Projet Référentiel Plancton de la Baie de Calvi

II. DIVERSITE DE L'ECOSYSTEME PLANCTONIQUE DE LA BAIE DE CALVI

Jean-HENRI HECQ ET Anne GOFFART



PROJET FINANCE PAR L'AGENCE DE L'EAU RMC

Mai 2007

Jean-Henri HECQ Maître de recherche du FNRS JH.Hecq@ulg.ac.be
Anne GOFFART A.Goffart@ulg.ac.be
Université de Liège Océanologie Allée de la Chimie 3 B 4000 Liège Sart-Tilman Belgique

Table des matières

Résumé 2
1. L'écosystème planctonique 3
2. L'identité des principaux groupes planctoniques 5
2.1. LE PHYTOPLANCTON 5
2.1.1. Les Diatomées 5
2.1.2. Les Dinoflagellés ou Péridiniens 7
2.1.3. Les Coccolithophoridées 10
2.1.4. Les Silicoflagellés 10
2.1.5. Les Cyanobactéries et les Prochlorophytes 10
2.1.6. Les autres groupes 12
2.2. LE MICROZOOPLANCTON 13
2.3. LE MESOZOOPLANCTON 17
2.3.1. Les Copépodes 17
2.3.2. Les Cladocères 20
2.3.3. Les Ostracodes 20
2.4. LE MACROZOOPLANCTON 20
2.4.1. Les Chaetognathes 20
2.4.2. Les Amphipodes 21
2.4.3. Les Crustacés Isopodes, Anisopodes et Cumacés 21
2.4.4. Les Euphausiacés 23
2.4.5. Les Mysidacés 23
2.4.6. Les Mollusques pélagiques 23
2.4.7. Les Annélides Polychètes 25
2.5. LES GELATINEUX MACROPLANCTONIQUES 25
2.5.1 Les Tuniciers 25
2.5.2. Les Cnidaires 27
2.5.3. Les Cténaires 29
2.6. LES LARVES D'INVERTEBRES ET LE MEROPLANCTON 29
2.7. LES CEPHALOCHORDES 31
2.8. L'ICHTYOPLANCTON 32

Résumé

Ce rapport présente la diversité de l'écosystème planctonique de la Baie de Calvi.

Le premier chapitre rappelle les principales définitions utilisées en écologie planctonique. La suite du texte présente les grands groupes planctoniques rencontrés en Baie de Calvi, leurs principales caractéristiques morphologiques et les grandes lignes de leur écologie.

Le texte est illustré de photographies originales de microphytoplancton et de zooplancton de la Baie réalisées à STARESO par les auteurs.

1. L'écosystème planctonique

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 leur densité). Le plancton constitue 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 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 est autotrophe (il fabrique la matière organique à partir des sels minéraux et du CO_2) et constitue le niveau trophique primaire.

Le zooplancton est hétérotrophe (il construit son propre corps à partir d'éléments organiques élaborés par les autotrophes) et phagotrophe (il capture des proies). Le zooplancton est herbivore ou carnivore et représente les niveaux trophiques secondaires ou tertiaires, voire supérieurs.

Le bactérioplancton, hétérotrophe et osmotrophe (il se nourrit par échanges au travers de la membrane cellulaire), joue un rôle important dans le recyclage de la matière organique.

Ces grandes distinctions sont schématiques: selon les conditions du milieu, le régime alimentaire des organismes varie et peut se complexifier: des espèces (e.g. *Noctiluca miliaris*) peuvent utiliser des substrats organiques comme source alimentaire, ainsi que des aliments alternatifs. Certains organismes planctoniques hétérotrophes (les mixotrophes) sont capables d'incorporer des organismes autotrophes et d'utiliser la matière organique produite par ceux-ci. De plus, 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 sera nécessaire pour l'établissement du schéma trophique.

Des critères de taille permettent de séparer le plancton en plusieurs classes:

- le picoplancton, inférieur à 2 µm, est constitué de bactéries auto- et hétérotrophes et de Cyanobactéries;
- le nanoplancton, entre 2 et 20 µm, comprend les petites Diatomées, des flagellés auto- et hétérotrophes, les Coccolithophoridées et les Silicoflagellés;
- le microplancton est constitué d'organismes dont la taille est comprise entre 20 et 200 µm. Le microphytoplancton est essentiellement constitué de Diatomées et de Dinoflagellés autotrophes. 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 mésozoo-planctoniques;
- le mésoplancton a des dimensions comprises entre 200 et 2000 µm. Il est comprend essentiellement des organismes zooplanctoniques (le

mésozooplancton), dont le grand groupe des Copépodes;
- au-delà, on trouve le macroplancton et le mégaplancton, essentiellement constitué d'Euphausiacés, de Méduses et de Salpes. On utilise souvent le terme de métazooplancton pour désigner les organismes de taille supérieure au mésozooplancton.

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.

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

La composition quantitative et qualitative du plancton est utilisée pour caractériser certaines régions, certaines masses d'eau et pour retracer leur histoire, leur variation temporelle, 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'écosystème planctonique 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. 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. 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. Elles forment alors un assemblage biotique caractéristique de la région et de l'époque.

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 millimètre.

2. L'identité des principaux groupes planctoniques

2.1. Le phytoplancton

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. Seules exceptions macrophytoplanctoniques, les Sargasses (Phaeophycées) et les Antithamnium (Rhodophycées) sont des formes flottantes atteignant une taille d'un mètre.

Les principaux groupes se développent dans tous les océans. Ils comportent de nombreuses espèces aux particularités propres mais aux caractéristiques fonctionnelles communes. Les exemples présentés ci-dessous illustrent la diversité du plancton méditerranéen, et de la Baie de Calvi en particulier.

2.1.1. Les Diatomées

Les Diatomées abondent dans les régions riches en nutriments. Elles dominent le phytoplancton marin des hautes latitudes et des régions de remontée d'eaux profondes (divergences), qu'elles soient observées en milieu polaire, en zone équatoriale ou en Méditerranée (e.g. front Liguro-Provençal). En milieu côtier méditerranéen, les Diatomées se développent essentiellement au printemps, après l'enrichissement en sels nutritifs des couches de surface par le mélange hivernal.

Divers auteurs considèrent les Diatomées comme les participants majeurs à la production océanique mondiale.

Ce sont des algues unicellulaires qui ont une taille comprise entre 10 et 200 µm (limites 2 à 1 500 µm) et peuvent former des chaînes. Elles ne disposent ni de flagelles, ni de cils ni d'aucun autre moyen de locomotion et ont donc fortement tendance à couler en absence de turbulence. De nombreuses espèces sont tychoplanctoniques.

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, 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 important aux herbivores. On a remarqué cependant une certaine toxicité des Diatomées (due à la présence d'aldéhydes) pour l'éclosion des œufs de Copépodes. Les pigments caractéristiques sont les chlorophylles a et c, la fucoxanthine, la diadinoxanthine, la diatoxanthine et le β-carotène. L'amidon est absent. Les réserves de lipides sont une des causes des taches d'huile naturelle observées à la surface de la mer après une période de poussée intense.

La multiplication des diatomées 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. 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.

