (b) de Cilié d'après Elliott et Clemmons (1966). Les Protozoaires nano- et microzooplanctoniques, de taille comprise 2 et 200  $\mu\text{m}$ , sont surtout des Foraminifères, des Radiolaires, des Acanthaires et des Ciliés.

(i) Les Foraminifères dominent le microzooplancton océanique oligotrophe estival typique. Contrairement aux formes benthiques, les Foraminifères planctoniques sont peu diversifiés mais ils sont très abondants. Ils appartiennent tous à la famille des Globigérinidés (fig. 2.12). Leur cytoplasme est déformable et présente des expansions ramifiées, les pseudopodes, capables de capturer les proies. Ils possèdent un squelette ou test formé à 95% de carbonate de calcium, qui protège le protoplasme. Après la mort, ces tests tombent sur le fond des océans et forment les boues à globigérines. Ces boues ne se trouvent guère au-delà de 5000 mètres de profondeur (en raison de la solubilité des carbonates) mais tapissent 35% de la superficie des fonds des océaniques.

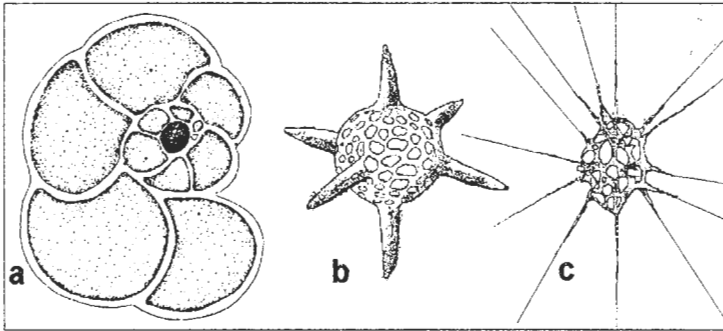


Fig. 2.11. Exemples de Foraminifère, *Pulvinulina* (a) et de Radiolaires *Hexastylus* (b) et *Plectacantha* (c).

Les Foraminifères se nourrissent habituellement de bactéries et de picoplancton. Cependant, les foraminifères épineux transportent souvent des Dinoflagellés exosymbiontes (jusqu'à 200 par hôte). Chez *Orbulina* et *Hastigerina*, les symbiontes migrent, le jour, distalement le long des épines et se retirent la nuit dans des vacuoles à l'intérieur du cytoplasme de l'hôte. D'autres genres (e.g. *Globigerina*, *Globigerinoides*) contiennent des endosymbiontes, à la fois Dinoflagellés et monades qui peuvent occuper jusqu'à 70 à 80% du volume total de l'hôte (Bougis, 1974).

(ii) Les Radiolaires, abondants dans le microzooplancton des eaux froides en milieu mésotrophe, sont caractérisés par l'existence d'une coque située à l'intérieur de leur protoplasme, la capsule centrale, percée d'un ou plusieurs orifices et contenant le noyau. Chez *Aulacantha scolymantha*, forme extrêmement commune à Calvi, des spicules radiaires très nombreux et de petits spicules tangentiels constituent un squelette très simple. Mais ce squelette siliceux est susceptible d'atteindre une complication extrême et, chez *Hexacantium drymodes*, par exemple, il comporte trois sphères ajourées reliées par des trabécules. Des formes coloniales comme *Collozoum inerme*, à squelette réduit, réunissent de nombreuses cellules qui, allongées parfois en cylindres gélatineux, atteignent 1 à 2 cm.

(iii) Les Acanthaires, auparavant réunis avec les Radiolaires, possèdent un squelette constitué de spicules en nombre fixe, présentant des directions déterminées; ces spicules radiaires, au nombre de vingt, se soudent en dix spicules diamétraux chez certaines espèces. Chez les formes les plus simples, les spicules sont tous égaux. Mais, chez certaines espèces, une différenciation se manifeste parmi les spicules, certains prenant une prépondérance considérable (*Acanthochiasma* sp.). Chez *Lithoptera* sp., quatre des spicules se ramifient

distalement en une petite grille apicale. Les spicules possèdent une constitution chimique originale, contenant du sulfate de strontium (Bougis, 1974).

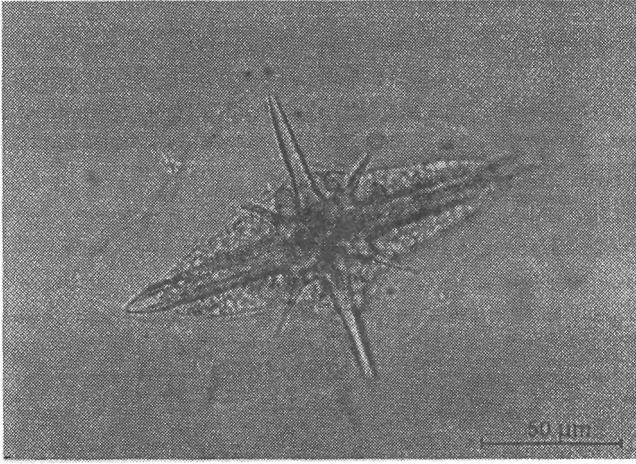


Fig. 2.12. Spécimen d'Acanthaire accompagné de zooxanthelles endosymbiotiques (Baie de Calvi, avril 2000).

