

Mémoire

Auteur : Fetelian, Bruno

Promoteur(s) : Gobert, Sylvie

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2022-2023

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/18595>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Distribution spatiale de *Chromis chromis* en fonction de la présence de zooplancton

Mémoire de fin d'étude réalisé sous la direction du Pr. Sylvie Gobert



Bruno FETELIAN
Master en Océanographie
2022-2023



Océanologie 
biologique

 | Recherches
Sous-Marines
et Océanographiques

Table des matières

Résumé	1
Abstract	1
Remerciements	2
Introduction	3
La Méditerranée face aux pressions anthropiques	3
Le réseau trophique méditerranéen	4
Biologie et écologie de la castagnole	5
Le zooplancton : proie préférée de la castagnole	8
Objectifs	11
Portée, raison d'être et cadre général de l'étude	11
Objectifs particuliers	13
Matériels et méthodes	14
Type d'expérimentations prévues	14
1. Estimation de la densité des castagnoles	14
2. Mesure de la distribution du zooplancton	14
3. Observations en aquarium	14
Méthode d'estimation de la densité des castagnoles	15
Méthode de récolte et de mesure du plancton	17
Matériel	18
Filet à plancton	18
Alternatives au filet à plancton	18
Construction	19
Prise de nourriture : observations en aquarium	20
Représentativité des mesures quantitatives	21
Biais de mesure	21
Risque d'échantillonnage	21
Résultats	22
Partie 1 : Mise au point du protocole de capture du plancton	22

Petit filet à plancton	22
Equipements alternatifs : historique des essais	23
Protocole choisi	26
Partie 2 : Prélèvements et mesures	27
Première campagne	27
Deuxième campagne	28
Troisième campagne	31
Quatrième campagne	33
Partie 3 : Observations en aquarium	34
Mode de capture des proies	34
Type de nourriture	35
Temps de capture	36
Détection des proies	37
Discussion	38
Y a-t-il corrélation entre densités de plancton et de castagnoles ?	38
Quelques ordres de grandeur	38
Interprétation des mesures	40
Tube aspirant : le concept est-il validé ?	44
Conclusions	45
Répartition des castagnoles en fonction du plancton	45
Perspectives	46
Etudes complémentaires possibles	47
Bibliographie	49
Annexe 1 : Tableau des mesures effectuées	62
Annexe 2 : Code en langage R	65

Résumé

La disponibilité des ressources alimentaires est un paramètre important pour comprendre l'évolution d'un écosystème face aux menaces anthropiques. *Chromis chromis* est un petit poisson omniprésent le long des côtes méditerranéennes. Par sa position centrale dans le réseau trophique et par l'importance de sa biomasse, il peut servir d'indicateur de la santé de son écosystème. Dans ce contexte, le présent travail vise à étudier les relations entre la présence de *Chromis chromis* et du zooplancton dont il se nourrit. Nous avons mesuré de manière conjointe les densités spatiales de *Chromis chromis* et du zooplancton à des échelles fines (de l'ordre de la dizaine de mètres). Il apparaît que, dans certains cas, *Chromis chromis* est susceptible d'adapter son niveau d'agrégation en fonction de la disponibilité de la ressource suivant un schéma spécifique. Mais la corrélation est très imparfaite et d'autres facteurs régissent également la distribution spatiale de ces organismes.

Abstract

The availability of food resources is an important parameter in understanding the evolution of an ecosystem confronted to anthropogenic threats. *Chromis chromis* is a small fish ubiquitous along Mediterranean coasts. Because of its position at the centre of the trophic web and the importance of its biomass, it can be used as an indicator of the health of its ecosystem. In this context, the aim of the present work is to study the relationships between the presence of *Chromis chromis* and the zooplankton on which it feeds. We have jointly measured the spatial densities of *Chromis chromis* and of the zooplankton at fine scales (of about ten meters). It appears that, in particular cases, *Chromis chromis* may be able to adapt its level of aggregation according to the availability of the resource, following a specific pattern. But the correlation is far from being perfect, and other factors also govern the spatial distribution of these organisms.

Remerciements

J'adresse mes remerciements sincères et chaleureux à tous ceux sans qui ce travail n'aurait pas été possible :

Tout les membres du personnel de la station de recherche Stareso pour leur soutien bienveillant lors de mes séjours en Corse, et en particulier Pierre Lejeune, Michel Marengo, Lovina Fullgrabe, Sylvain Plaza, Hervé Arranz pour leur conseils scientifiques et techniques toujours pertinents ; sans oublier Aubin Woehrel et Margaux Gouazé pour la patience - et la passion - de leurs explications à propos du zooplancton ;

Grégory Nollet et Louis Simon pour leurs critiques éclairées lors de la définition des objectifs de cette étude et de la mise au point des protocoles de mesure ;

Alain Norro et Sven Van Haelst, pour leur enseignement inestimable lors de mon stage de plongeur scientifique, préalable indispensable à ce travail de fin d'étude ;

Arnaud Boulenger, pour les belles plongées partagées dans le cadre de nos travaux respectifs ;

Jean-Charles Bedet de la société Dive Factory, qui a m'a gentiment offert le matériel de plongée qui me manquait pour la construction de mon tube "*airlift*" ;

Daniel Culot, pour son aide précieuse et amicale dans les eaux glacées de Zélande ;

Les étudiants du cours : "Etude des océans et gestion du littoral" - Bachelier en Biologie, Chimie, Géographie et Master Erasmus Mundus pour leur participation enthousiaste à la quatrième campagne de mesure pendant leur stage de juillet. Un salut particulier à Nicolas Grégoire et ses camarades, pour l'énergie et l'inventivité déployées lors de la capture des castagnoles adultes et leur nourrissage en aquarium.

Et surtout Sylvie Gobert, qui m'a conseillé, guidé et soutenu avec chaleur, attention et exigence pendant toute la durée de l'aventure qu'a constitué ce travail de fin d'étude.

Introduction

Conformément aux règles imposées à la rédaction, ce mémoire ne doit pas dépasser 50 pages, rédigées en Times 12 ou équivalent.

La Méditerranée face aux pressions anthropiques

La Méditerranée, par sa situation, ses caractéristiques géographiques et le temps de résidence relativement court de ses eaux, peut être considérée comme un mini-laboratoire ou modèle réduit des océans (Bethoux *et al.*, 1999 ; Robinson & Golnaraghi, 1994). Avec plus de 17 000 espèces inventoriées, c'est un *hotspot* de la biodiversité (Boudouresque, 2004 ; Coll & Libralato, 2012).

Elle est soumise à nombre de pressions d'origine anthropique locales, régionales et globales (Coll *et al.*, 2010), dont :

- l'effet du changement climatique global, avec des impacts sur la température et le pH des eaux, ainsi que sur le régime des vents et des courants (Albouy *et al.*, 2013 ; Lejeune *et al.*, 2018) ;
- une pollution locale parfois importante (Danovaro, 2003) telle que l'eutrophisation des zones côtières à proximité des centres urbains ou touristiques (Karydis & Kitsiou, 2012) ou la présence d'éléments traces artificiels et de micro-plastiques (Fabri-Ruiz *et al.*, 2023 ; Tejerizo Fuertes, 2019) ;
- une série d'autres menaces : bruits parasites, d'hélices en particulier (Bracciali *et al.*, 2012), pêche intensive (Piroddi *et al.*, 2020), effets indésirables de l'aquaculture (Giangrande *et al.*, 2021 ; Tičina *et al.*, 2020), destruction de l'habitat et en particulier des herbiers de posidonies (Gobert *et al.*, 2006 ; Jordà *et al.*, 2012 ; Martínez-Abraín *et al.*, 2022), introduction d'espèces invasives, telles le poisson lapin *Siganus rivulatus* et le barracuda *Sphyraena viridensis* (Lejeune *et al.*, 2010 ; Occhipinti-Ambrogi, 2021).

Tous ces événements combinés entraînent un bouleversement de la production primaire (Gobert, 2018 ; Goffart *et al.*, 2002 ; Käse & Geuer, 2018) et une diminution de la diversité du réseau trophique (Albouy *et al.*, 2013 ; Coll *et al.*, 2010).

Le réseau trophique méditerranéen

Le biotope de la Méditerranée est essentiellement marqué par le caractère oligotrophe des eaux, le cycle des saisons et les apports locaux et intermittents de nutriments pilotant la production primaire (Mena *et al.*, 2019). Un tel environnement est propice au développement d'un réseau trophique complexe, tirant parti de la moindre ressource, à l'opposé d'écosystèmes aux populations plus abondantes mais moins diversifiées où le réseau trophique peut se réduire à une simple chaîne alimentaire de type "diatomées - krill - carnivores" (Chavez *et al.*, 2011 ; Pomeroy, 1974). En particulier, le réseau trophique des côtes rocheuses et des herbiers de Méditerranée occidentale peut atteindre cinq niveaux trophiques et comprendre des dizaines de liens entre des centaines d'espèces, régissant de complexes échanges d'énergie et de matière avec les régions pélagiques et benthiques environnantes (Pinnegar & Polunin, 2000 ; Sala, 2004).

Au sein de ce réseau trophique, *Chromis chromis*¹ occupe une place particulière. Par sa position centrale au cœur de l'écosystème et par l'importance de sa biomasse² tout au long des zones rocheuses et des herbiers du pourtour méditerranéen, *Chromis chromis* peut représenter un marqueur utile de la façon dont tout l'écosystème méditerranéen pourrait répondre aux multiples stress induits par la pression anthropique et évoluer dans les prochaines décennies (Pinnegar, 2018).

Chromis chromis est aujourd'hui classé comme espèce non menacée (*least concern*) selon la nomenclature de IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) en 2010 (Rocha & Myers, 2015), sans autre justification que sa présence en grand nombre dans ses zones de

¹ Nous utiliserons indifféremment le nom scientifique ou le nom vernaculaire le plus fréquent (castagnole) pour désigner le *Chromis chromis*.

² Par exemple, la biomasse de *Chromis chromis* est estimée à 20,6% de la biomasse totale des poissons en baie de Calvi (Pinnegar, 2018).

peuplement. Nous n'avons cependant pas trouvé d'indice définitif permettant de juger de son avenir.

Biologie et écologie de la castagnole

Chromis chromis (Photos 1.a à 1.c) est un poisson perciforme (Gosline, 1968). Adulte, il peut mesurer jusqu'à 15 cm (Dulčić, 2005). Il arbore une robe brune couverte d'écailles dorées. Il est facilement reconnaissable à sa nageoire caudale fourchue, en forme de ciseaux, rappelant la queue de l'hirondelle. Les juvéniles sont repérables à leur couleur bleu électrique, couleur qui s'efface progressivement en cours de développement au profit de la robe définitive de l'adulte (Mapstone & Wood, 1975).



Photos 1.a à 1.c : *Chromis chromis*.

Étymologiquement, le nom de castagnole partage les mêmes racines que la châtaigne et la castagnette, du latin *castanea* (Larousse, 2023). Le nom de *Chromis*, de son côté, viendrait du grec *χρόμις* (bruit, hennissement), en référence aux sons produits par ce poisson (Guasparri, 2016 ; Liddell & Scott, 1896)

Chromis chromis occupe la position suivante dans l'arbre phylogénétique (World Register of Marine Species [WoRMS], 2022) :

- Espèce : *Chromis chromis* ;
- Genre : *Chromis* (comprend 249 descendants directs) ;
- Famille : Pomacentridae³ (90 descendants directs) ;

³ Les Pomacentridés (étymologiquement : poissons aux opercules dentelés), sont souvent désignés sous le nom vernaculaire de "poissons-demoiselles" ou "damselfishes" en anglais (Frédérich & Parmentier, 2016).