Des taux de division cellulaire de 0.5 à 6 j^{-1} sont signalés et peuvent conduire au développement massif de poussées phytoplanctoniques en Baie de Calvi comme au niveau du Front Liguro-Provençal.

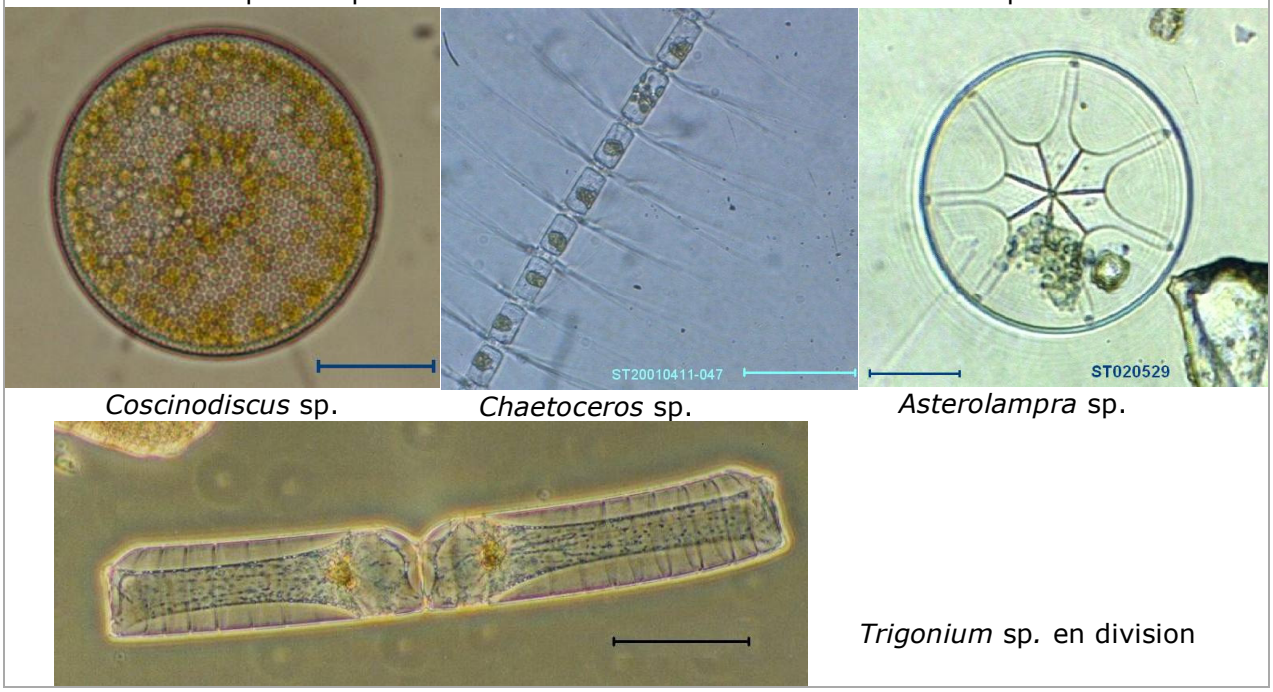
Pendant les périodes défavorables, d'autres types de multiplication apparaissent, telles que la microsporulation et la reproduction sexuée (assurée par la fécondation d'un gamète femelle par un gamète male). En période critique, les cellules entrent en repos: ces formes assurent la survie de l'espèce et jouent un rôle important dans l'apparition et la succession des différents taxa entre deux périodes de croissance.

De manière générale, la taille moyenne des espèces de Diatomées observée au cours d'une saison diminue depuis le printemps jusqu'à l'été.

Deux groupes de Diatomées existent: les Diatomées Centriques (**fig. 2.1**) et les Diatomées Pennées (**fig. 2.2**). On n'observe pas de différence fonctionnelle entre les deux groupes.

Les valves des Diatomées Centriques possèdent un axe de symétrie radiaire (souvent masqué par des modifications secondaires).

Figure 2.1
Diatomées Centriques du plancton de la Baie de Calvi. Barre d'échelle: 50 µm.



Coscinodiscus sp. *Chaetoceros* sp. *Asterolampra* sp.

Trigonium sp. en division

Figure 2.2
Diatomées Pennées du plancton de la Baie de Calvi. Barre d'échelle: 50 µm.



Striatella unipunctata *Bacillaria paradoxa* *Pleurosigma sp.*

Parmi les Coscinodiscinées typiques, on trouve: *Coscinodiscus* sp. avec une structure en boîte de Pétri, *Melosira* sp. formant des chaînes dont les cellules sont réunies par des coussins de mucus, *Skeletonema* sp. formant des chaînes dont les cellules sont retenues par des filaments de mucus et *Thalassiosira* sp. dont les chaînes de cellules sont réunies par un filament gélatineux unique.

Les Biddulfiinées 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.

Les Rhizosoleniidées ont des frustules allongés, cylindriques, acuminés (pointus) aux deux extrémités. Parmi les Rhizosoleniidées, les *Rhizosolenia* sp. sont fréquentes à Calvi.

Chez les Diatomées Pennées, chaque valve possède une symétrie bilatérale par rapport à deux plans perpendiculaires entre eux et perpendiculaires au plan valvaire. La plupart des formes sont benthiques mais on connaît des formes planctoniques parfois abondantes: *Nitzschia closterium*, *Phaeodactylum tricornutum* et certaines espèces des genres *Thalassiothrix*, *Thalassionema* et *Asterionella*.

2.1.2. Les Dinoflagellés ou Péridiniens

Typiquement, les Dinoflagellés se présentent comme de simples cellules, autotrophes, nues ou dans une thèque de cellulose (figs. **2.3** et **2.4**). Ils sont présents dans tous les océans et occupent la seconde place après les Diatomées dans la contribution à la production primaire mondiale, 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 polaires.

Ils sont nano- à microplanctoniques et de taille située entre 5 et 200 µm. Certaines espèces comme *Polykrikos* sp. se développent en longues chaînes et forment des pseudo-colonies. Les Dinoflagellés subissent les 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, en β-carotène et en xanthophylles, dont la 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 12 000 Prasinomonades photosynthétiques dans sa vacuole générale alors que *Peridinium balticum* vit entre en étroite relation avec un Euglénidé.

De nombreux Dinoflagellés sont morphologiquement complexes et portent des Cyanobactéries exosymbiontes, entassées autour des sillons; ces derniers peuvent former pour les symbiontes une chambre spéciale chez certaines espèces.

Métaboliquement, les Dinoflagellés sont très versatiles. Certaines espèces peuvent être hétérotrophes (e.g. *Polykrikos* sp.), d'autres peuvent être phagotrophes ou sont parasites (*Blastodinium* sp., *Oodinium* sp.). On observe aussi certaines espèces mixotrophes, alternativement auto- et hétérotrophes selon les conditions du milieu.

Parmi les Dinoflagellés,

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

Figure 2.3
Dinoflagellés du plancton de la Baie de Calvi.
Barre d'échelle: 50 µm.



Peridinium sp.



Phalocroma parvulum



Phalacroma circumsutum



Dinophysis acuta

- Les Péridiniales sont armées de plaques ou de thèques cellulosiques 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 cellulosique est épaisse et ornée généralement de trois cornes de grande taille, une apicale et deux postérieures. Citons quelques espèces fréquentes: *C. limulus*, *C. platicorne*, *C. furca* et *C. tricornutum*.