Les Radiolaires et les Acanthaires sont habituellement reconnus comme hétérotrophes omnivores capturant une large variété de protistes et de petits métazoaires. De nombreux groupes hébergent cependant des symbiotes photosynthétiques. Les Radiolaires (au moins *Spumellaria* et *Nassellaria*) et les Acanthaires (fig 2.12) forment tous des associations avec des Zooxanthelles (Dinoflagellés) qui peuvent être en grand nombre dans le cytoplasme.

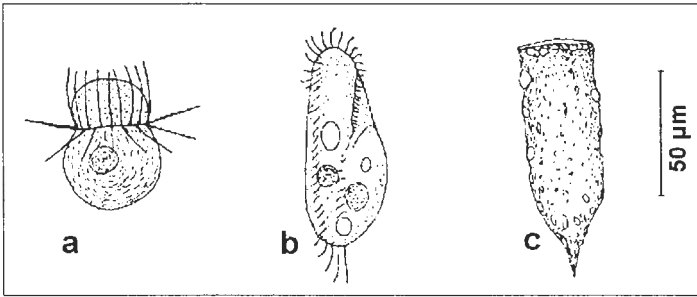


Fig. 2.13. Exemples de Ciliés microzooplanctoniques: *Mesodinium* (a), *Tintinopsis* (b), *Amphisa* (c).

(iv) Les Ciliés sont des protistes bien représentés dans le microzooplancton. Les Tintinnides portent à leur surface de nombreux cils locomoteurs, agglutinés en lamelles souples, insérées en spirale à un pôle de l'animal. Ces organismes construisent une thèque en forme cloche ou cupule dans laquelle ils peuvent se rétracter. Parmi les genres principaux citons, des formes abondantes en Méditerranée: *Petalotricha*, *Favella* et *Dictyocysta* à thèque en forme d'urne, et *Eutintinnus* dont la thèque est en cylindre ouvert aux deux extrémités (Bougis, 1974).

De nombreux autres Ciliés planctoniques constituent une fraction numérique importante du microzooplancton où ils peuvent représenter de 50 à 80% du nombre total des organismes zooplanctoniques inférieurs à 35 µm.

(v) Un certain nombre de Dinoflagellés, classés dans les Phytoflagellés sont dépourvus de pigment photosynthétique et se nourrissent par prédation. Ils se rangent donc dans le microzooplancton. Le plus connu est *Noctiluca miliaris* qui, mesurant 200 à 1200 µm de diamètre, est caractérisé par un tentacule de même longueur et produit une bioluminescence remarquable (Bougis, 1974).

Symbiose et mixotrophie sont fréquentes chez les Ciliés (Longhurst, 1989). Ainsi, le Cilié *Mesodinium rubrum* contient jusqu'à 100 chloroplastes venant apparemment de Cryptomonades et possède un cône buccal réduit. D'autres genres de Ciliés planctoniques marins peuvent inclure des plastides provenant de Diatomées ou de monades (Blackbourn *et al.*, 1973). La relation semble plus éphémère que chez les autres protistes car, apparemment, chaque plaste peut éventuellement être digéré par l'hôte. Les Tintinnides n'hébergent généralement pas de symbionte ; il faut cependant signaler le cas du genre *Eutintinnus* chez qui on trouve souvent des triplets de *Chaetoceros* (Diatomée) sur la lorica, toujours situés près de la lèvre buccale.

## 2.3.2. Le mésozooplancton

### 2.3.2.1. Les Copépodes

Les Copépodes dominent l'écosystème planctonique tant par la diversité que par la biomasse. L'espèce type est *Calanus finmarchicus*, très commune.

Leur taille va de 0.1 à 10 mm. Le corps comprend la tête (avec un premier segment thoracique fusionné), cinq segments thoraciques libres et l'urosome postérieur court, très aminci, qui compte quatre ou cinq segments. La tête possède un petit oeil médian et cinq paires d'appendices: deux paires d'antennes, dont la première est aussi longue que l'animal, les mandibules, les maxillules et les maxilles. Le segment thoracique, soudé à la tête, porte des maxillipèdes et les cinq segments libres, qui viennent ensuite, portent cinq paires de pattes natatoires. L'urosome n'a pas d'appendice en dehors de la paire de lamelles qui termine le corps; sur son premier segment s'ouvrent les orifices génitaux, sur le dernier s'ouvre l'anus.

Ces structures se retrouvent, avec des variations mineures, parmi les groupes les plus répandus: les Calanoïdes typiquement planctoniques marins (*Calanus*, *Clausocalanus*, *Pseudocalanus*, *Euchaeta*, *Temora*, *Centropages*, et *Acartia*), les Harpacticoïdes (*Euterpina*), dont de nombreuses espèces sont benthiques, et les Cyclopoïdes (*Oithona*), dont de nombreuses formes sont présentes en milieu d'eau douce.