-
- Ordre : *Ovalentaria incertae sedis* (8 descendants directs) ;
 - Sous-classe : *Teleostei* : (60 descendants directs) ;
 - Classe : *Actinopteri* : (3 descendants directs).

Chromis chromis est omniprésent en Méditerranée. On le rencontre également en mer Noire et sur les côtes orientales de l'Atlantique, du Portugal jusqu'à l'équateur (Rocha & Myers, 2015).

Sur le plan évolutif, *Chromis chromis* est vraisemblablement issu de *Chromis* ancestraux venus de l'Atlantique après la crise de salinité messinienne qui a vu l'assèchement de la Méditerranée il y a plus de cinq millions d'années. Ceux-ci, après avoir colonisé la Méditerranée occidentale, auraient divergé de leurs cousins atlantiques via un processus de spéciation lié aux épisodes de glaciation du pléistocène inférieur (Domingues *et al.*, 2005).

Chromis chromis habite les eaux côtières peu profondes, de la surface jusqu'à une trentaine de mètres (Photos 2.a à 2.c). Il occupe les herbiers de posidonies et les parois rocheuses où il adopte un comportement grégaire (Abel, 1961 ; Dulčić *et al.*, 2005 ; Mapstone & Wood, 1975).



Photos 2.a à 2.c : *Chromis chromis* dans leur environnement naturel.

Il se nourrit de micro- et méso-zooplancton, principalement des copépodes d'une taille de l'ordre du millimètre ou moins (Pinnegar, 2018), quoiqu'il puisse également consommer des proies de plus de 2 mm (Chen *et al.*, 2022). Il adopte un comportement parfois opportuniste (Devleeschouwer, 2019) en particulier lorsqu'il se trouve dans les zones

benthiques, près des herbiers de posidonie. Il se nourrit préférentiellement à l'aube et au crépuscule (Pinnegar & Polunin, 2006).

Chromis chromis présente des traits morphologiques correspondant fonctionnellement à un mode d'alimentation principalement carnivore (Lauder, 1982). Son intestin est plutôt court par rapport à celui d'autres Pomacentridés dont le régime alimentaire est herbivore (Mapstone & Wood, 1975). Grâce à une bouche protractile aux mâchoires saillantes munies de petites dents (Cooper *et al.*, 2016 ; Dulčić *et al.*, 2005), et à une grande vivacité dans ses déplacements, il s'alimente selon une technique mixte de "ram-suction" (Chen *et al.*, 2022 ; Olivier *et al.*, 2017) : il combine attaque à distance et aspiration de proies que ses yeux, plutôt grands et à hauteur de la bouche, lui permettent de facilement repérer (Frédérich & Parmentier, 2016).

Chromis chromis est une espèce gonochorique (Dulčić & Kraljević, 1995). La reproduction a lieu de juin à septembre, lorsque l'eau atteint une température suffisante⁴. On notera comme particularités remarquables une territorialité marquée, la nidification par le mâle et des soins parentaux prodigués pendant la période d'incubation principalement par le mâle également (Abel, 1961 ; Mascolino *et al.*, 2016). Plusieurs cycles de frai et incubation d'une demi-douzaine de jours se succèdent pendant la période de reproduction (Abel, 1961 ; Mapstone & Wood, 1975). Après éclosion, les jeunes castagnoles à l'état de larves quittent le nid pour un exode pélagique d'une durée de quelques 18 jours. Ensuite, devenues juvéniles, elles reviennent vers les zones côtières où elles passeront le reste de leur vie (Domingues *et al.*, 2005).

On constate dans les comportements de reproduction du *Chromis chromis* de fortes similarités avec des espèces cousines de régions tempérées, comme le *Chromis limbata* des Açores (Laglbauer *et al.*, 2017), le plus proche cousin génétique du *Chromis chromis* (Frédérich *et al.*, 2013) et le *Chromis dispila* de Nouvelle-Zélande (Tzioumis & Kingsford, 1995).

⁴ Sont notamment citées des valeurs de température de 22°C en milieu naturel, (Picciulin *et al.*, 2004 d'après Guldenschuh, 1986) et 24°C en milieu contrôlé (Bracciali *et al.*, 2014).

Chromis chromis, prédateur zooplanctonivore commun et abondant, peut être considéré comme une espèce-clé⁵ de la Méditerranée, en tout cas pour ce qui concerne les zones côtières (Bracciali *et al.*, 2012).

Il participe de manière significative à la redistribution des nutriments dans les zones côtières, et en particulier dans les herbiers de posidonies (Pinnegar, 2018 ; Pinnegar & Polunin, 2006). L'évolution de densité de ce poisson emblématique est donc un indicateur utile pour comprendre l'évolution de son écosystème (Paine, 1995).

Le zooplancton : proie préférée de la castagnole

De façon générale, la densité en zooplancton est très variable dans l'espace et le temps (variations journalière et saisonnière). Elle est liée aux conditions environnementales et biologiques, en particulier à l'abondance du phytoplancton (Fabri-Ruiz *et al.*, 2023).

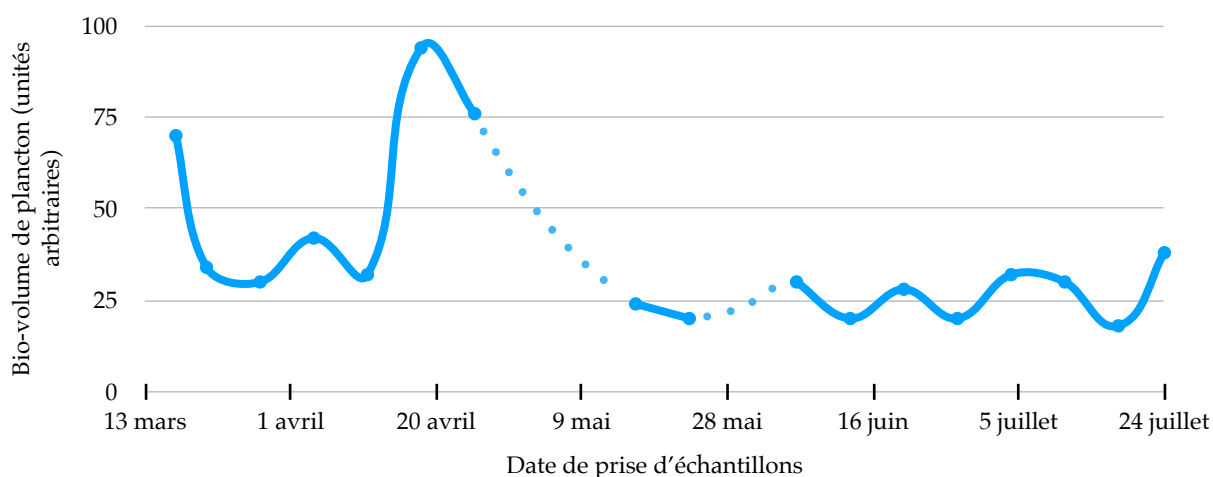
Dans la zone d'étude, en baie de Calvi, elle peut aller jusqu'à ~5000 individus par m³ au printemps, en période de *bloom*⁶ (Fullgrabe *et al.*, 2020).

Des relevés sont régulièrement effectués avec un filet à plancton (type WP2) selon un protocole établi depuis les années 2000 en baie de Calvi par les spécialistes de la station de Stareso. Cette année, en 2023, le *bloom* zooplanctonique a eu lieu à partir de la mi-avril et s'est prolongé jusqu'à la mi-mai (Graphique 1).

La quantité de plancton caractéristique de la baie est ici exprimée par un "bio-volume", c'est-à-dire le volume de plancton récolté lors du trait au filet qui sédimente dans un tube gradué.

⁵ Ceci dans la mesure où l'on adopte comme définition pour l'espèce-clé: "un taxon [...] dont la perte ou le changement de densité pourrait résulter en des modifications significatives dans la structure de la communauté" (Bracciali *et al.*, 2012). Dans une acception plus restrictive, où l'espèce-clé serait "une espèce prédatrice dont l'impact sur son réseau trophique est important malgré une faible biomasse" (Valls *et al.*, 2015), *Chromis chromis* devrait plutôt être considéré comme une espèce à "fort impact et forte biomasse".

⁶ Un *bloom* de printemps a généralement lieu lorsque le soleil éclaire des eaux bien mélangées par les vents au sortir de l'hiver et donc riches en nutriments. Ces conditions favorisent une prolifération du phytoplancton puis du zooplancton (Gobert, 2018). Ceci est d'autant plus vrai dans la zone d'étude où l'on assiste à une remontée de nutriments due à un *upwelling* côtier hivernal provoqué par les vents dominants du Nord-Est (Bakun & Agostini, 2001 ; Beckers, 2023 ; Hecq *et al.*, 1985).



Graphique 1 : relevés hebdomadaires de la quantité de plancton en baie de Calvi (bio-volume). Les segments pointillés correspondent à une absence de données . La quantité de plancton est exprimée par un "bio-volume", c'est-à-dire le volume de plancton récolté lors du tait au filet qui sédimente dans un tube gradué. Source : Stareso, non publié.

En baie de Calvi, le zooplancton comprend essentiellement des copépodes calanoïdes⁷ (~70%), des copépodes oithonides⁸ (~9%), des cladocères⁹ (~8%), des copépodes poecilostomatoïdes, des appendiculaires, des nauplii de copépodes, des oeufs de poissons, des chétognates, des larves de poissons etc. (Fullgrabe *et al.*, 2020).

Les copépodes (Planches 1 et 2) forment donc la classe majoritaire du zooplancton dans la zone d'étude. Il y en a plus de 500 espèces en Méditerranée (Hecq *et al.*, 2014).

Etymologiquement, le mot copépode signifie "qui a des pieds en forme de rame", du grec πούς : le pied et κώπη : la poignée de rame (De Clercq, 2000 ; Grandchamp, 2020 ; Liddell & Scott, 1896). Et de fait, les copépodes possèdent des extensions et des antennes dont les battements leur permettent de se déplacer dans la colonne d'eau (Elbée, 2016).

Ils sont repérables par leur oeil unique - l'oeil nauplien, et par leur exosquelette caractéristique formé de 16 segments chitineux. Les cinq premiers segments, soudés,

⁷ Règne : Animalia ; Phylum : Arthropoda ; Sous-phylum : Crustacea ; Super-classe : Multicrustacea ; Classe : Copépoda ; Infra-classe : Neocopepoda ; Super-ordre : Gymnoplea ; Ordre : Calanoida (WoRMS, 2022).

⁸ Classe : Copépoda ; Infra-classe : Neocopepoda ; Super-ordre : Podoplea ; Ordre : Cyclopoida, Sous-Ordre : Oithonida.

⁹ Sous-phylum : Crustacea ; Super-classe : Allotriocarida ; Classe : Bracchiopoda ; Sous-classe : Phyllopora ; Super-ordre : Diplostraca ; Ordre : Cladocera.

forment la tête prolongée par le thorax à six segments et l'abdomen, ou uromère, à 5 segments (Lecointre *et al.*, 2004 ; Trégouboff & Rose, 1957).