- Les Gymnodiniales sont des formes nues seulement entourées de la membrane périplastique. Certains *Gymnodinium* sont hautement toxiques pour les poissons et les mollusques et présentent un danger pour la mariculture. *Noctiluca miliaris* est une Gymnodiniale luminescente des régions côtières.

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

Les Dinoflagellés sont abondants en Baie de Calvi.

Figure 2.4
Divers Ceratium de la Baie de Calvi. Barre d'échelle: 50 µm.



Ceratium limulus



Ceratium platicorne



Ceratium furca



Ceratium candelabrum


Ceratium karsteni

2.1.3. Les Coccolithophoridées

Les Coccolithophoridées (**fig. 2.5**) 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 µm), sont dominantes dans les eaux chaudes et en plein océan (*Coccolithus* sp., *Rhabdosphera* sp.), où elles participent à l'essentiel de la production primaire et contribuent à un dépôt significatif de sédiments calcaires biogènes. Ce sont avant tout des algues typiques des milieux oligotrophes estivaux où elles participent à la production régénérée. Elles possèdent deux grands chromatophores pariétaux contenant l'hexanoyloxyfucoxanthine 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.

En Baie de Calvi, les cellules contenant de l'hexanoyloxyfucoxanthine (Coccolithophoridées et autres Prymnésiophycées) dominent fréquemment les communautés phytoplanctoniques estivales.

Certaines Coccolithophoridées, comme *Emiliana huxleyi*, peuvent pulluler en région sub-polaire.

2.1.4. Les Silicoflagellés

Les Silicoflagellés (Chrysophycées) sont de petites cellules libres (< 30 µm) à un seul flagelle (fig. **2.6**). 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 β-carotène et des xanthophylles typiques telle que la 19'butanoyloxyfucoxanthine. Ces organismes sont photosynthétiques mais sont fréquemment hétérotrophes. Ils se reproduisent par simple division.

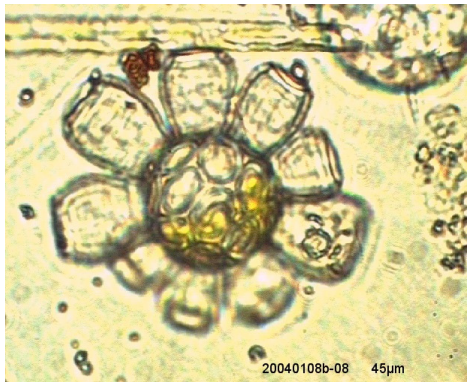
2.1.5. Les Cyanobactéries et les Prochlorophytes

Les Cyanophycées planctoniques (fig. **2.7**) sont des procaryotes photosynthétiques de très petite taille, associés au picoplancton (< 2 µm).

Figure 2.5
Exemples de Coccolithophoridées de la Baie de Calvi.



Rhabdosphera tignifer (19 µm)



Syracosphaera sp. (45 µm)

Figure 2.6
Squelette externe du Silicoflagellé *Dictyocha fibula* (20 µm).



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 β-carotène, elles disposent de diverses xantophylles dont la zéaxanthine mais aussi de biliprotéines (voisines des phycocyanines et des phycoérythrines). 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. 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).

Les Cyanobactéries, dont certaines espèces sont capables d'absorber directement l'azote gazeux, se reproduisent par simple division, fragmentation et sporulation. Une symbiose existe avec les éponges.

L'importance des Prochlorophytes (e.g. *Prochlorococcus marinus*) et leur extrême abondance au sein du picoplancton ont été mises en évidence au cours des deux dernières décennies. 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 cellules ml^{-1}. A l'heure actuelle, la position taxonomique des Prochlorophytes fait l'objet de nombreux travaux et se modifie en permanence. A la place de la chlorophylle a, ces algues autotrophes contiennent de la divinyl-chlorophylle a et de la divinyl-chlorophylle b dont les maxima d'absorbance sont décalés de quelques nanomètres par rapport à ceux des chlorophylles correspondantes.

Figure 2.7
Richelia sp., Cyanophycée formant des filaments en Méditerranée. L'épaisseur d'un filament est de 10 µm.



En Baie de Calvi, les Cyanobactéries et les Prochlorophytes sont présents toute l'année. Au cours d'un cycle annuel, les niveaux de concentration sont toujours faibles et relativement constants.

2.1.6. Les autres groupes

Lorsque le bloom printanier des Diatomées est terminé, des communautés phytoplanctoniques dominées par des Cryptophycées, des Chlorophycées, des Euglénophycées et des Prasinophycées se développent parfois abondamment. Ces cellules, le plus souvent flagellées et nanoplanctoniques, ne contiennent pas de silice. Elles sont difficiles à identifier jusqu'au niveau de l'espèce.

Les Cryptophycées possèdent un flagelle et peuvent être hétérotrophes. Elles possèdent, en plus des chlorophylles a et c, de l'α-carotène, de l'alloxanthine et de la crocoxanthine.

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. *Dunaliella salina* est une Chlorophycée fréquente dans le milieu planctonique.

Les Euglénophycées sont des unicellulaires biflagellés, à cellule déformable, proches des protozoaires. Elles sont généralement épibenthiques, fréquemment hétérotrophes et saprophytes (se nourissent de matière organique détritique). Les pigments caractéristiques sont les chlorophylles a et b, le ß-carotène et la néoxanthine. Les Euglenophycées sont généralement associées aux eaux dessalées comme les lagunes et les estuaires.

Les Prasinophycées sont également photosynthétiques et possèdent un flagelle. Les pigments caractéristiques sont les chlorophylles a et b, l'α- et le β-carotène, la prasinoxanthine, la lutéine, la néoxanthine et la violaxanthine.

En Baie de Calvi, seules les Cryptophycées se développent de façon parfois importante en période stratifiée.

2.2. LE MICROZOOPLANCTON

Ces organismes de taille inférieure à 200 µm font actuellement l'objet d'un intérêt croissant en raison de leur position dans le réseau microbien et la boucle microbienne, responsables de la régénération de la matière organique en période de forte limitation en nutriments. De manière générale, en milieu oligotrophe, le microzooplancton est le maillon indispensable entre le pico- et le nanoplancton et le macrozooplancton.

En toute logique, il y aurait lieu de distinguer le nanozooplancton de taille inférieure à 20 µm et le microzooplancton *sensu stricto*, supérieur à 20 µm. En pratique, la distinction entre nano- et microzooplancton est malaisée car certains groupes fonctionnels peuvent présenter des tailles variant de 2 à 200 µm et même plus.

Le nanozooplancton se compose essentiellement de nanoflagellés hétérotrophes. Le nanozooplancton se nourrit largement de bactéries et de picophytoplancton et alimente le microzooplancton en général.