Les Copépodes effectuent des déplacements rapides (en réaction aux prédateurs) essentiellement en battant des premières antennes largement étendues et des mouvements lents (capture de nourriture) en utilisant les pattes thoraciques.

Les Copépodes possèdent une larve caractéristique, le nauplius, compact, triangulaire ou ovoïde, ne possédant que trois paires d'appendices (premières et deuxième antennes,

mandibules) et un oeil médian. Après six mues successives, le nauplius se transforme en copépodite, qui subit lui-même plusieurs mues avant d'atteindre l'état adulte. Chaque stade de développement a un temps significatif normal de 2 à 3 jours mais nécessite une alimentation qualitativement différente pour réussir le passage au stade suivant (Ianora, Mazzochi et Grotoli, 1992; Ianora et Poulet, 1993; Ianora, Poulet et Miralto, 1995). En Mer du Nord, le long de la Tranchée Norvégienne, on a pu observer des accumulations de copépodites de *C. finmarchicus* au stade VI dont aucun ne franchissait le stade adulte, probablement faute d'alimentation adéquate (Veeschens *et al.*, 1994).

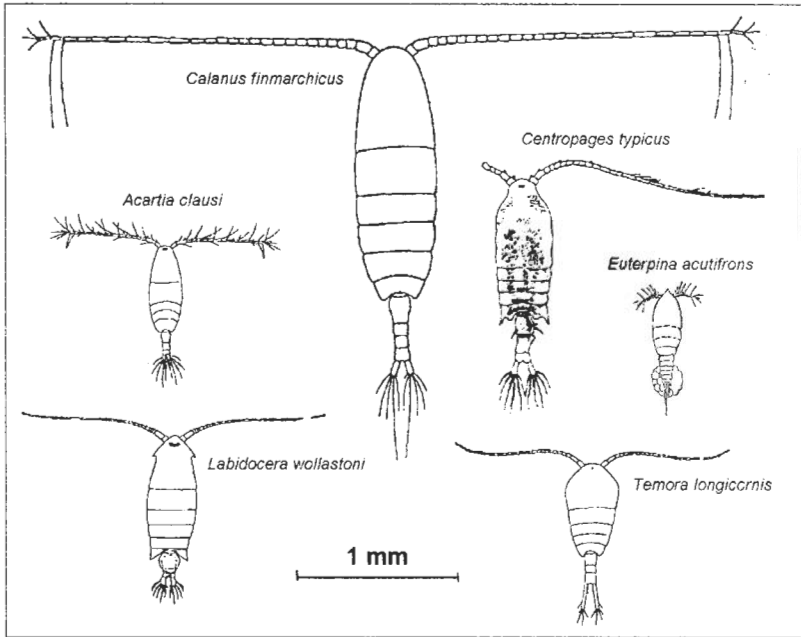


Fig. 2.14. Divers types de Copépodes des mers d'Europe.

### 2.3.2.2. Les Cladocères

Les Cladocères mesurent quelques millimètres et ont le corps enfermé dans une carapace ne laissant libre que la tête. Ils sont microplanctonophages à tendance carnivore. Peu d'espèces se rencontrent dans le plancton marin mais, grâce à leur mode de reproduction parthénogénétique, ils peuvent abonder dans les eaux côtières et néritiques quand les conditions sont favorables (Hecq, 1976): citons les genres *Podon* et *Evadne* et l'espèce *Penilia avirostris*.

### 2.3.2.3. Les Ostracodes

Les Ostracodes sont surtout benthiques; leur carapace à deux valves enserre complètement l'ensemble de l'animal, comme une coque. Parmi les genres planctoniques, signalons *Conchoecia* sp., long de un à deux millimètres, et *Gigantocypris* sp., qui est une forme géante des grandes profondeurs qui mesure près de un centimètre et possède des yeux très développés (Bougis, 1974).

### 2.3.3. Le macrozooplancton

#### 2.3.3.1. Les Euphausiacés

L'espèce d'Euphausiacé la plus connue est *Euphausia superba* dont les adultes constituent le Krill de l'Océan Austral. Ce Crustacé peut atteindre la taille de 5 cm et il se nourrit essentiellement de microplancton. Pendant l'hiver, les formes sub-adultes vivent en profondeur (500 à 1000 m) et s'alimentent de particules détritiques. Au début de la fonte, elles migrent sous la glace et broutent les algues libérées par la glace. Pendant la période estivale, après la libération des glaces, les adultes se maintiennent dans les quarante premiers mètres sous la surface et chaque femelle pond un maximum de 60 œufs par jour. Les œufs sédimentent jusqu'à une profondeur de 600 m environ. S'ils ne sont pas absorbés par le sédiment, ils commencent leur développement qui peut durer 4 à 6 ans en fonction des contraintes externes. Pendant ce développement, les stades larvaires migrent progressivement vers la surface qu'ils atteignent à l'état adulte (Smetacek *et al.*, 1990; Knox, 1994).