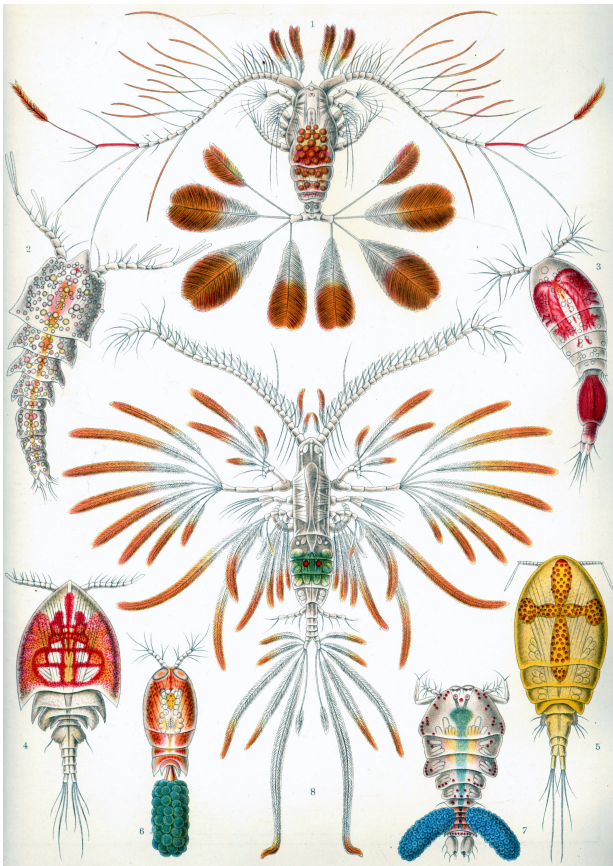


Planche 1 : illustrations de copépodes. Crédit : Ernst Haeckel - *Kunstformen der Natur* (1904), domaine public via Wikimedia Commons.

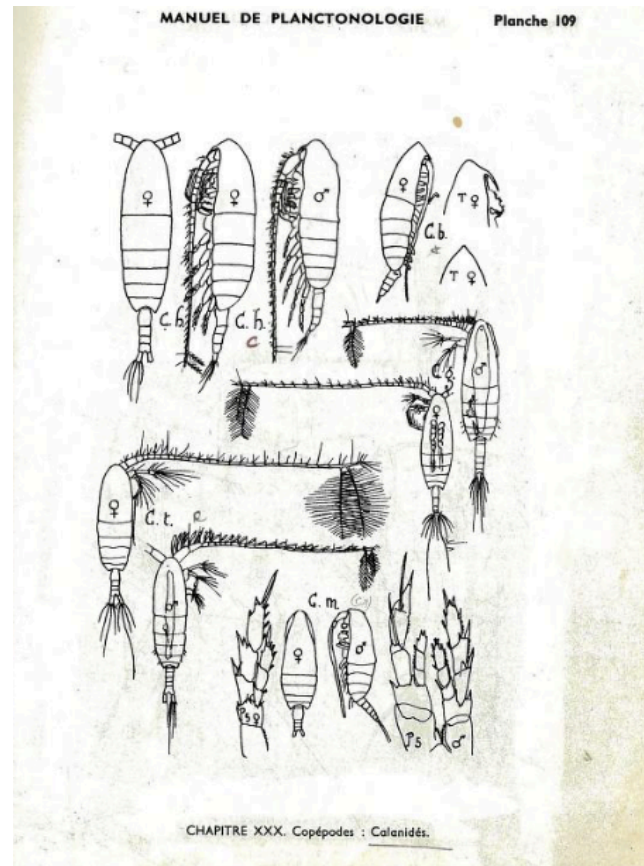


Planche 2 : illustrations de copépodes calanoides. Crédit : G. Trégouboff et M. Rose - *Manuel de Planctonologie* (1957).

Les copépodes sont soumis à un rythme circadien marqué par une migration nyctémérale de grande ampleur, pouvant s'étaler sur plusieurs centaines de mètres (Elbée, 2016) : ils descendent en profondeur la journée pour se protéger de leurs prédateurs et remontent la nuit en surface pour se nourrir de phytoplancton (Lecointre *et al.*, 2004).

Objectifs

Portée, raison d'être et cadre général de l'étude

Les pressions anthropiques de toute nature sont susceptibles d'exercer de multiples effets directs et indirects sur *Chromis chromis*, en particulier à travers la disponibilité de ses ressources alimentaires. Dans ce cadre, la compréhension des influences réciproques entre les distributions spatiales des *Chromis chromis* et du zooplancton dont ils se nourrissent prend tout son intérêt.

Depuis la diffusion de la théorie de l'*Optimal Foraging* (Emlen, 1966 ; MacArthur & Pianka, 1966 ; Pyke *et al.*, 1977), les relations entre proies et prédateurs, intégrant en particulier la notion de "*patchiness*", ou disparité dans la distribution spatiales des proies, avec en filigrane les stratégies de chasse et de recherche de nourriture, ont fait l'objet de nombreuses études tant sur le terrain qu'à travers la modélisation mathématique¹⁰. La réponse d'un animal au caractère disparate de la distribution spatiale de ses proies dépend d'une part des caractéristiques d'échelle de cette distribution (dimension, concentration et répartition des proies) et d'autre part de la mobilité de l'animal face à la durée de persistance des *patches* (Morse & Fritz 1982 ; Russell *et al.*, 1992).

Différents modèles mathématiques de la distribution du plancton dans son interaction avec les poissons planctonivores ont été proposés sur base d'un processus de réaction - diffusion - advection (Medvinskii *et al.*, 2002 ; Murray, 1990 d'après Turing, 1952). Les conditions environnementales, en particulier l'hydrodynamisme (courant et turbulence), ainsi que les variations de température peuvent concourir à la formation de zones à

¹⁰ A titre d'illustration, une rapide recherche dans *Google Scholar* renvoie, au moment de la rédaction pour les mots-clés indiqués, à des milliers de réponses :

- "*fish zooplankton relationship*" : 342 000 résultats ;
- "*model fish zooplankton interactions*" : 173 000 résultats ;
- "*zooplankton fishes prey predator relations patchiness*" : 19 400 résultats ;
- "*zooplankton patchiness biological drivers*" : 19 300 résultats ;
- "*fractal zooplankton*" : 4 640 résultats.

concentration variable en zooplancton (Molinero *et al.*, 2008). La propension à la dispersion intervient également dans la distribution du plancton. A ce propos, il semble que les facteurs déterminants, outre l'hydrodynamisme, soient la taille et l'abondance des organismes : plus ils sont petits et nombreux, plus loin ils pourront se disperser (Villarino *et al.*, 2018). Enfin, les interactions biologiques jouent également un rôle dans la génération de zones disparates, vers le bas du réseau trophique avec la présence de phytoplancton, et vers le haut avec la consommation par les prédateurs, tels *Chromis chromis* (Fennel, 2001).

Sur base de la disponibilité de leurs proies, les prédateurs peuvent donc adopter - ou non - une répartition spatiale particulière. Quantitativement, ceci peut s'exprimer par une relation spécifique entre la densité de proies et la densité de prédateurs (Wang *et al.*, 2010). Celle-ci est susceptible de prendre diverses formes selon les espèces et les conditions environnementales : aléatoire, linéaire, régulière ou non, voire même fractale¹¹. Concernant ce dernier point, la dimension potentiellement fractale entre la distribution des prédateurs et celle de leurs proies a en effet été rapportée, éventuellement en lien avec la nature des turbulences présentes dans le milieu (Frontier, 1987). Il convient cependant de considérer ce schéma avec prudence (Seuront, 2015). Un exemple parmi d'autres concerne les stariques minuscules¹² : leur dispersion dans le ciel semble obéir aux mêmes lois de type fractal que la distribution dans la mer du zooplancton qu'ils pourchassent (Russell *et al.*, 1992).

Dans un article de 1994, Noda *et al.* ont pour leur part étudié les *patterns* de recherche de nourriture de *Chromis chrysurus*, un Pomacentridé comme *Chromis chromis*, afin d'en identifier les stratégies sous-jacentes. Ils ont établi que *Chromis chrysurus* se nourrit de manière intermittente en fonction des fluctuations dans les *patches* de plancton. D'autres Pomacentridés ont fait l'objet de recherches similaires avec comme conclusion une relation directe entre densité et consommation de zooplancton par les poissons-demoiselles (Bray 1981 ; Hobson & Chess, 1976, 1978 ; Pinnegar & Polunin, 2006 ; Swerdloff, 1970).

¹¹ Selon le schéma fractal, une même géométrie de distribution des proies et prédateurs se répéterait à plusieurs niveaux, proportionnellement identique depuis les grandes jusqu'aux petites échelles (Gleick, 2021 ; Mandelbrot & Frame, 1987).

¹² *Aethia pusilla* : petit oiseau marin de l'arc des Aléoutiennes et de la mer de Béring (Major *et al.*, 2013).

En ce qui concerne plus spécifiquement *Chromis chromis*, Leitner et Nguyen, en 2016 ont apporté des éléments d'information sur les *patterns* de distribution du *Chromis chromis* vis-à-vis de ses proies, indiquant une relation possible entre les densités de castagnoles et du zooplancton. L'insuffisance de l'échantillonnage et le manque de définition spatiale n'ont cependant pas permis d'obtenir de conclusions définitives.

Non seulement la distribution spatiale des proies est un élément susceptible d'expliquer le comportement du prédateur qui nous intéresse ici, à savoir le *Chromis chromis*, mais un autre facteur d'intérêt devra retenir notre attention. En effet, le type et la taille des proies disponibles sont également des paramètres cruciaux dans le comportement des prédateurs. Nous nous référons à cet égard à l'étude de Werner & Hall en 1974 sur le crapet arlequin *Lepomis macrochirus* qui adapte sa façon de s'alimenter en fonction de la disponibilité des daphnies dont il se nourrit, devenant de plus en plus sélectif sur leur taille en cas de grande abondance.

Objectifs particuliers

Notre étude vise donc à analyser la manière dont *Chromis chromis* se répartit dans ses territoires de prédilection avec un intérêt particulier pour les comportements alimentaires. En particulier, nous désirons vérifier s'il est possible de dégager des *patterns* de distribution en fonction de la répartition des proies. Spécifiquement, nous nous sommes attachés à investiguer les points suivants :

- comment *Chromis chromis* occupe-t-il son espace et de quels facteurs écologiques cette occupation spatiale dépend-elle ? En particulier, la densité de plancton (dans l'espace et dans le temps) est-elle un facteur prédominant ?
- la répartition et la taille du zooplancton jouent-t-elles un rôle particulier dans la stratégie d'alimentation de *Chromis chromis* ?
- existe-t-il un ordre/un motif remarquable entre la répartition de *Chromis chromis* et du plancton ? Y a-t-il une corrélation entre présence de *Chromis chromis* et de plancton (dans l'espace, dans le temps, pendant et en dehors des périodes de repas) ?

Matériels et méthodes

Type d'expérimentations prévues

Nous désirions vérifier une éventuelle corrélation entre la présence de *Chromis chromis* et la densité du zooplancton. Nous avons donc effectué une série de relevés en mer, et ce en visant une résolution spatiale la plus fine possible. En complément de ces relevés, des observations en aquarium sur ses réactions en situation de prise de nourriture ont également été réalisées. Le travail a donc comporté trois volets complémentaires (les deux premiers étant synchrones) :

1. Estimation de la densité des castagnoles

Méthode : comptage par estimation en plongée, déplacement le long du transect choisi, en parallèle avec l'évaluation de la distribution du zooplancton.