Le microzooplancton comprend des Protozoaires (surtout des Foraminifères, des Radiolaires, des Acanthaires et des Ciliés), des microflagellés hétérotrophes et des métazoaires tels que les nauplii de Copépodes, les larves veligères de Mollusques et les trochophores d'Annélides **figs. 2.8 à 2.12**). Les Protozoaires microzooplanctoniques consomment préférentiellement du phytoplancton mais se nourrissent également de petits Flagellés. De nombreux exemples de régimes omnivores ou carnivores existent également au sein de ces organismes. Enfin, une certaine compétition existe entre les Ciliés (microzooplanctoniques) et les Copépodes (mésozooplanctoniques) pour la nourriture nanoplanctonique.

Les Foraminifères dominent le microzooplancton océanique oligotrophe estival typique. Contrairement aux formes benthiques, les Foraminifères planctoniques sont peu diversifiés. Ils appartiennent tous à la famille des Globigérinidés (**fig. 2.8**).

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

Figure 2.8
Microzooplancton de la Baie de Calvi: principaux Foraminifères.



Orbulina universa (0,84 mm)


Globigerina bulloides (0,5 mm)

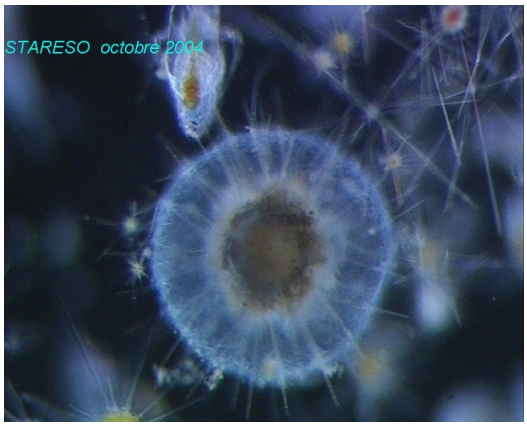
forment les boues à globigérines. Ces boues ne se trouvent guère au-delà de 5 000 mètres de profondeur (en raison de la solubilité des carbonates) mais tapissent 35 % de la superficie des fonds des océaniques. Les Foraminifères se nourrissent habituellement de bactéries et de picoplancton. *Orbulina universa* et *Globigerina bulloides* sont fréquents l'été à Calvi.

Certaines espèces de foraminifères transportent souvent des Dinoflagellés (jusqu'à 200 par hôte) avec lesquels ils vivent en symbiose. Chez les genres *Globigerina* et *Globigerinoïdes*, les Dinoflagellés symbiotiques peuvent occuper jusqu'à 70 à 80% du volume total de l'hôte.

Les Radiolaires, abondants dans les eaux froides et des milieux mésotrophes, sont caractérisés par l'existence d'une coque située à l'intérieur de leur protoplasme. Cette coque, ou capsule centrale, est percée d'un ou plusieurs orifices et contient le noyau (**fig. 2.9**).

Chez *Aulacantha scolymantha*, forme commune à Calvi, des spicules radiaires très nombreux et de petits spicules tangentiels constituent un squelette siliceux très simple. Des formes coloniales comme *Collozoum inerme*, à squelette réduit, réunissent de nombreuses cellules qui, allongées parfois en cylindres gélatineux, atteignent 1 à 2 cm et sont abondants en été. Le radiolaire *Thalassicola pellucida* est associé à de nombreuses zooxanthelles et contient des gouttelettes d'huile.

Figure 2.9
Microzooplancton de la Baie de Calvi: principaux Radiolaires.



Aulacantha scolymantha (0,84 mm)


Collozoum inerme (diamètre 5 mm)



Thallassicola pellucida (5 mm)

Les Acanthaires possèdent un squelette constitué de spicules en nombre fixe, traversant la cellule et présentant des directions déterminées (**fig 2.10).**

Selon les espèces, les spicules sont tous égaux (*Acanthochiasma rubescens*), d'épaisseurs différentes (*Acanthocolla cruciata*) ou de longueurs différentes (*Amphibelone hydrotomica*). Chez *Amphilonche elongata*, un spicule domine nettement les autres. Chez *Lithoptera mülleri*, quatre des spicules se ramifient distalement en une petite grille apicale. Les spicules possèdent une constitution chimique originale, contenant du sulfate de strontium.

Les Radiolaires et les Acanthaires sont habituellement reconnus comme hétérotrophes omnivores capturant une large variété de protistes et de petits métazoaires. Les Acanthaires forment tous des associations avec des Zooxanthelles (Dinoflagellés) qui peuvent être en grand nombre dans le cytoplasme.

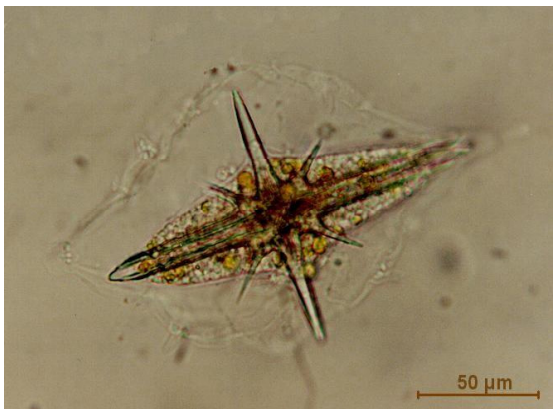
Figure 2.10
Microzooplancton de la Baie de Calvi: principaux Acanthaires.



Achantochiasma rubescens (0,1 mm)



Acanthocolla cruciata (0,1 mm)



Amphibelone hydrotomica accompagné de zooxanthelles endosymbiontes



Lithoptera mülleri (0,05 mm)



Amphilonche elongata (0,2 mm)

Les Ciliés sont des protozoaires et constituent une fraction numérique importante du microzooplancton où ils peuvent représenter de 50 à 80 % du nombre total des organismes zooplanctoniques inférieurs à 200 µm. De nombreux Ciliés sont nus (aloriqués) et les cils sont regroupés en couronne apicale (e.g. *Laboea* sp., *Strombidium* sp.; **fig. 2.11**). Signalons un cilé aloriqué pseudocolonial *Zoothamnium pelagicum*.

Parmi les Ciliés, les Tintinnides construisent une thèque (lorica) en forme cloche ou cupule dans laquelle ils peuvent se rétracter (**fig. 2.12**). Ces organismes portent à leur surface de nombreux cils locomoteurs, agglutinés en lamelles souples, insérées en spirale à un pôle de l'animal. Parmi les genres principaux citons des formes abondantes en Méditerranée: *Petalotricha*, *Rhabdonella* et *Dictyocysta* à thèque en forme d'urne, *Tintinnus* dont la thèque est en cylindre ouvert aux deux extrémités.

Symbiose et mixotrophie sont fréquentes chez les Ciliés. Ainsi, le Cilié *Mesodinium rubrum* contient de nombreux 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. Les Tintinnides n'hébergent généralement pas de symbionte; il faut cependant signaler le cas de *Tintinnus inquilinus* chez qui on trouve souvent des triplets de *Chaetoceros* (Diatomée) sur la lorica, toujours situés près de la lèvre buccale (**fig. 2.12**).

Un certain nombre de Dinoflagellés hétérotrophes sont dépourvus de pigments photosynthétiques et se nourrissent par prédation. Ils se rangent donc dans le microzooplancton. Le plus connu est *Noctiluca miliaris* qui, mesurant 200 à 1 200 µm de diamètre, est caractérisé par un tentacule de même longueur et produit une bioluminescence remarquable.