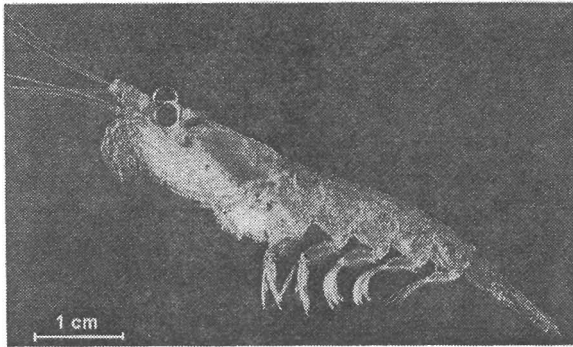


Fig. 2.15. Adulte d'*Euphausia superba*, le Krill Antarctique.

Les Euphausiacés sont représentés dans tous les océans et présentent partout un comportement grégaire. Ainsi, en Baie de Calvi, l'espèce *Meganyctiphanes norvegica* remonte en surface au mois de mars pendant quelques jours suite à la poussée de Diatomées qu'ils consomment quasi-complètement. On y a dénombré en surface des biomasses allant jusqu'à  $0.4 \text{ kg m}^{-3}$  (poids frais). Une grande partie s'échoue sur les plages mais ils sont essentiellement consommés par les oiseaux et les petits Rorquals qui s'approchent des côtes à cette époque.

#### 2.3.3.2. Les Amphipodes

Les Amphipodes planctoniques présentent un corps arqué et segmenté, sans carapace distincte. Ils appartiennent au groupe des hypérides caractérisés par des yeux très développés. Le plus célèbre est le *Phronime* qui, long de 1 à 2 cm, vit dans un petit tonneau transparent taillé par lui dans la substance d'un autre organisme planctonique, Pyrosome ou Siphonophore. D'autres Hypérides vivent sur des Méduses ou des Salpes (*Hypetia*, *Vibilia*) (Bougis, 1974). Certaines espèces peuvent former des essaims importants (*Euthemisto*). En



mer de Ross, des Amphipodes de grande taille sont observés à des profondeurs de 50 à 100 m où ils jouent un rôle détritovre important (Guglielmo *in* Hecq *et al.*, 1999).

### **2.3.3.3. Les Mysidacés**

Les Mysidacés, d'une taille de 1 cm, sont des Crustacés à carapace céphalothoracique englobant la tête et les segments du thorax; dans ces formes primitives, les derniers segments thoraciques sont cependant encore libres. La plupart des Mysidacés forment des essaims en profondeur ou à proximité du benthos et migrent en surface la nuit où s'opère une active nutrition détritiphage. Quelques formes telles qu'*Eucopeia* sont caractéristiques des grandes profondeurs.

### **2.3.3.4. Les Décapodes**

Les Décapodes sont les Crustacés les plus évolués: la plupart des espèces sont benthiques. Les formes pélagiques comme la crevette *Sergestes*, sont, en réalité, à la limite du plancton et du necton.

### **2.3.3.5. Les Mollusques herbivores**

En dehors de formes larvaires fréquentes dans le plancton, les mollusques sont représentés dans le domaine pélagique par trois groupes très spécialisés, les Hétéropodes, les Ptéropodes Thécosomes et les Ptéropodes Gymnosomes (Bougis, 1974).

Les Hétéropodes du genre *Atlanta* possèdent les caractères classiques de mollusque gastéropode avec une coquille enroulée en spirale mais se caractérisent par la présence d'une nageoire aplatie au niveau du pied. Chez le genre *Carinaria*, la coquille est réduite en cône. Le genre *Pterotrachea*, qui ne possède plus de coquille, est constitué d'organismes allongés et transparents, longs de 10 à 20 cm, et qui portent une grande nageoire arrondie.

Les Ptéropodes Thécosomes du genre *Limacina* possèdent deux nageoires symétriques en ailerons et une coquille spiralée. Chez *Creseis*, la coquille est droite. La bouche s'ouvre entre les nageoires et un système ciliaire convoie vers elle les cellules du phytoplancton agglutinées par du mucus. En Mer de Ross, l'espèce *Limacina helicina* est très abondante et forme des essaims qui broutent activement les Diatomées dans les zones côtières où le Krill est absent (Hecq *et al.*, 1999).

## **2.3.4. Les prédateurs macrozooplanctoniques**

### **2.3.4.1. Les Cnidaires**

Animaux primitifs, les Cnidaires ne possèdent que deux couches de cellules, l'une externe (ectoderme) et l'autre interne (endoderme), séparées par une couche gélatineuse (mésoglée) sans cellules propres. Ils sont carnivores et capturent leurs proies grâce à des tentacules couverts de cellules urticantes (nématocystes) qui inoculent une toxine et immobilisent les proies. Ces toxines peuvent être violentes pour l'homme et font l'objet de recherches pharmacologiques. Ils sont abondants dans le zooplancton mais leur complexité et le manque d'information quand à leur phénologie les ont fait ignorer dans la plupart des modèles.