2. Mesure de la distribution du zooplancton

Méthode : mesure de la densité du zooplancton à l'échelle locale (résolution spatiale de l'ordre de quelques m³, ou moins).

3. Observations en aquarium

Méthode : en aquarium, observations qualitatives d'un échantillon d'individus en train de se nourrir.

Le travail s'est étalé sur plusieurs mois, lors de quatre campagnes successives : en avril, en période de bloom planctonique¹³, puis en mai, juin et juillet. La dernière campagne a été combinée au stage du cours "Etude des océans et gestion du littoral" accessible aux étudiants de la Faculté des Sciences et a servi de cadre aux exercices pratiques pour les

¹³ Cette première campagne a malheureusement dû être écourtée pour raisons impérieuses extérieures au cadre de l'exercice.

étudiants qui ont ainsi contribué aux prises de mesures sur les transects et aux observations des *Chromis chromis* en aquarium.

Méthode d'estimation de la densité des castagnoles

Le nombre de *Chromis chromis* est habituellement estimé visuellement ou via la vidéo sous-marine selon des méthodes bien connues (Brock, 1954 ; Colton & Swearer, 2010 ; Heine, 1999 ; McCormick & Choat, 1987).

En début de campagne, des plongées d'entraînement comparant les estimations visuelles et le comptage par vidéo ont permis de calibrer le recensement. L'expérience montre que les deux méthodes donnent rapidement des résultats convergents, avec une légère surestimation pour le comptage visuel (Devleeschouwer, 2019). Il convient surtout de garder une bonne cohérence d'un essai à l'autre.

En pratique, dans notre cas, il s'est agi de délimiter virtuellement un cube d'un mètre de côté et d'estimer le nombre d'individus contenu dans ce volume de référence. Le volume des bancs faisait également fait l'objet d'une estimation visuelle.

Une stratégie d'échantillonnage a été établie :

- mesures suivant un transect général identique pour chaque série d'échantillonnage : le long de la côte à la sortie ouest du port de Stareso ;
- mesures ciblées sur les bancs de *Chromis chromis* ;
- mesures sur un site particulier mais à différentes heures du jour.

Les mesures ont été effectuées dans la même zone (représenté en rouge sur la Photo 3), sur une longueur de 150 m dans une direction SW-NE, le long de la côte à l'extérieur du port de Stareso¹⁴, à la limite entre zones rocheuses et herbiers de posidonies et ce à différentes périodes du jour : préférentiellement au petit matin d'une part et en début d'après-midi d'autre part. Elles ont été effectuées le plus souvent depuis la surface, en palmes-masque-

¹⁴ Coordonnées : extrémité 1 : 42°34'49.77" N - 8°43'30.00" E ; extrémité 2 : 42°34'53.58" N - 8°43'34.02" E

tuba (PMT) pour des raisons de facilité logistique. Un second transect¹⁵ a été étudié en complément lors de la campagne de juillet, pendant le stage étudiant. Il est représenté en jaune sur la Photo 3.

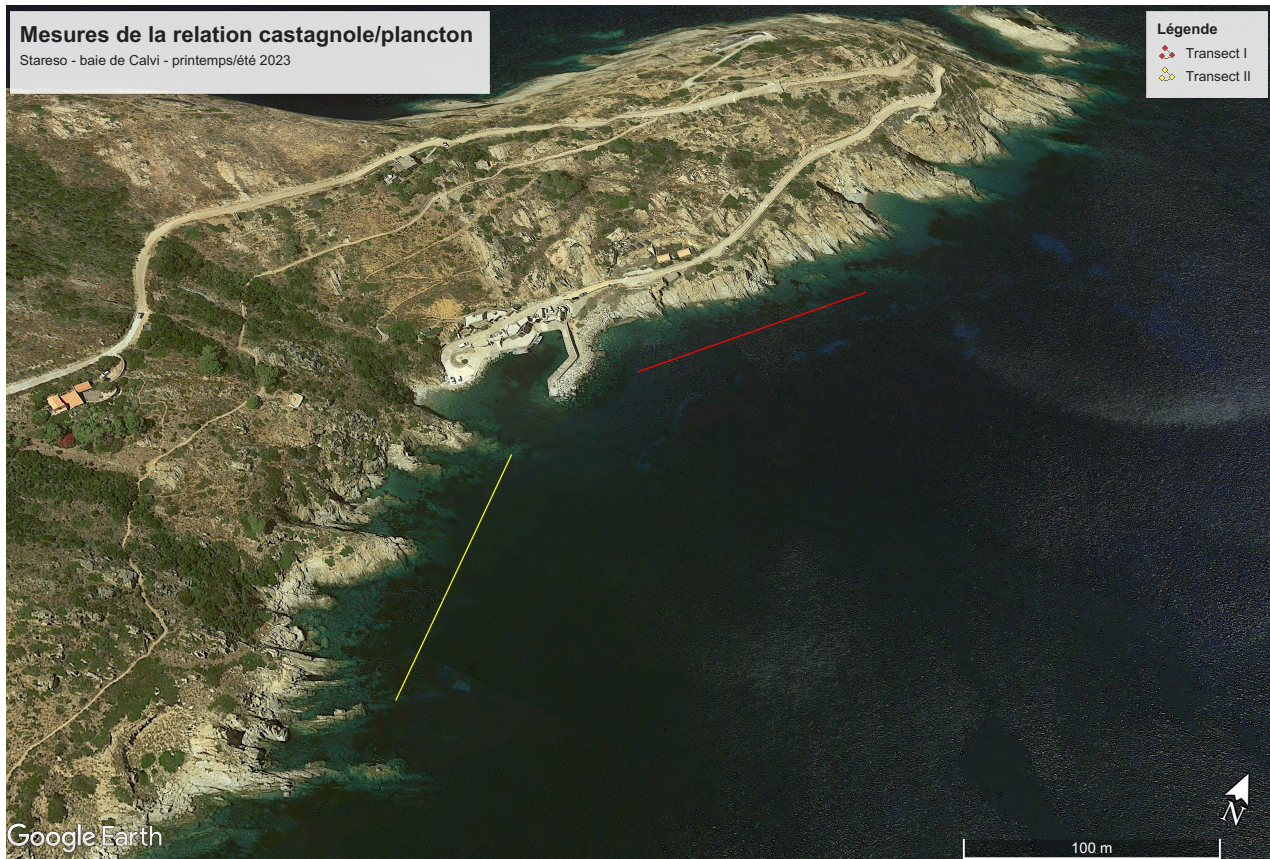


Photo 3 : zone de prises de mesures le long de la côte à l'ouest du port de Stareso, sur des extensions de 150 m visualisées par les lignes rouge et jaune. Photo adaptée de Google Earth Pro.

¹⁵ Coordonnées : extrémité 1 : 42°34'46.94" N - 8°43'28.68" E ; extrémité 2 : 42°34'45.53" N - 8°43'29.05" E

Méthode de récolte et de mesure du plancton

La méthode d'échantillonnage classique, par large filet tracté par bateau sur plusieurs dizaines de mètres (Dussart, 1949 ; Razouls & Razouls, 1976), ne semble pas, *a priori*, la mieux adaptée aux échelles visées dans notre travail (Leitner & Nguyen, 2016 ; Michel *et al.*, 2010).

Nous nous sommes donc basé sur une autre méthode, utilisant un petit filet à plancton (Photo 4) entraîné par un nageur/plongeur sur de courtes distances. Les échantillons sont recueillis au filet à plancton de poste en poste, en surface ou à différentes profondeurs dans la colonne d'eau.



Photo 4 : filet à plancton.

En plongée, le filet est poussé devant lui par un premier plongeur sur une longueur de 5 m tandis qu'un second plongeur assure la sécurité en surface et recueille les échantillons. En surface, un nageur seul peut opérer le système.

Le contenu du réservoir récepteur à l'extrémité du filet est vidé dans un flacon numéroté juste après la mesure puis, de retour au sec au laboratoire dans la demi-heure, le zooplancton capturé est filtré sur une toile de 150 μm et compté au microscope binoculaire. Une petite loupe d'horloger (grossissement de 60x) peut être utilisée pour un décompte approché rapide.

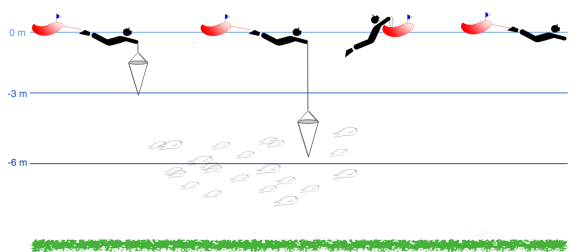


Figure 1 : procédure de récolte du plancton au filet par traits verticaux.

La même procédure peut être appliquée verticalement le long la colonne d'eau, en remontant le filet de -5 m jusqu'à la surface (Figure 1). La récolte peut se faire le long d'un transect ou dans des zones particulières choisies en fonction de la présence de *Chromis chromis*.

Matériel

Filet à plancton

Le filet utilisé est un filet de marque KC Denmark, de maille 200 μm , d'une ouverture d'un diamètre de 25 cm et muni d'un collecteur métallique (Photo 4).

Les premiers essais en Corse ont permis de déterminer la configuration la plus ergonomique pour la prise d'échantillons. Le montage retenu s'articule autour d'un petit radeau gonflable utilisé par les chasseurs sous-marins (Photo 5). Le petit matériel trouve place dans le radeau.



Photo 5 : radeau servant de plateforme pour la prise d'échantillons.

Alternatives au filet à plancton

En complément du traditionnel filet à plancton (utilisé ici sur une distance réduite) nous avons voulu tester d'autres méthodes dans le but d'obtenir une résolution spatiale encore plus fine. Nous avons donc réalisé deux appareils alternatifs, faits de tubes collecteurs alimentés par l'air comprimé d'une bouteille de plongée.

Le premier modèle est inspiré de la bouteille Niskin et du piège à plancton de Schindler-Patalas (Queensland, 2019) : le volume d'eau échantillonné est enfermé dans le tube grâce à des bouchons amovibles ; l'eau est ensuite expulsée par l'air comprimé à travers un filtre (Figure 2). Le volume filtré est fixe et correspond à celui de l'appareil.

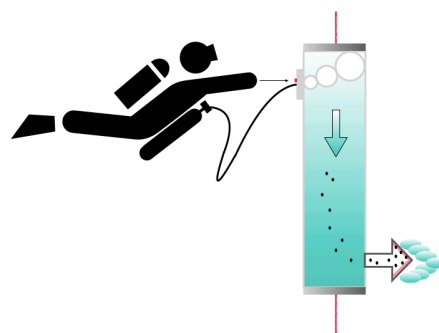


Figure 2 : tube de type "bouteille".

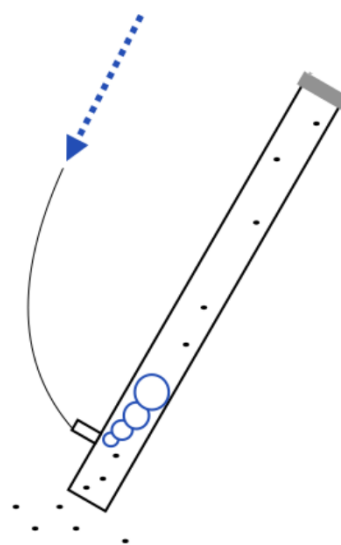


Figure 3 : tube de type "airlift".