Figure 2.11
Microzooplancton de la Baie de Calvi: exemples de Ciliés nus (*Laboea* sp. et *Strombidium* sp.) et pseudocoloniaux (*Zoothamnium pelagicum*)


Laboea sp.(100 µm)


Strombidium sp. (50 µm)


Zoothamnium pelagicum (2 mm)

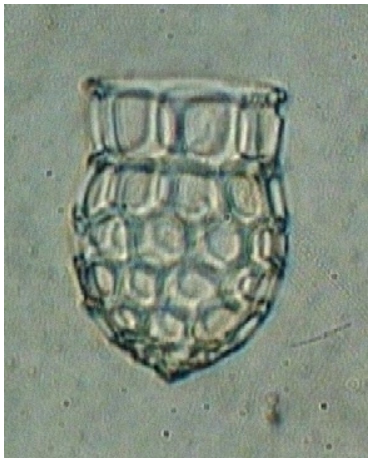
Figure 2.12
Microzooplancton de la Baie de Calvi: exemples de Ciliés Tintinnides.



Tintinnus inquilinus



Rhabdonella spiralis (300 µm)


Dictyocysta lepida (70 µm)

2.3. LE MESOZOOPLANCTON

2.3.1. Les Copépodes

Les Copépodes dominent l'écosystème planctonique et forment un groupe extrêmement diversifié. On y distingue actuellement plus de 14 000 espèces dont plus de 10 000 sont marines.

Les Copépodes sont des Crustacés entomostracés dont la carapace chitineuse ne présente jamais de duplicature formant coquille. Les pattes natatoires, quand elles sont complètes, sont toujours biramées.

Les formes pélagiques marines ont le corps formé au maximum de 11 segments visibles. La plupart du temps, des soudures réduisent ce nombre. Leur taille va de 0,1 à 10 mm.

Le corps comprend le prosome (ou céphalothorax), antérieur, et l'urosome (ou abdomen) postérieur (**fig. 2.13**).

La partie antérieure du prosome (le céphalosome) comprend les cinq segments de la tête et un premier segment thoracique fusionné. La tête possède un petit oeil médian et cinq paires d'appendices: les antennules (souvent aussi longues que le corps), les antennes, les mandibules, les maxillules et les maxilles. Le segment thoracique, soudé à la tête, porte des maxillipèdes.

La partie postérieure du prosome (le métasome) comprend cinq segments thoraciques libres qui portent chacun une paire de pattes natatoires.

L'urosome postérieur court, très aminci, compte quatre ou cinq segments. Le dernier segment porte la furca. 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 (e.g. *Calanus, Clausocalanus, Pseudocalanus, Euchaeta, Temora, Centropages, Acartia)*,
- les Harpacticoïdes *(Euterpina),* dont de nombreuses espèces sont benthiques,
- les Cyclopoïdes *(Oithona)*, dont de nombreuses formes sont présentes en milieu d'eau douce.

Les Calanoïdes constituent de loin l'ordre des Copépodes le plus abondant dans

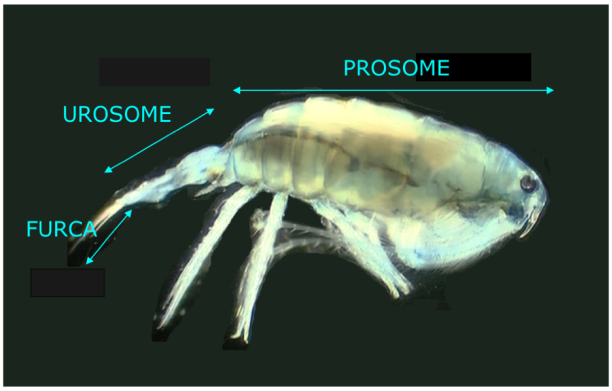
l'écosystème pélagique. *Calanus* finmarchicus est une espèce commune en Méditerranée.

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 (**fig. 13**), compacte, triangulaire ou ovoïde, ne possédant que trois paires d'appendices (premières et deuxièmes antennes, mandibules) et un oeil médian.
Après six mues successives, le nauplius se transforme en copépodite, qui subit lui-même plusieurs mues avant 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.

La **figure 2.14** présente des Copépodes typiques de la Baie de Calvi.

Figure 2.13
Vue latérale d'un Copépode Calanoïde (*Pontella* sp.) et larve nauplius de Copépode.



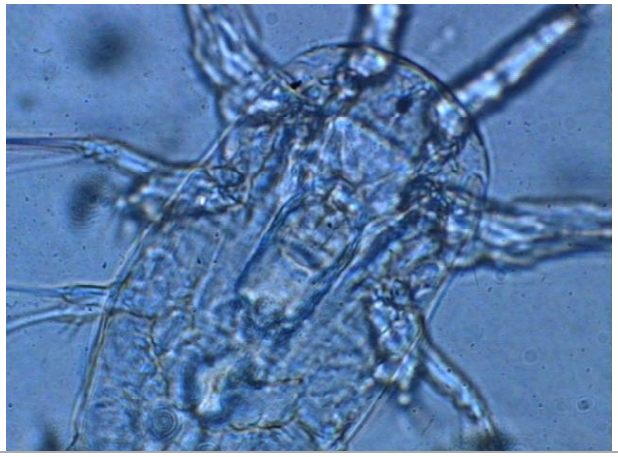
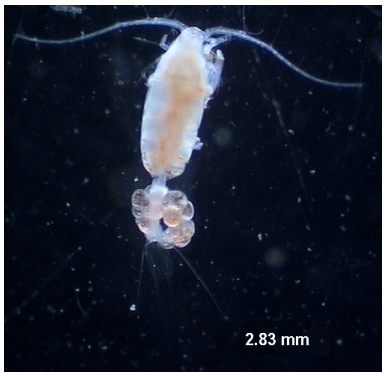


Figure 2.14
Copépodes de la Baie de Calvi.



Clausocalanus arcuicornis



Euchaeta hebes



Centropages typicus mâle (vue ventrale)



Acartia clausi



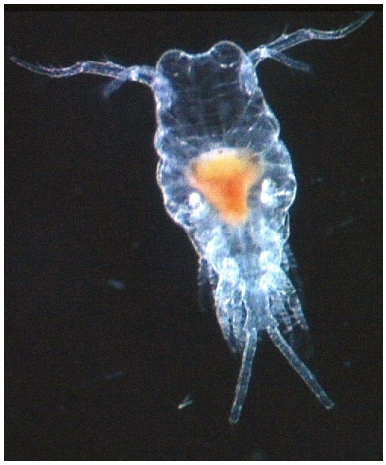
Oithona sp.



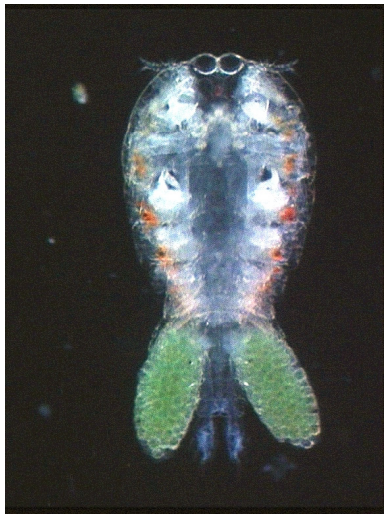
Oncaea sp.