De manière simplifiée, les Cnidaires sont représentés dans le plancton par trois types: les Hydrozoaires, les Scyphozoaires et les Siphonophores (Bougis, 1974).

Les méduses d'Hydrozoaires ou Hydroméduses, de taille généralement réduite (0.1 à 1 cm), possèdent un corps en forme d'ombrelle portant à la périphérie les tentacules extensibles. Le manubrium contenant l'estomac s'insère au milieu de l'ombrelle et est terminé par la bouche. La nage est assurée par des contractions répétées de l'ombrelle. Dans la plupart des cas, ces Hydroméduses proviennent d'hydrides vivant sur le fond, et ne constituent qu'un stade temporaire du cycle de l'espèce. Leur apparition dans le plancton survient de manière synchrone et explosive quand des conditions favorables sont réunies. Parmi celles-ci, citons les Leptoméduses (*Phialidium*, *Obelia*, *Aequorea* (cette dernière peut atteindre 20 à 25 cm), les Anthoméduses (*Sarsia*, *Pandea*) et les Limnoméduses (*Olindias*). Certaines Hydroméduses telles les Trachyméduses (*Liriope*) et les Narcoméduses (*Solmaris*, *Cunina*) sont typiquement holoplanctoniques et leur cycle ne montre pas de phase benthique (Bougis, 1974).

La Véléelle (*Veleva veleva*) est un hydride planctonique, microphage, abondant au début de l'été dans le pleuston ou plancton flottant à la surface, en baie de Calvi. En forme de plate-forme ovale de 2 à 5 cm, elle est surmontée d'une crête ou voile triangulaire, faisant office de flotteur interne composé d'une matière transparente mais résistante, à nombreuses cloisons concentriques formant squelette. La partie inférieure de cette plate-forme est garnie de polypes spécialisés: les tentacules (dactylozoïdes), le grand gastrozoïde unique et les polypes bourgeonnant de petites méduses (gastrogonozoïdes). Entraînées par les vents grâce à leur voile, elles peuvent être déplacées à grande distance et s'échouer sur les côtes, comme nous l'observons le long de la Côte Occidentale Corse.

Les Méduses Acalèphes ou Scyphoméduses sont des animaux mégazooplanctoniques, d'une taille de l'ordre de 10 cm, parfois même de 1m. Des tentacules nombreux situés autour de l'ombrelle et des bras buccaux souvent très développés et de structure compliquée situés sur le manubrium leur permettent de capturer des proies macrozooplanctoniques et micronectoniques. Ces espèces apparaissent de manière explosive dans le plancton mais seulement certaines années, sans qu'on en connaisse réellement les processus de contrôle. Citons, au large de Calvi, l'espèce lumineuse *Pelagia noctiluca* dont le développement est direct et où l'œuf évolue directement en petite méduse. Ceci accroît ses possibilités de développement explosif. Plus fréquemment, la larve se fixe sur le fond en un polype (scyphistome) et ce n'est qu'au bout de plusieurs mois que celui-ci émet, en se segmentant (strobilisation), de petites méduses à nouveau pélagiques. En Baie sud de la Mer du Nord, abondent *Aurelia aurita* et *Cyanea cyanea* typiques des eaux froides. Une espèce des eaux froides, *Cyanea capillata*, peut atteindre deux mètres de diamètre avec des tentacules s'allongeant sur plusieurs dizaines de mètres (Bougis, 1974).

Les Siphonophores sont des méduses coloniales constituées de plusieurs individus, très dissemblables, spécialisés dans des fonctions déterminées et réunis par un cordon commun, le stolon. Ces organismes, complexes par leur développement et leurs adaptations à la vie pélagique, sont abondants dans le plancton de Calvi en Corse. Trois groupes sont signalés: les Physonectes, les Calyphores et les Cystonectes (Bougis, 1974).

Chez les Physonectes (*Forskalia*, *Namomia*), le stolon est terminé par un flotteur rempli de gaz, secrété par sa paroi. A proximité de celui-ci, alignés sur le stolon, des individus nageurs, en forme de cloches serrées les unes contre les autres, propulsent la colonie. Dans le prolongement de ces derniers, s'alignent des unités, appelées cormidies, composées d'un polype nourricier (gastrozoïde), d'un filament pêcheur chargé de nématocystes, de quelques polypes défensifs (dactylozoïdes), de polypes reproducteurs (gonozoïdes) contenant les gonades mâles et femelles et, enfin, de polypes en lamelles aplaties (bractées) assurant une protection mécanique.

Les Calycophores ne possèdent pas de flotteur et la colonie débute directement par une, deux ou trois cloches natatoires (chez les genres *Sulculeolaria*, *Chelophyes*, *Muggiaea*). Les cormidies sont souvent libres et désignées alors sous le nom d'eudoxies.