Le second modèle est une suceuse de type "airlift" (Poulet & Barincou, 1993 ; Reinemann *et al.*, 1990). Ici, l'eau est aspirée par la succion générée par l'air comprimé injecté dans le tube. L'eau est chassée vers le haut à travers un filtre (Figure 3). Le volume filtré est variable selon le temps de succion. Il peut être utilisé aussi bien en surface qu'en plongée. Un bloc de plongée de 5 litres servant à alimenter les tubes collecteurs en air comprimé est placé sous le radeau, comme une quille (Photo 6).

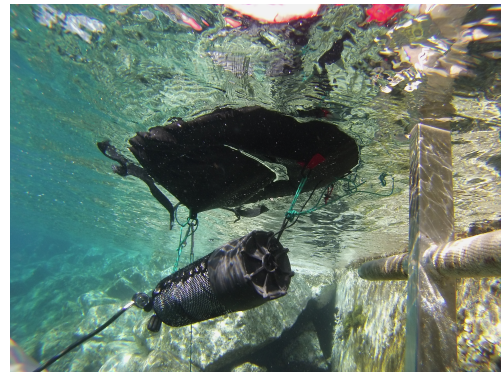


Photo 6 : bloc de plongée sous le radeau.

Construction

Nous avons utilisé autant que possible des tubes de PVC sanitaire de rebut ainsi que des inflateurs récupérés sur du matériel de plongée déclassé. Le tube "bouteille" est constitué de sections de 200 mm de diamètre, pour une hauteur de 80 cm et un volume utile de ~25



Photo 7 : tube de type "bouteille".

litres (Photo 7). Ce volume autorise en principe la capture de ~125 individus par prise pour une densité planctonique de 5000 individus par m³.



Photo 8 : tube de type "airlift".

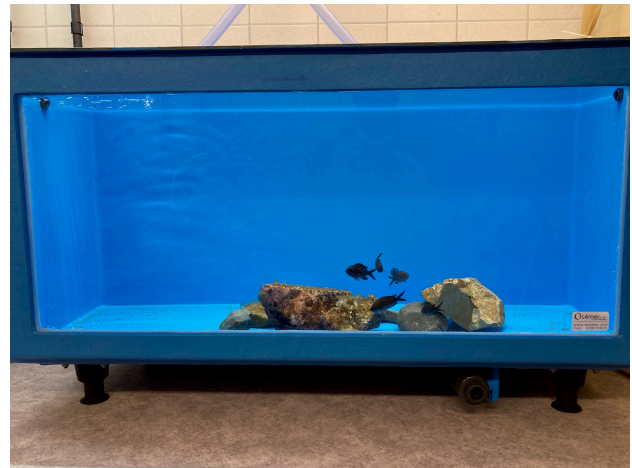


Photo 9 : porte-filtre, design initial.

De son côté, le tube "airlift" mesure 1 m de longueur pour un diamètre de 80 mm (Photo 8). Le premier prototype de filtre est un simple voile de nylon (mailles de 150 μ m) placé sur un support grillagé porté par un bouchon en PVC évidé et vissé sur les tubes (Photo 9). Ce modèle sera modifié après les premiers essais en mer.

Prise de nourriture : observations en aquarium

Nous avons mis en eau deux aquariums d'une contenance de 360 litres chacun, alimentés en continu par de l'eau de mer directement pompée dans le port. Le premier a reçu un groupe d'une trentaine de juvéniles, le second un groupe de six adultes (Photos 10.a et 10.b). Des roches pouvant servir de refuge ont été placées au fond du second aquarium.



Photos 10.a et 10.b : aquariums d'observation du nourrissage de *Chromis chromis* (contenance : 360 litres) - L'aquarium de gauche contient une trentaine de juvéniles ; celui de droite, six adultes.

Les individus ont été capturés à l'épuisette (pour les juvéniles) et au filet (pour les adultes) par les étudiants en stage. Un essai de capture en utilisant de l'huile de clou de girofle comme anesthésique (Chanseau *et al.*, 2002) a également été tenté, sans succès.

Le comportement des individus capturés a été observé et filmé en diverses situations par les étudiants pendant quatre jours, avec une attention particulière apportée aux épisodes d'apport de nourriture :

- nourriture fraîche peu concentrée : zooplancton pêché au petit filet dans le port de Stareso) ;
- nourriture fraîche très concentrée : zooplancton pêché au grand filet dans la baie de Calvi) ;
- nourriture variée : pain, crustacés de grande taille (plusieurs millimètres) ;
- nourriture isolée dans un bocal transparent, visible mais inaccessible.

Représentativité des mesures quantitatives

Biais de mesure

Les *Chromis chromis* sont comptés par estimation visuelle : l'erreur de mesure est fortement liée à l'entraînement de l'opérateur. En ce qui concerne la mesure du plancton, le comptage au binoculaire peut être fort précis. Mais par la nature même de l'étude où nous cherchons à nous concentrer sur de petites échelles, le nombre d'individus capturés est souvent faible, ce qui peut amplifier l'erreur relative si le protocole est appliqué de manière inconstante.

Risque d'échantillonnage

La représentativité d'une mesure par échantillonnage est évaluée en calculant une marge d'erreur en fonction du nombre de prélèvements disponibles¹⁶. En pratique, la marge d'erreur sera calculée en utilisant un calculateur de taille d'échantillon, libre d'accès sur Internet (Checkmarket, 2023).

Compte tenu des restrictions inhérentes aux conditions de l'étude et aux imprécisions des mesures, nous considérerons comme acceptable une marge d'erreur de moins de 20% pour un niveau de confiance de 95%. En effet, nous n'estimons pas utile de viser une erreur d'échantillonnage exagérément faible alors que le biais de mesure est potentiellement relativement élevé.

On notera l'absence de barres d'erreurs sur les graphiques. Elles n'ont pas beaucoup de signification dans la mesure où nous ne cherchons pas à établir la validité d'une relation présumée mais seulement à identifier une corrélation éventuelle. Qui plus est, elles rendraient tous les graphiques complètement illisibles. Nous les avons donc volontairement omises.

¹⁶ Lors d'une mesure par échantillonnage, la valeur réelle recherchée est comprise dans un intervalle de confiance centré sur la moyenne de la valeur mesurée $[\underline{x}_e - t \sigma(\underline{x}_e), \underline{x}_e + t \sigma(\underline{x}_e)]$ où \underline{x}_e est la mesure moyenne, σ l'écart-type calculé selon $\sigma(\underline{x}_e) = \sigma_{\text{pop}}/\sqrt{n}$, n la taille de l'échantillon et t une représentation du niveau de confiance (Lamat, 1962). Ceci en faisant l'hypothèse que les phénomènes à étudier suivent la loi de distribution normale, ce qui est le cas pour de grandes populations (Israel, 1992).

Résultats

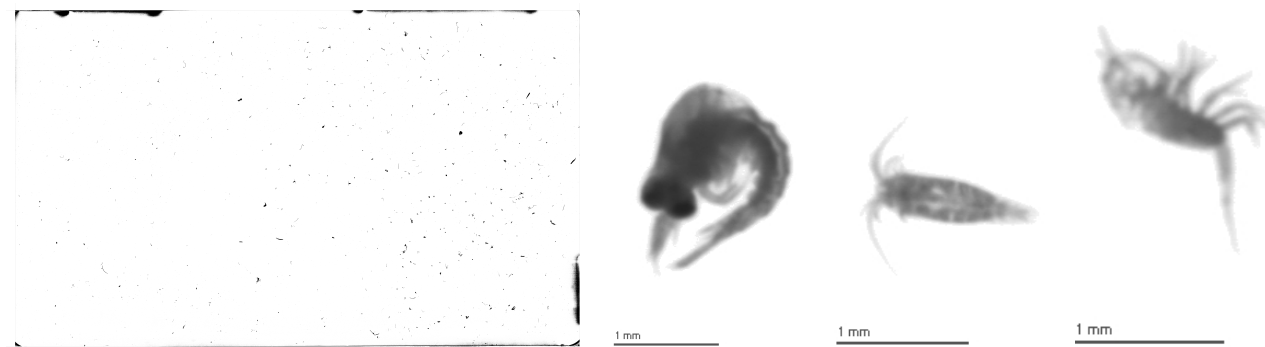
Partie 1 : Mise au point du protocole de capture du plancton

Petit filet à plancton

Un filet de 25 cm de diamètre d'ouverture, comme celui dont nous disposons, tracté sur un trajet de 10 m (5 m) peut filtrer jusqu'à 490 L (245 L) d'eau. Une simple règle de trois permet de transformer le nombre d'objets recueillis en densité.

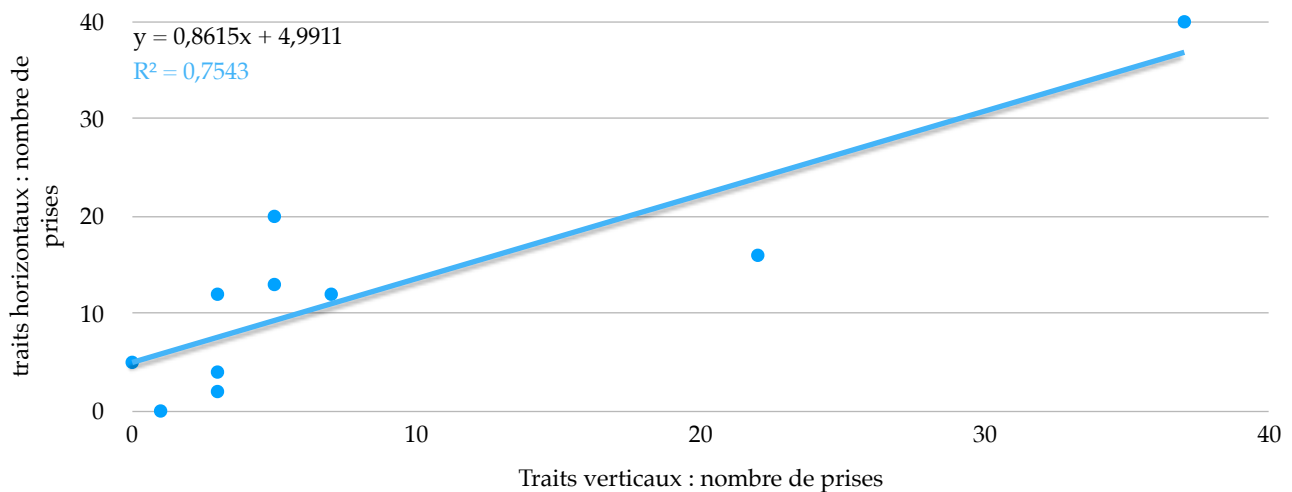
Un essai au milieu du port, le 24 avril pendant la période de bloom de printemps, a permis de récolter trois échantillons à analyser au *ZooScan* (Jalabert, 2021). Avec en moyenne 224 objets ramenés, la densité pouvait être estimée ce jour-là et à cet endroit à au moins 600 objets par m³ (Photos 11.a à 11.d).

Parmi ces objets, nous avons identifié une proportion de 25 % de zooplancton grâce à la visualisation permise par le logiciel associé, le reste consistant principalement en des débris végétaux accumulés dans le port.