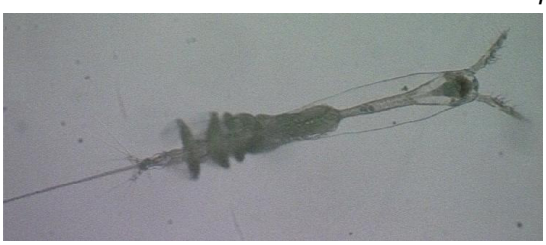
Oncaea mediterranea femelle



Copilia mediterranea



Sapphirina sp. (fem.)



Monstrillide

2.3.2. Les Cladocères

Les Cladocères mesurent quelques millimètres et ont le corps enfermé dans une carapace ne laissant libre que la tête (**fig. 2.15**). 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: citons les genres *Podon* et *Evadne* et l'espèce *Penilia avirostris*.

Figure 2.15
Cladocères de la Baie de Calvi.



Evadne spinifera



Penilia avirostris

2.3.3. Les Ostracodes

Les Ostracodes (**fig. 2.16**) sont des Crustacés 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, *Sclerochilus* et *Gigantocypris* sp., qui est une forme géante des grandes profondeurs. Elle mesure près de un centimètre et possède des yeux très développés.

Figure 2.16
Ostracode de la Baie de Calvi.



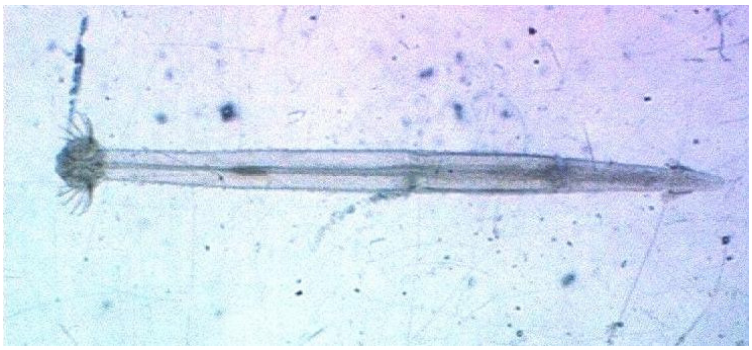
Sclerochilus contortus

2.4. Le macrozooplancton

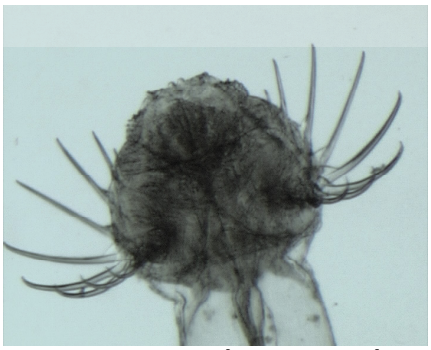
2.4.1. Les Chaetognathes

Les Chaetognathes, exclusivement marins, sont présents dans tous les océans où ils constituent une composante importante du zooplancton (**fig. 2.17**). 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. Ces animaux se déplacent avec rapidité, par bonds successifs, pour capturer leurs proies. Ce sont des prédateurs typiques de Copépodes mais aussi d'Appendiculaires *Oïkopleura dioïca* et de larves de poissons. Une espèce épibenthique, *Spadella cephaloptera*, vit au niveau des prairies à Posidonie sur lesquelles elle se pose.

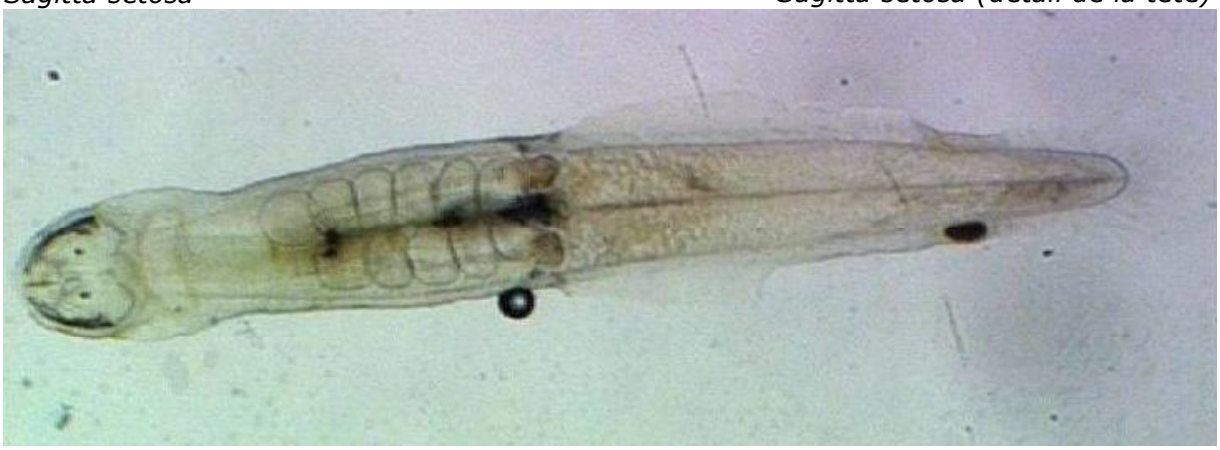
Figure 2.17
Chaetognathes de la Baie de Calvi.



Sagitta setosa



Sagitta setosa (détail de la tête)



Spadella cephaloptera

2.4.2. Les Amphipodes

Les Amphipodes planctoniques appartiennent au groupe des Hypérides. Ils présentent un corps arqué et segmenté, sans carapace distincte et sont 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 qu'il taille dans la substance d'un autre organisme planctonique, le plus souvent un Pyrosome ou un Siphonophore (**fig. 2.18**).

D'autres Hypérides vivent sur des Méduses ou des Salpes (e.g. *Hyperia*, *Vibilia*). Quelques espèces peuvent former des essaims importants (e.g. *Euthemisto*). Dans certaines régions, ils jouent un rôle détritivore important.

Phtysica marina est fréquemment observé dans le plancton des côtes corses.

2.4.3. Les Crustacés Isopodes, Anisopodes et Cumacés

Les Isopodes possèdent 7 paires de pattes (péréiopodes) toutes identiques. La plupart des espèces sont benthiques mais plusieurs migrent dans le plancton.

L'espèce hématophage *Gnathia maxillaris* (**fig. 2.19**) est caractérisée par des segments abdominaux plus ou moins soudés. Elle possède des pièces buccales suceuses et les juvéniles vivent en ectoparasites sur des Poissons marins. Les pattes thoraciques sont aplaties. Les adultes mènent une vie planctonique libre et sont bien représentés à proximité du fond dans les herbiers de Posidonie.

Le petit groupe des Anisopodes (Tanaïdacés) est proche des Isopodes mais s'en distingue par la spécialisation des pattes antérieures en vraies pinces (**fig. 2.19**).

Les Cumacés possèdent une carapace bien développée fusionnée dorsalement avec au moins les trois premiers somites thoraciques et recouvrant les côtés.