Les Cystonectes sont représentés par *Physalia physalis*, dont le flotteur surmonté d'une crête membraneuse prend un développement considérable, atteignant dix à trente centimètres. Les cloches natatoires manquent et les gastrozoïdes, dactylozoïdes et gonozoïdes s'attachent directement sous le flotteur.

#### **2.3.4.2. Les Cténaïres**

Très proches des Cnidaires, les Cténaïres sont également prédateurs. Ils possèdent des palettes natatoires constituées de cils agglutinés et disposées en rangées méridiennes. La bouche s'ouvre à un pôle de l'animal, l'autre pôle étant muni d'un statocyste très différencié. Ils sont luminescents. Les *Pleurobrachia* possède deux tentacules ramifiés garnis de colloblastes. Ces tentacules de très grande taille peuvent se rétracter complètement. Ils sont utilisés pour capturer des proies et en particulier les Copépodes. *Cestus veneris* possède un corps aplati en forme de lame de quelques dizaines de centimètres. Les *Beroe* n'ont pas de tentacule et ont une bouche démesurée qui leur permet de capturer de grandes proies, dont d'autres Cténaïres (Bougis, 1974).

#### **2.3.4.3. Les Annélides polychètes**

Les annélides sont des vers segmentés couverts de soies. Les formes holoplanctoniques sont essentiellement carnivores. *Tomopteris* et *Alciopé* sont fréquemment observés la nuit en surface.

#### **2.3.4.4. Les Chétognathes.**

Les Chétognathes, exclusivement marins, sont présents dans tous les océans où ils constituent une composante importante du zooplancton. En forme de fuseau non segmenté, ils atteignent quelques centimètres au maximum. La tête porte de part et d'autre de la bouche des soies rigides, qui fonctionnent comme des mâchoires. Deux paires de lames latérales et un aplatissement caudal constituent des nageoires.

Les espèces *Sagitta setosa* et *S. elegans* dominent en Mer du Nord. Ces animaux se déplacent avec rapidité, par bonds successifs, pour capturer leurs proies. Ce sont des prédateurs typiques de Copépodes mais aussi d'Appendiculaires *Oikopleura dioïca* et de larves de poissons.

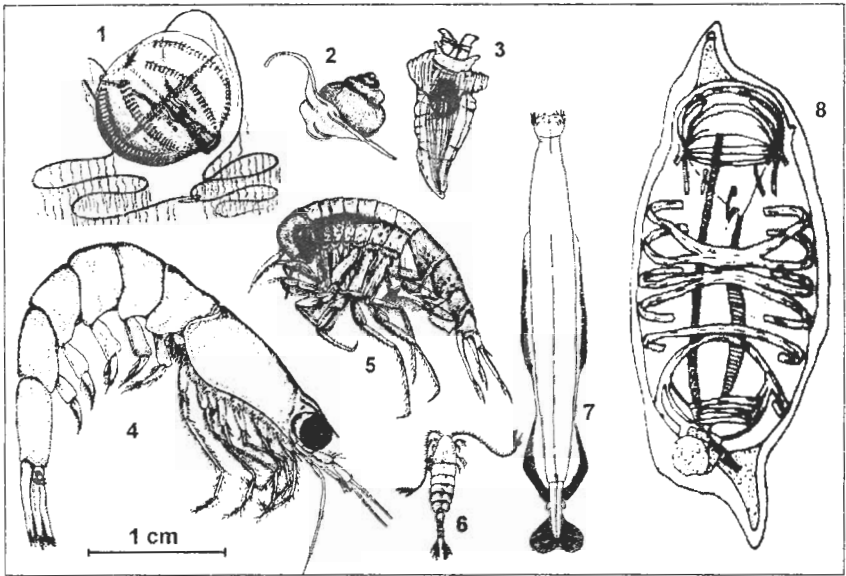


Fig. 2.16. Exemples de macro- et de mégazooplankton (1) *Pleurobrachia* (2) *Limacina*, (3) Clione, (4) *Thysanoessa*, (5) *Parathemisto*, (6) Copépode, (7) Chétognathe. D'après LeBrasseur et Fulton (1967). A droite, une Salpe (8). D'après un dessin de Jean Godeaux.

#### 2.3.4.6. Les Mollusques carnivores

Les Ptéropodes Gymnosomes tels que *Clione* et *Pneumodermopsis* sont très différents des Ptéropodes Thécosomes, bien qu'ils possèdent également deux nageoires. Ils ne possèdent pas de coquille. Ce sont des carnivores francs, se nourrissant souvent de Thécosomes. Leur taille est réduite, de l'ordre du centimètre. La Janthine possède une coquille typique d'escargot de couleur bleu lavande dont le pied forme un flotteur bulleux, alvéolaire, qui permet à l'animal de se tenir, renversé, sous la surface de l'eau. Ce flotteur provient d'une sécrétion de mucus qui, après avoir enfermé une bulle d'air, durcit. La Janthine (3 à 5 cm) est un prédateur de Vélelles (Bougis, 1974).