Photos 11.a à 11.d - de gauche à droite : exemple d'un échantillon scanné au *ZooScan* (a) et divers objets repérés et agrandis par le logiciel associé : un malacostracé (b) et deux copépodes (c et d).

Certaines mesures ont été effectuées en tractant le filet à l'horizontale, puis à la verticale. Une comparaison entre les deux méthodes de prise d'échantillons (Graphique 2) indique une corrélation significative ($R^2 = 0,75$). Une relation linéaire ($y = 0,9 x + 5$) peut donc être utilisée pour mettre en équivalence les mesures faites selon les deux méthodes.



Graphique 2 : corrélation entre les traits verticaux et horizontaux.

Dès lors, nous pouvons réserver les relevés horizontaux aux situations où le banc est proche de la surface et les relevés verticaux pour les cas où le banc est plus près du fond. L'équation de correspondance montre que la correction n'est perceptible que pour les faibles densités.

Equipements alternatifs : historique des essais

Afin de vérifier la validité du principe de fonctionnement des appareils alternatifs de récolte du plancton, nous avons procédé aux essais des premiers prototypes de manière qualitative, dans un petit bassin d'eau douce de faible profondeur.

Les deux systèmes ont fonctionné, comme en témoigne la quantité d'algues recueillies sur le voile filtrant (Photo 12) mais avec des différences marquées entre les deux tubes.

Les premiers essais montrent que le tube "bouteille", assez encombrant, est d'un emploi peu aisé. La quantité d'air utilisée pour chasser l'eau du tube est plus importante qu'anticipé : le filtre qui se colmate progressivement crée une perte de charge importante en s'opposant à l'évacuation de



Photo 12 : filtre chargé après essai.

l'eau, avec en corollaire une augmentation de la pression de l'air dans le tube et une vidange incomplète. La pression est naturellement limitée à celle que peut délivrer l'étage intermédiaire du détendeur de la bouteille de plongée (~6 à 8 bars), pression que les tubes en PVC sanitaire sont capables de soutenir. Néanmoins, l'ajout d'une valve de surpression est envisageable. Notons que ce premier prototype a été construit de manière *ad hoc* sur base d'une paire de sections de coudes de récupération. Il devrait pouvoir être simplifié et rendu plus ergonomique en utilisant un tube droit de grand diamètre.

De son côté, le tube "airlift" s'est révélé d'un emploi assez facile, seulement limité par la nécessité de le maintenir bien droit et de doser avec précision la quantité d'air injecté pour éviter les débordements par l'ouverture inférieure. Il devrait en outre avoir l'avantage de pouvoir être utilisé à n'importe quelle profondeur alors que le tube "bouteille", dont la flottabilité est élevée, ne peut être vidé qu'en surface.



Photos 13.a à 13.c : essais préliminaires en milieu naturel (Zélande). Crédit photos : Daniel Culot.

Avant le départ pour la Corse, et après avoir corrigé quelques défauts d'étanchéité et d'ergonomie, les essais se sont poursuivis en Zélande (Photos 13.a à 13.c).

L'eau étant peu chargée en matières en suspension, les tubes se sont comportés sans problème apparent : le phénomène de colmatage du filtre ne sera pas rédhibitoire dans le milieu oligotrophe méditerranéen. Les essais ont cependant montré que le mode d'injection de l'air comprimé dans le tube "airlift" n'est pas neutre : un excès d'air sature rapidement le tube.

Les essais ont rapidement confirmé les difficultés d'utilisation du tube "bouteille", qui deviennent insurmontables dès que la mer s'agite un peu. Son usage sera donc rapidement abandonné.

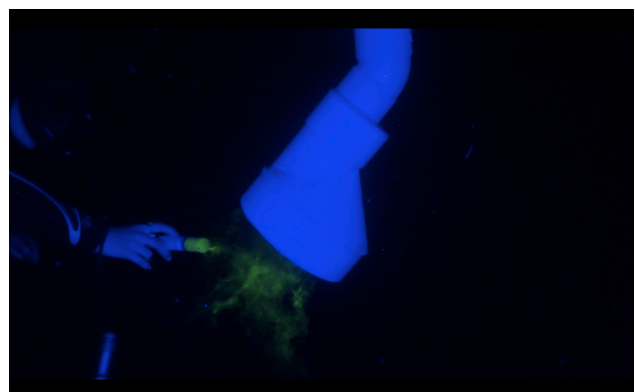
La procédure de récupération des échantillons capturés sur le filtre a également été testée. Le système de filtre initialement prévu s'est malheureusement révélé inefficace pour capturer le zooplancton. Alors que débris, phytoplancton et autres végétaux sont efficacement retenus sur la gaze filtrante, il est apparu que le zooplancton reste libre des mailles du filtre dont il s'échappe rapidement avant de pouvoir être récupéré.

D'autres configurations ont donc été testées : ici, la toile filtrante n'est plus placée à plat sur un porte-filtre mais déployée en chaussette à la sortie du tube, comme dans un piège de Schindler-Patalas. A la fin de la prise d'échantillon, la chaussette est fermée à l'aide d'une cordelette et le contenu reste piégé au fond. Là, un clapet anti-retour est inséré au sommet du tube, avant la toile filtrante. Enfin, un collecteur fermé par une vanne est installé en bout de tube (Photo 14).



Photo 14 : adjonction d'une vanne avant le pot collecteur, à la sortie du tube *airlift*.

C'est cette dernière configuration, la plus pratique à l'usage, qui a été retenue. En outre, un pavillon conique a été ajouté à l'entrée du tube afin de canaliser les objets et limiter les possibilités de fuite du plancton (Photos 15 et 16).



Photos 15 et 16 : visualisation de l'aspiration grâce à la fluorescine. Crédit photo 16 : Aubin Woehrel.

Le volume aspiré par le tube "*airlift*" dépend du débit d'air injecté. En considérant un débit maximum de l'inflateur de ~ 240 L/min, soit 4 L/s, il faut, en première approximation, environ une seconde à l'air pour déplacer le volume d'eau contenu dans le tube *airlift*.

Nous pouvons donc envisager un cycle de 30 à 60 secondes pour obtenir un volume d'eau échantillonnée de l'ordre de 200 L, pour comparaison avec les mesures au filet. Avec notre bouteille de 5 L gonflée à 200 b, nous disposons donc d'une réserve d'air suffisante pour prélever une demi-douzaine d'échantillons.

Protocole choisi

A l'usage, il est apparu que l'aspiration du tube "*airlift*" est relativement efficace mais le nombre d'individus pris au piège reste moins élevé qu'au filet (dans un rapport de 5 à 20 pour l'essai le plus favorable). Nous avons donc finalement choisi d'effectuer les prélèvements au petit filet, solution simple et aisément praticable en PMT.

Partie 2 : Prélèvements et mesures

Au total, plus de 130 points de données (couples "densité de plancton" vs "densité de castagnoles") ont été relevés au cours de quatre campagnes de mesures à la station de Stareso, d'avril à juillet.

Première campagne

Les premières prises de mesure ont été effectuées le 25 avril, pendant le *bloom* planctonique printanier lors d'un court séjour à la station de Stareso.

Nous avons utilisé le petit filet à plancton, en plongée-bouteille à l'extérieur du port, le long du transect d'essai, à 5 m au dessus d'un fond rocheux, au milieu des bancs de *Chromis chromis*. Les trois premières mesures sont rapportées dans le Tableau 1.

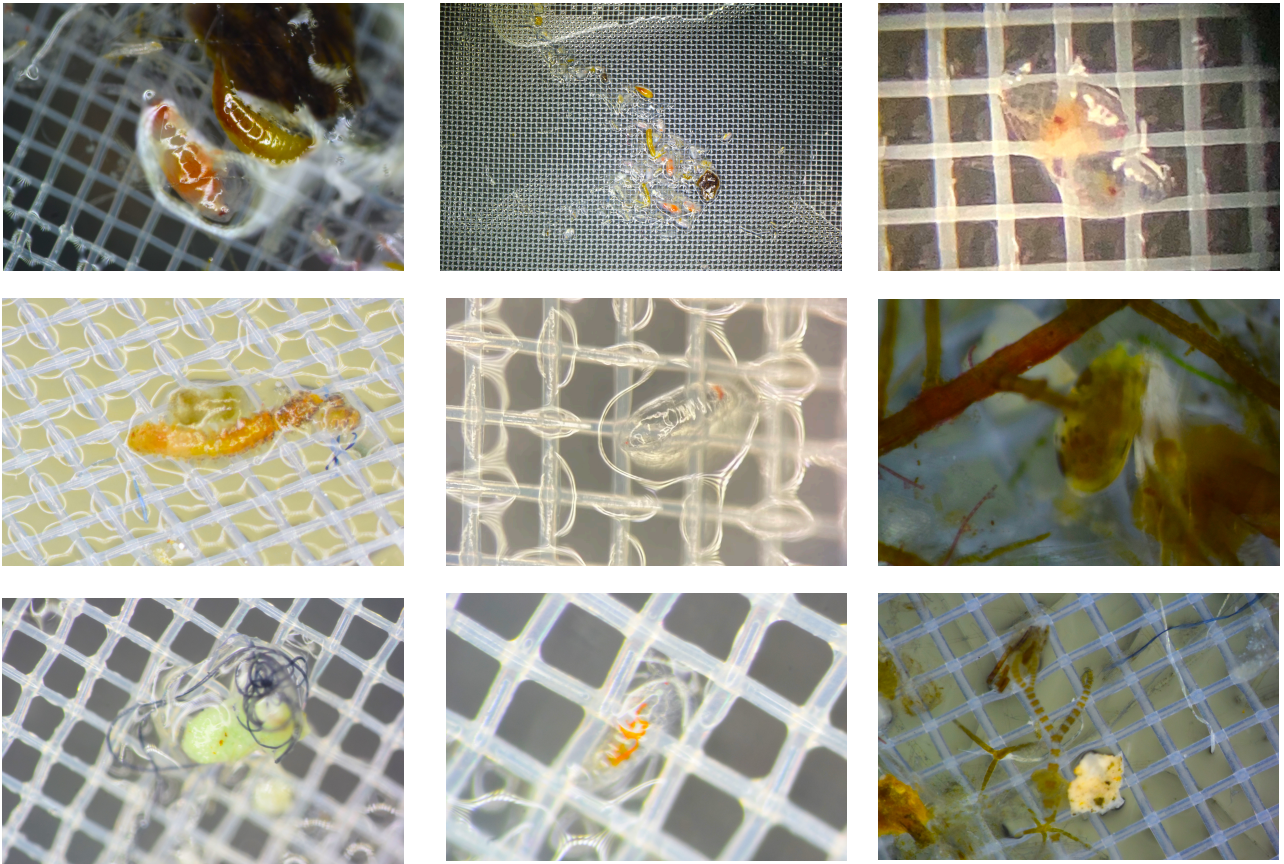
Tableau 1 : premières mesures quantitatives

Nombre estimé de castagnoles dans le banc visité	Nombre de copépodes capturés	Densité de copépodes /m ³
~0	~50	102
~500	~180	367
~200	~150	306

Parmi les objets récoltés, on reconnaît, entre autres (Photos 17.a à 17.i) :

- (a) deux copépodes ;
- (b) un ensemble de copépodes ;
- (c) deux copépodes calanoïdes ;
- (d) un fragment d'annélide polychète ;
- (e) un copépode calénoïde ;
- (f) un ostracode ;

- (g) un annélide entortillé dans une fibre de plastique ;
- (h) un copépode ;
- (i) des morceaux d'algue.