Figure 2.18
Amphipodes planctoniques de la Baie de Calvi.



Phronima sedentaria





Glossocephalus milneedwardsi



Scina *sp.*



Hyperia sp.



Phtysica marina

Figure 2.19
Isopode (*Gnathia maxillaris*) et Anisopode planctonique de la Baie de Calvi.



Gnathia maxillaris femelle



juvénile



Exemple d'Anisopode

2.4.4. Les Euphausiacés

Les Euphausiacés constituent le Krill, la nourriture essentielle des baleines. Ces Crustacés, qui atteignent la taille de 5 cm, sont représentés dans toutes les mers du globe, y compris en Méditerranée. Ils ont partout un comportement grégaire. Pendant l'hiver, les formes sub-adultes vivent en profondeur (500 à 1 000 m) et s'alimentent de particules détritiques. Au début du printemps, elles migrent en surface et se nourrissent essentiellement de microphytoplancton.

En Baie de Calvi, au mois de mars, des essaims de *Meganyctiphanes norvegica* remontent en surface pendant quelques jours suite à la poussée de Diatomées (**fig. 2.20**) qu'ils consomment quasi-complètement. On y a dénombré en surface des biomasses allant jusqu'à 0,4 kg de poids frais par m^{-3}. A Calvi, en période de remontée, le krill est consommé par les oiseaux et les petits Rorquals qui s'approchent des côtes à cette époque. Une partie s'échoue aussi sur les plages. Ce phénomène ne semble survenir que les années où la poussée phyplanctonique printanière est particulièrement intense.

2.4.5. 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'*Eucopia* sont caractéristiques des grandes profondeurs. *Leptomysis lingvura* est une espèce fréquente en Baie de Calvi.

2.4.6. Les Mollusques pélagiques

En dehors de formes larvaires fréquentes dans le plancton et de certains petits Céphalopodes, les mollusques sont représentés dans le domaine pélagique par trois groupes très spécialisés, les Hétéropodes et les Ptéropodes Thécosomes qui sont herbivores et les Ptéropodes Gymnosomes qui sont carnivores (**fig. 2.21**).

Figure 2.20
Adulte de *Meganyctiphanes norvegica,* le Krill méditerranéen (photo Øystein Paulsen http://www.mar-eco.no)



Figure 2.21
Exemples de mollusques planctoniques de la Baie de Calvi.



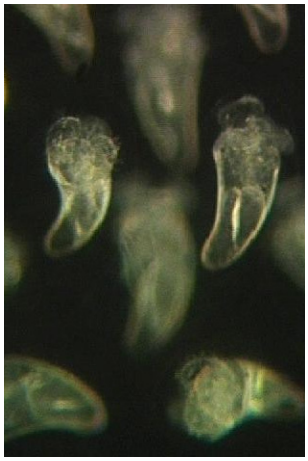
Atlanta peroni



Céphalopode planctonique



Cavolinia inflexa



Cavolinia inflexa



Creseis sp.



Limacina helicina (photo Larry Madin, WHOI www.divediscover.whoi.edu)



Pneumodermopsis sp.

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. 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.

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.

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. *Cavolinia inflexa* est fréquent à Calvi.

2.4.7. Les Annélides Polychètes

Les Annélides sont des vers segmentés couverts de soies (**fig. 2.22**). Les formes holoplanctoniques sont essentiellement carnivores. *Tomopteris* et *Alciope* sont fréquemment observés la nuit en surface en Baie de Calvi.

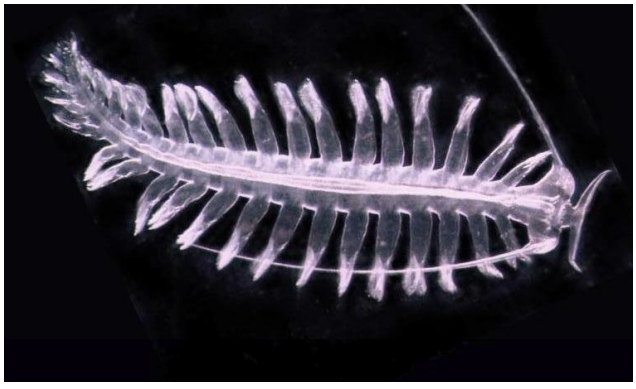
2.5. LES GELATINEUX MACRO-PLANCTONIQUES

2.5.1 Les Tuniciers

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 chorde 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. Les Tuniciers planctoniques possèdent une branchie perforée plus ou moins complexe. Ils sont recouverts par un revêtement secrété par l'organisme, la tunique. Parmi les Tuniciers planctoniques, on trouve les Pyrosomes, les Dolioles, les Salpes et les Appendiculaires (**fig. 2.23**).

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

Figure 2.22
Exemples d'Annélides Polychètes planctoniques de la Baie de Calvi.



Tomopteris sp.



Annélide indéterminé

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.

Les Dolioles 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 mais des cycles raccourcis avec des bourgeonnements du stolon peuvent être observés et facilitent la pullulation des organismes.

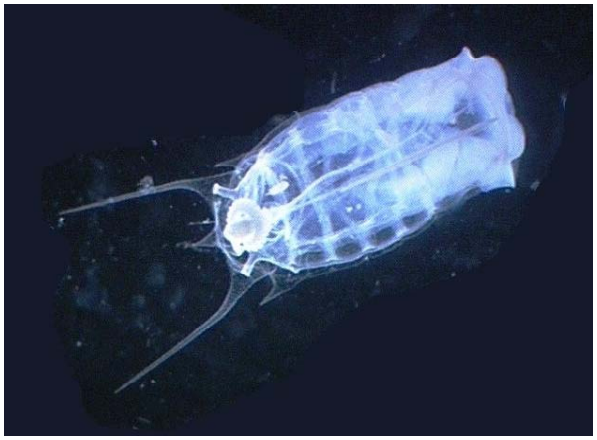
Les Salpes ont des branchies très simplifiées, comportant deux grandes fentes séparées par une travée unique, tendue en travers de la vaste cavité qui s'étend entre la bouche et le cloaque. Comme chez les Dolioles, les branchies assurent une fonction respiratoire mais aussi de filtre pour l'ingestion 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, les Salpes éliminent l'excédent alimentaire ingéré sous forme d'une pluie de pelotes fécales englobant des particules à peine dégradées. Les Salpes se multiplient par reproduction sexuée et asexuée. Grâce à la reproduction asexuée, ils sont capables d'une multiplication extrêmement rapide.

Les Appendiculaires (*Oikopleura dioïca*, *Fritillaria borealis*) sont plus petits (1,5 mm) mais très abondants dans le 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, secrétée par leur ectoderme et dans laquelle ils s'isolent. Cette logette présente des amincissements par endroit formant des filtres de quelques µm 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. Au bout d'un temps qui dépend de la concentration de particules dans l'eau, l'animal abandonne sa logette (certaines espèces la mangent) et en sécrète rapidement une autre. Au large de Calvi, les Appendiculaires ne sont pas répartis de manière homogène dans la colonne d'eau mais s'accumulent (plusieurs centaines par m^{-2}) en minces couches de quelques

Figure 2.23
Exemples de Tuniciers planctoniques de la Baie de Calvi.