#### 2.3.5. Les Tuniciers planctoniques

Les Tuniciers planctoniques, que beaucoup appellent les gélatineux, sont essentiellement des filtreurs de particules de petite taille. Ces organismes sont des prochordés et se caractérisent par l'existence d'une corde ou axe résistant, qui donnera la colonne vertébrale chez les vertébrés. Toujours présente chez la larve, elle disparaît chez l'adulte sauf chez les Appendiculaires où elle est visible sous forme d'un axe réfringent. Ils possèdent une branchie perforée plus ou moins complexe. Ils sont recouverts par un revêtement sécrété par l'organisme, la tunique. On trouve les Pyrosomes, les Doliolles, les Salpes et les Appendiculaires (Bougis, 1974).

(i) Les Pyrosomes sont des organismes cylindriques (1 à 30 cm) et creux, fermés à une extrémité, ouverts à l'autre, dont la paroi est constituée par la juxtaposition de multiples individus, inclus dans une tunique commune. Les microparticules sont filtrées en traversant

la paroi de la colonie. L'ensemble du Pyrosome est doué d'une certaine contractilité et la contraction, chassant l'eau par l'ouverture unique du cylindre, le fait avancer par réaction. Enfin, chaque individu est luminescent et l'animal peut apparaître complètement lumineux.

(ii) Les Doliolles sont de forme cylindrique (10 à 100 mm), ouverte aux deux extrémités, et traversés par une lame branchiale à deux rangées d'ouvertures. Leur cycle biologique peut être extrêmement complexe (Braconnot, 1967) mais des cycles raccourcis avec des bourgeonnement du stolon peuvent être observés et facilitent la pullulation des organismes.

(iii) Les Salpes ont des branchies très simplifiées, comportant deux grandes fentes séparées par une travée unique, tendu en travers de la vaste cavité qui s'étend entre la bouche et le cloaque. Comme chez les Doliolles, les branchies assurent une fonction respiratoire mais aussi de filtre pour l'ingestion de particules pico- et nanoplanctoniques et détritiques, qu'un système ciliaire concentre et enrobe dans du mucus. Le flux d'eau est assuré par les mouvements rythmés de la musculature de la tunique. Les fonctions d'ingestion et de respiration sont reliées linéairement. En milieu riche en particules, ils éliminent l'excédent alimentaire ingéré (*superfluous feeding*) sous forme d'une pluie de pelotes fécales englobant des particules à peine dégradées. Chaque espèce existe sous une forme asexuée issue de l'œuf (oozoïde) qui possède un stolon ventral. Celui-ci s'allonge, formant une chaîne de plusieurs mètres qui se segmente en donnant des formes sexuées (blastozoïdes) qui produisent les œufs. Les blastozoïdes peuvent rester accolés en chaînes longues de plusieurs dizaines de centimètres, pendant un temps plus ou moins long. Grâce à la reproduction asexuée à partir du stolon, les Salpes sont capables d'une multiplication extrêmement rapide (Godeaux, 1988).

(iv) Les Appendiculaires (*Oikopleura dioica*, *Fritillaria borealis*) sont des formes plus petites (1.5 mm) mais très abondantes du plancton. A l'état adulte, ils conservent une structure larvaire, avec une queue soutenue par une corde bien développée. Les adultes construisent une vaste logette gélatineuse, fine et transparente, sécrétée par leur ectoderme et dans laquelle ils s'isolent. Cette logette présente des amincissements par endroit formant des filtres de quelques micromètres de vide de maille. Les battements de la queue de l'animal provoquent un flux d'eau à travers ces filtres qui retiennent les particules pico et nanoplanctoniques dont il se nourrit (Fenaux, 1967). Au bout d'un temps qui dépend de la concentration de particules dans l'eau, l'animal abandonne sa logette (et la mangent pour certains) et en sécrète rapidement une autre. Au large de Calvi, en Corse, les appendiculaires ne sont pas répartis de manière homogène dans la colonne d'eau mais s'accumulent (plusieurs centaines par m<sup>2</sup>) en minces couches de quelques centimètres, en profondeur (40 à 100 m) au niveau des zones de discontinuité où la turbulence est réduite. En Baie de Calvi et en Baie Sud de la Mer du Nord, ils sont particulièrement consommés par les poissons de petite taille (*Chromis chromis* et *Clupea harengus*).