Photos 17.a à 17.i - de gauche à droite et de haut en bas : exemples de spécimens de plancton récoltés lors des différentes prises d'échantillons. La trame du filtre donne l'échelle (150 μm par maille).

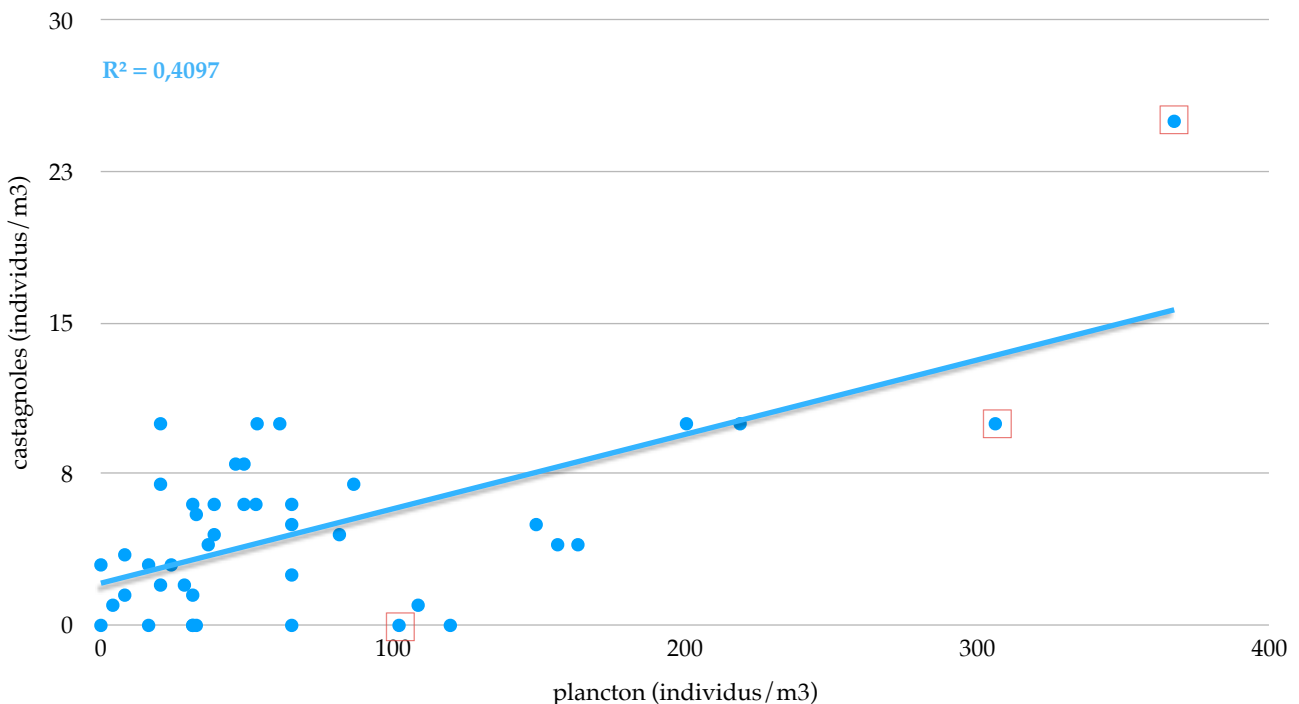
Deuxième campagne

Une deuxième série de mesures a été effectuée en PMT durant la semaine du 21 au 26 mai. On notera que si les premières mesures ont été prises en pleine période de *bloom* de printemps, pour la deuxième série, le *bloom* était en train de se terminer (Graphique 1).

Le tableau complet des mesures est présenté en Annexe 1. En examinant ce tableau, on constate tout d'abord que le long du transect, le nombre de bancs de *Chromis chromis* varie généralement entre quatre et six, selon le moment de la mesure.

Une correction a été apportée aux chiffres bruts pour tenir compte du mode de prise d'échantillons (trait de filet vertical ou horizontal). Les résultats ont été synthétisés sous forme de graphiques (Graphiques 3, 4 et 5).

On constate une faible corrélation d'ensemble entre densité planctonique et densité de *Chromis chromis* (Graphique 3).

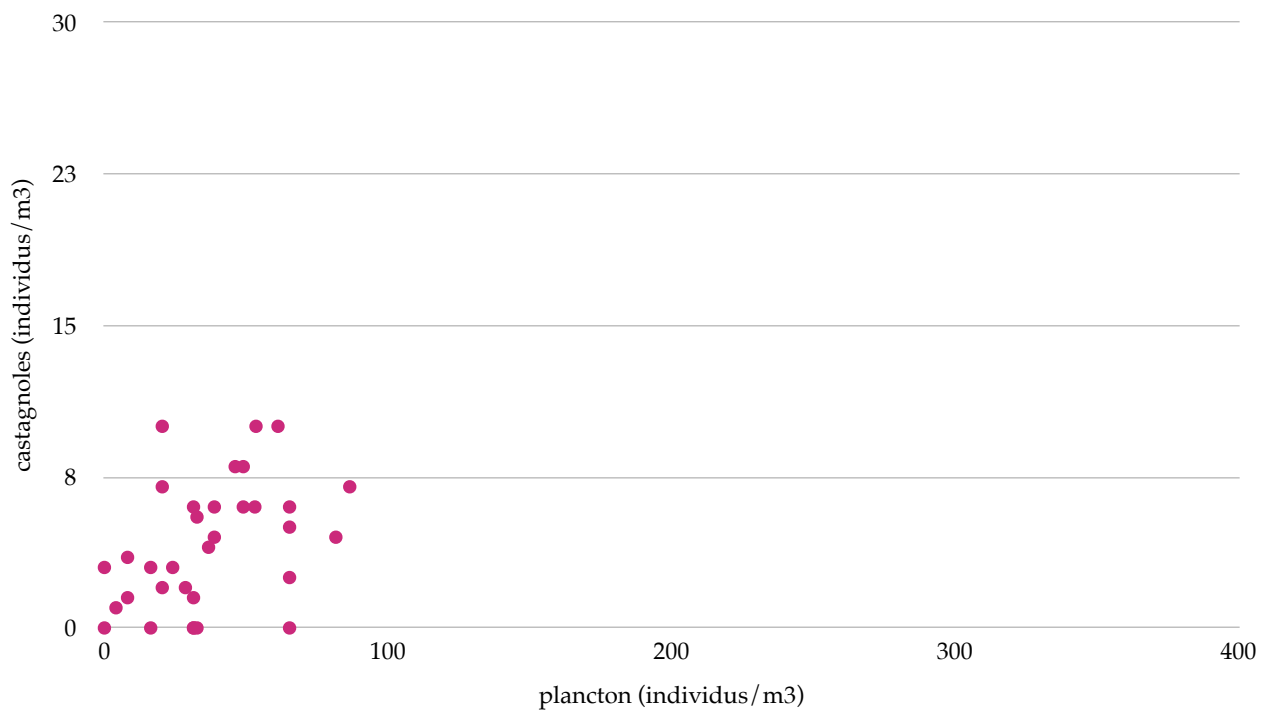


Graphique 3 : présence de castagnoles par rapport au plancton (mesures corrigées) lors de la campagne d'avril/mai ; les points entourés d'un carré rouge désignent les trois mesures faites pendant le bloom.

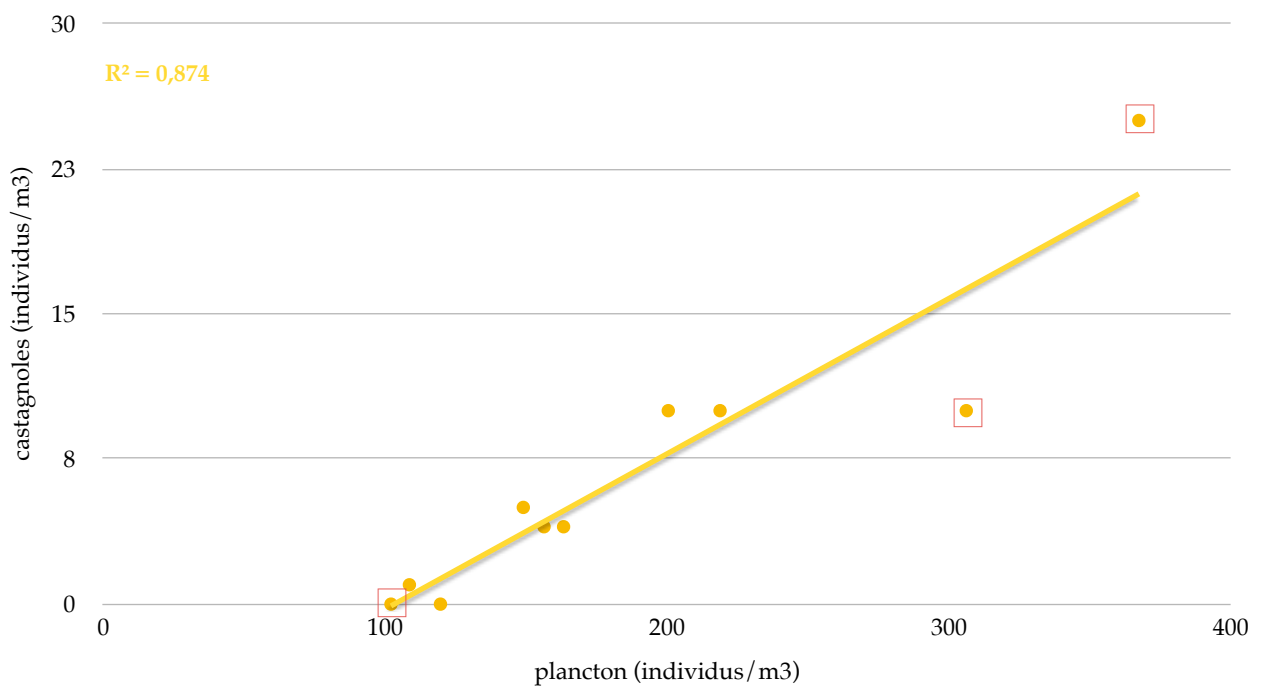
Pour les zones à faible densité planctonique, la distribution des *Chromis chromis* est pratiquement aléatoire : le coefficient de corrélation linéaire est très faible, avec un R² de 0,18 (Graphique 4).

Pour les zones à forte densité planctonique, au-delà de 100 individus/m², on constate une corrélation forte avec la densité de *Chromis chromis*, avec un R² de 0,87 (Graphique 5).

Ces résultats seront analysés en détail dans le chapitre "Discussion".



Graphiques 4 : présence de castagnoles en fonction de la densité en plancton (mesures corrigées) en situation de faible abondance planctonique (campagne d'avril/mai).