Pyrosoma sp.


Salpa sp.


Oikopleura sp.

centimètres, en profondeur (40 à 100 m) au niveau des zones de discontinuité où la turbulence est réduite. En Baie de Calvi, ils sont particulièrement consommés par les poissons de petite taille (*Chromis chromis*).

2.5.2. Les Cnidaires

Les Cnidaires ne possèdent que deux couches de cellules, l'une externe (ectoderme) et l'autre interne (endoderme), séparées par une couche gélatineuse (mésoglée) transparente. 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. Les Cnidaires sont abondants dans le zooplancton, mais leur complexité et le manque d'information quant 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 Hydroméduses les Scyphoméduses et les Siphonophores (**fig. 2.24**).

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'hydraires 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 Anthoméduses (*Cladonema radiatum*), les Leptoméduses (*Obelia, Aequorea,* qui peut atteindre 20 à 25 cm), et les Limnoméduses (*Olindias*).

La Vélelle (*Velella velella*) est une Anthoméduse microphage, abondante au début de l'été dans le pleuston (plancton flottant à la surface) de la 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, les Vélelles peuvent être déplacées à grande distance et s'échouer sur les côtes, comme nous l'observons le long de la Côte Occidentale Corse.

Les Scyphoméduses sont des animaux mégazooplanctoniques, d'une taille de l'ordre de 10 cm, parfois même de 1 m. De nombreux tentacules 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 micronecto-niques. 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 luminescente *Pelagia noctiluca* dont le développement est direct et où l'œuf évolue directement en petite méduse. Ceci

Figure 2.24
Exemples de Cnidaires planctoniques de la Baie de Calvi.



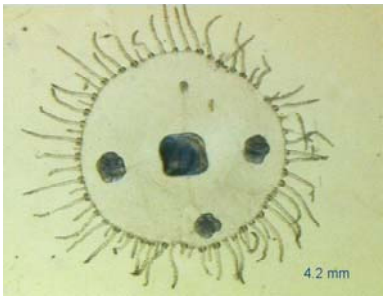
Anthoméduse *Cladonema radiatum*



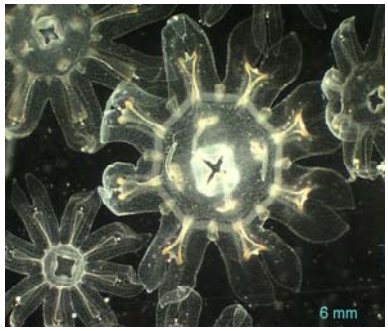
Anthoméduse *Cladonema radiatum*



Velella velella



Leptoméduse *Obelia* sp.



Larve de *Pelagia noctiluca*



Pelagia noctiluca (photo Richard Lord, Guernsey-www.glaucus.org.uk)



Siphonophore *Abylopsis tetragona*



Siphonophore Physonecte

accroît ses possibilités de développement explosif.

Chez les autres espèces, la larve se fixe sur le fond en un polype (scyphistome) et ce n'est qu'a bout de plusieurs mois que celui-ci émet, en se segmentant (strobilisation), de petites méduses à nouveau pélagiques.

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.

Trois groupes sont signalés: les Physonectes, les Calycophores et les Cystonectes.

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 *Abylopsis*, *Chelophyes*, *Muggiaea*).

Les Cystonectes sont représentés par *Physalia physalis*, qui possède un flotteur volumineux et vit dans les eaux chaudes et tempérées. *Physalia* a été signalée en Méditerranée mais nous ne l'avons jamais observée à Calvi.

2.5.3. Les Cténaires

Très proches des Cnidaires, les Cténaires sont également prédateurs. Ils possèdent des palettes natatoires constituées de cils agglutinés et disposées en rangées méridiennes (**fig 2.25**). La bouche s'ouvre à un pôle de l'animal, l'autre pôle étant muni d'un statocyste très différencié (organe de l'équilibre sensible à la gravité). Les Cténaires sont luminescents.

Parmi ceux-ci, les *Pleurobrachia* possède deux tentacules ramifiés garnis de colloblastes, des cellules spécialisées qui libèrent une matière gluante. 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 Cténaires.

Figure 2.25
Exemple de Cténaire planctonique de la Baie de Calvi.



Pleurobrachia rhodopsis

2.6. LES LARVES D'INVERTEBRES ET LE MEROPLANCTON

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 de migrer vers le fond. Près de 75 % des organismes benthiques ont des larves passant de 2 à 4 semaines dans le plancton; 5 % y passent près de 6 mois. 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 et

de Tuniciers benthiques (**fig 2.26**). 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.

Chez les Crustacés supérieurs (**fig. 2.27**), 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, 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, chez les Palinurides, (langouste, cigale de mer), la larve est très particulière, très aplatie avec de longs appendices: c'est le phyllosome.

Figure 2.26
Larves méroplanctoniques communes dans le plancton de la Baie de Calvi.


Larve bipinnaria d'Etoile de mer



Echinopluteus d'Oursin irrégulier (ci-dessus et à droite)


Larve d'Ophiure


Nauplius de Cirripède


Larve d'Annélide

Figure 2.27
Larves méroplanctoniques de Crustacés supérieurs rencontrées dans le plancton de la Baie de Calvi.


Zoé de Décapode marcheur


Zoé de l'Araignée de mer *Maia squinado*

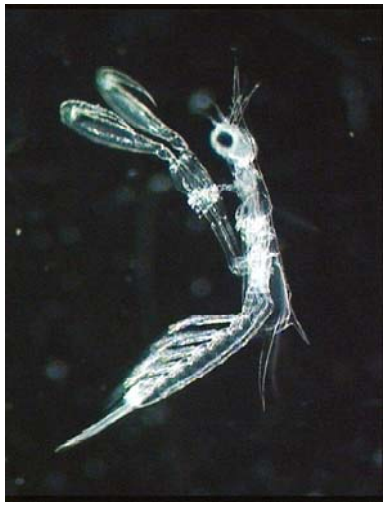

Zoe de *Porcelana* sp.


Métazoé de Crabe


Larve mysis de Décapode nageur


Larve de Décapode nageur


Larve phyllosome de la Cigale de mer *Scyllarus arctus*


Larve de *Squilla mantis*



Larve de *Lysiosquilla eusebia*

2.7. LES CEPHALOCHORDES

Le seul membre du groupe est l'Amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*). Ces organismes sont rigides élancés, aplatis latéralement, avec des bandes de muscles segmentés et des fentes branchiales. Ils possèdent un axe chordé tout le long du corps. Ils vivent généralement dans les fonds sableux mais émergent souvent dans

le plancton, surtout les juvéniles (**fig. 2.28**).

Figure 2.28
L'Amphioxus *Branchiostoma lanceolatum* (2 mm).



2.8. L'ICHTYOPLANCTON

De nombreux poissons et en particulier les poissons benthiques disposent d'œufs et de larves planctoniques (**fig. 2.29**). Les oeufs, le plus souvent sphériques (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, en particulier par les méduses. Une grande diversité existe et nécessite une étude approfondie.

Figure 2.29
Exemples d'ichtyoplancton de la Baie de Calvi.