### 2.3.6. Les larves d'invertébrés et le méroplancton

Dans les eaux néritiques de surface, on peut trouver en grand nombre des larves méroplanctoniques d'organismes benthiques ou nectoniques qui dérivent avec la circulation pendant plusieurs semaines avant de se métamorphoser et migrer vers le fond. Près de 75%

des organismes benthiques ont des larves passant de 2 à 4 semaines dans le plancton et 5% y passent près de 6 mois (Thorson, 1979). En raison du caractère synchrone des pontes, leurs apparitions dans le plancton sont subites et abondantes. Leurs déplacements propres sont très réduits et la mortalité par prédation est élevée. Citons les larves d'Echinodermes, d'Annélides Polychètes, de Mollusques, d'Entéropeustes ou Balanoglosses (larve tornaria) et de Tuniciers benthiques. Ces larves micro- et mésozooplanctoniques sont généralement nanoplanctonophages. A côté de ces formes larvaires, un certain nombre d'Annélides adultes sont méroplanctoniques pendant leur période de reproduction. C'est le cas des *Eunice*, dans les îles Samoa, qui donnent en surface des accumulations planctoniques importantes, apparaissant en phase avec le cycle lunaire (Bougis, 1974).

Chez les Crustacés supérieurs, les larves métanauplii ou parfois directement les œufs se métamorphosent en zoés qui possèdent un abdomen bien segmenté, quelques appendices sur le thorax en plus des appendices céphaliques, une carapace dorsale, deux gros yeux et, souvent aussi, de longues épines. Ces larves sont macroplanctoniques et complexes et diversifiées. La zoé des crabes évolue toujours par mues successives, en métazoé puis en mégalope, aux yeux gros et pédonculés, où la forme adulte s'entrevoit déjà, avec un céphalothorax volumineux et un abdomen réduit. La zoé des crevettes donne un stade mysis, ressemblant superficiellement à un Mysidacé. Enfin, dans la langouste, la larve est très particulière, très aplatie avec de longs appendices: c'est le Phyllosome. Les Sergestes possèdent des larves extrêmement épineuses, les élaphocatis (Bougis, 1974).

### 2.3.7. Les larves de poissons, l'ichtyoplancton

De nombreux poissons et en particulier les poissons benthiques disposent d'œufs et de larves planctoniques. Les œufs, sphériques le plus souvent (0.1 à 10 mm), possèdent fréquemment une goutte d'huile qui assure la flottabilité. Les alevins qui en sortent subsistent, pendant un certain temps, grâce aux réserves vitellines. Lors de leur croissance, ils se pigmentent et leurs nageoires se différencient. Leur vitesse de croissance est liée à la température et leur métamorphose est contrôlée par les apports alimentaires. Ils subissent également une forte prédation.

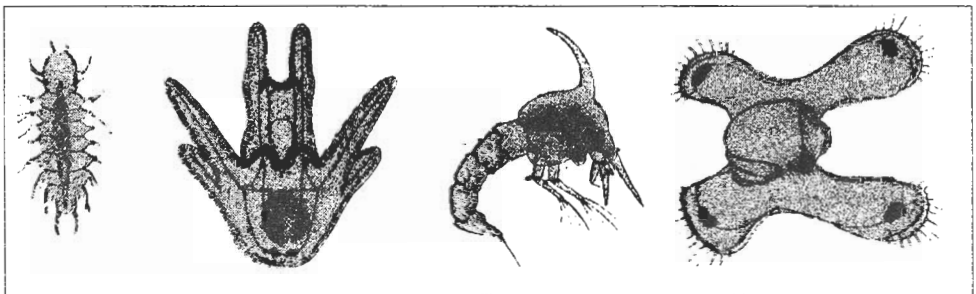


Fig. 2.17. Larves méroplanctoniques communes (de gauche à droite, un Polychète, un Echinoderme, un Décapode et un Mollusque).

## 2.4. La sélection des variables du modèle

Malgré la grande diversité taxinomique du plancton, on peut regrouper des ensembles d'organismes sous formes d'entités fonctionnelles homogènes hiérarchisées dont la taille, la physiologie et la nature biochimique sont proches. Ces ensembles d'organismes jouent un rôle déterminé et spécifique dans l'écosystème planctonique (le microphytoplancton limité par les silicates, les carnivores macrozooplanctoniques, les filtreurs mésozooplanctoniques picophages, etc.). On retrouve ces groupes dans l'écosystème planctonique des divers océans. La proportion de ces groupes peut varier selon les conditions du milieu mais ils sont toujours potentiellement présents. A un moment donné et en un endroit précis de l'océan, l'inventaire de ces groupes et de leur proportion dans l'écosystème fournira l'assemblage biotique. Le type d'assemblage présent rend compte de l'état de l'écosystème en ce lieu. Par exemple, un assemblage biotique dominé par des Diatomées de grande taille et des Copépodes adultes caractérise un état printanier riche en nitrates alors qu'un assemblage dominé par des Cyanobactéries et du microzooplancton caractérise un état oligotrophe stratifié et limité en nutriments. C'est parmi ces groupes qu'on sélectionnera les variables du modèle en prenant deux précautions: (i) Toutes les variables devront avoir un niveau hiérarchique équivalent et (ii) elles devront être représentées, du moins potentiellement, dans tous les océans. Par exemple, les Diatomées microphytoplanctoniques constituent une variable unique à l'échelle de notre propos, même si un grand nombre d'espèces peuvent la représenter.