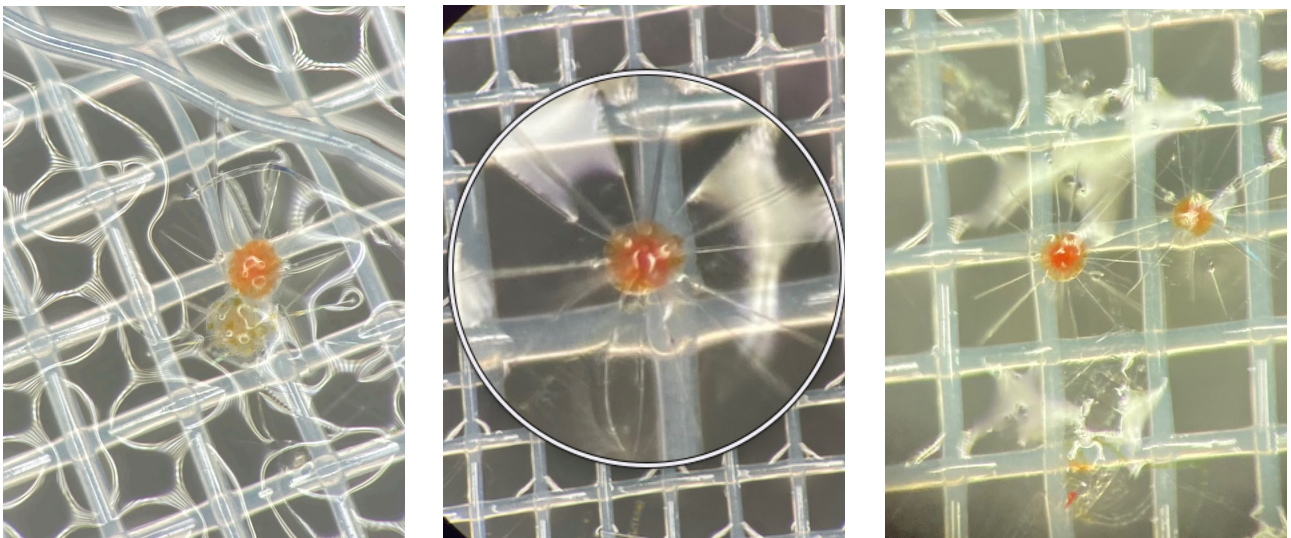
Graphiques 5 : présence de castagnoles en fonction de la densité en plancton (mesures corrigées) en situation de forte abondance planctonique (campagne d'avril/mai).

Troisième campagne

Une troisième série de prélèvements a eu lieu du 8 au 11 juin. De manière générale, la densité moyenne de zooplancton dans la baie montre un rebond, étant légèrement plus élevée que lors de la deuxième campagne sans toutefois approcher les niveaux atteints pendant le *bloom*¹⁷.

Tout d'abord, un premier échantillon a été analysé au *ZooScan* à titre de référence et a montré une densité de l'ordre de 150 objets par m³ dans la zone, et une composition de 9% de copépodes seulement (le reste étant composé d'autres organismes zooplanctoniques, de phytoplancton, de débris de végétaux, d'algues et de microplastiques).

Les prélèvements quotidiens montrent pour leur part une présence significative de radiolaires¹⁸, non détectés lors des premières campagnes (Photos 18.a à 18.c), allant parfois jusqu'à 30% des objets récoltés.

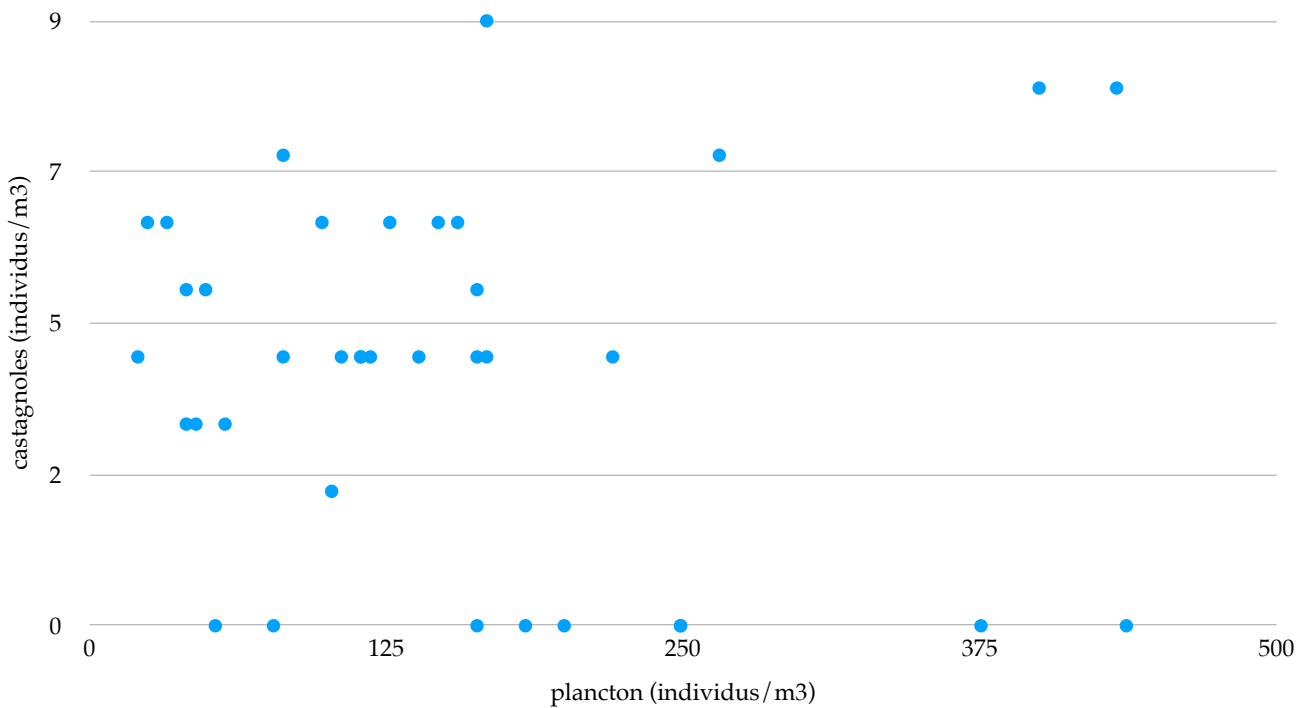


Photos 18.a à 18.c : exemples de spécimens de radiolaires vus à la loupe binoculaire. La trame du filtre donne l'échelle (150 μm par maille).

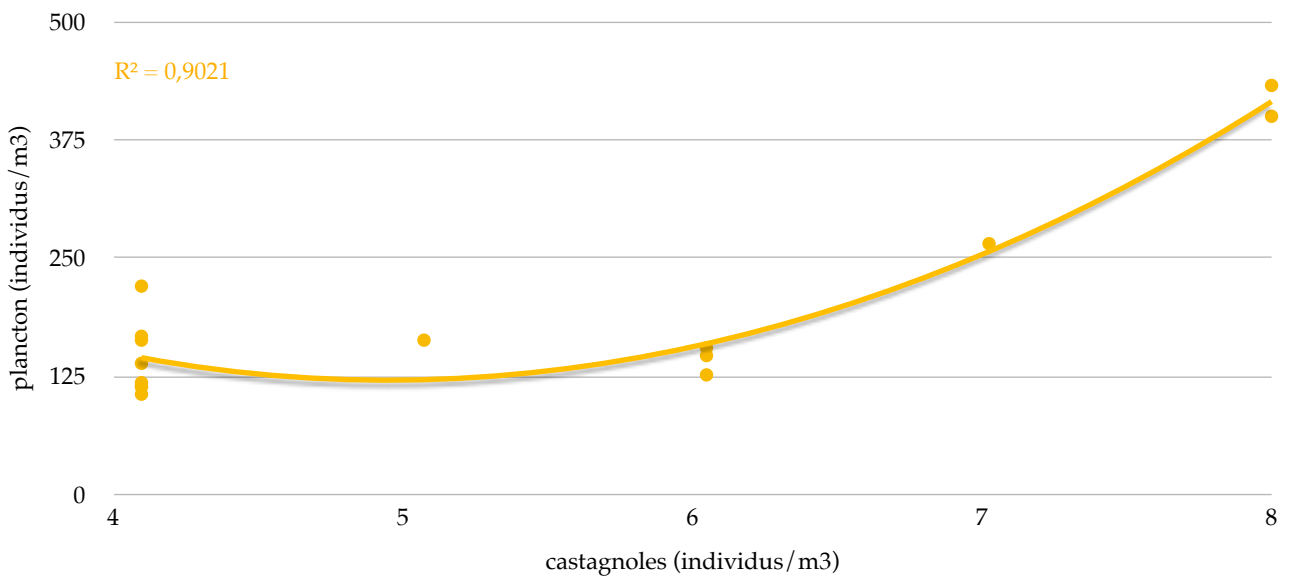
¹⁷ Mesure dans la baie, avec le grand filet : niveau du bio-volume planctonique remonté à 30 en juin contre 24 lors de la deuxième campagne (voir Graphique 1).

¹⁸ Règne : Protozoa ; Phylum : Sarcomastigophora ; Sous-phylum : Radiolaria (WoRMS, 2022).

Les résultats présentés ci-dessous montrent une également une distribution aléatoire pour les zones à faible densité planctonique (Graphique 6) et une relation particulière dans les zones à forte densité planctonique (Graphique 7) qui sera analysée plus en détail au chapitre suivant.



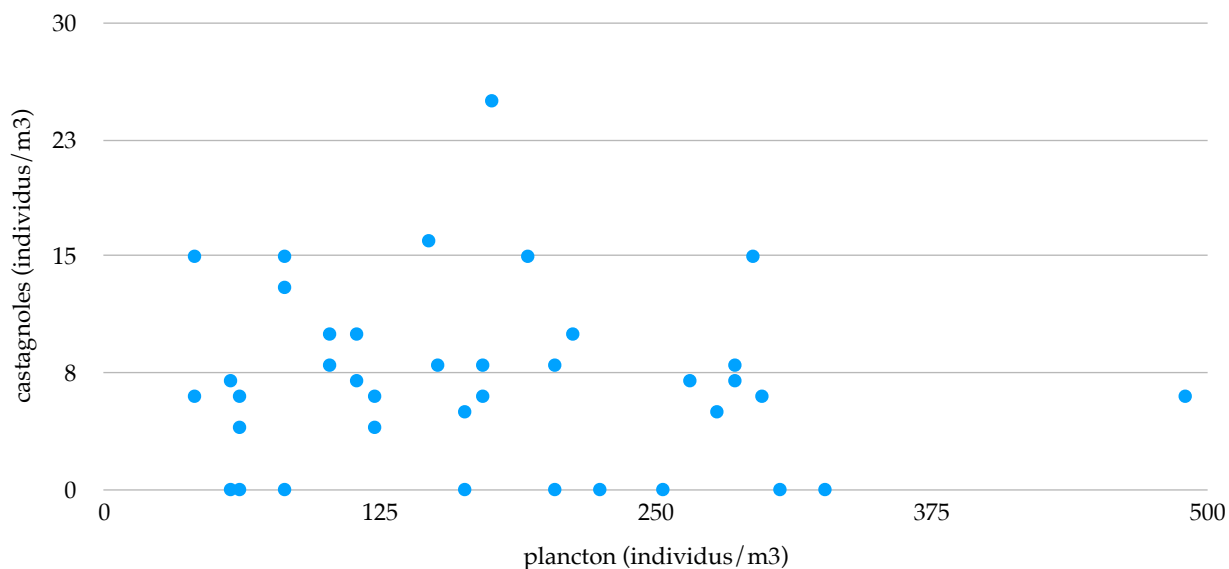
Graphique 6 : présence de castagnoles par rapport au plancton (mesures corrigées) lors de la campagne de juin.



Graphique 7 : présence de castagnoles en fonction de la densité en plancton en situation de forte abondance planctonique (campagne de juin). NB : les axes sont inversés par rapport à ceux du Graphique 6.

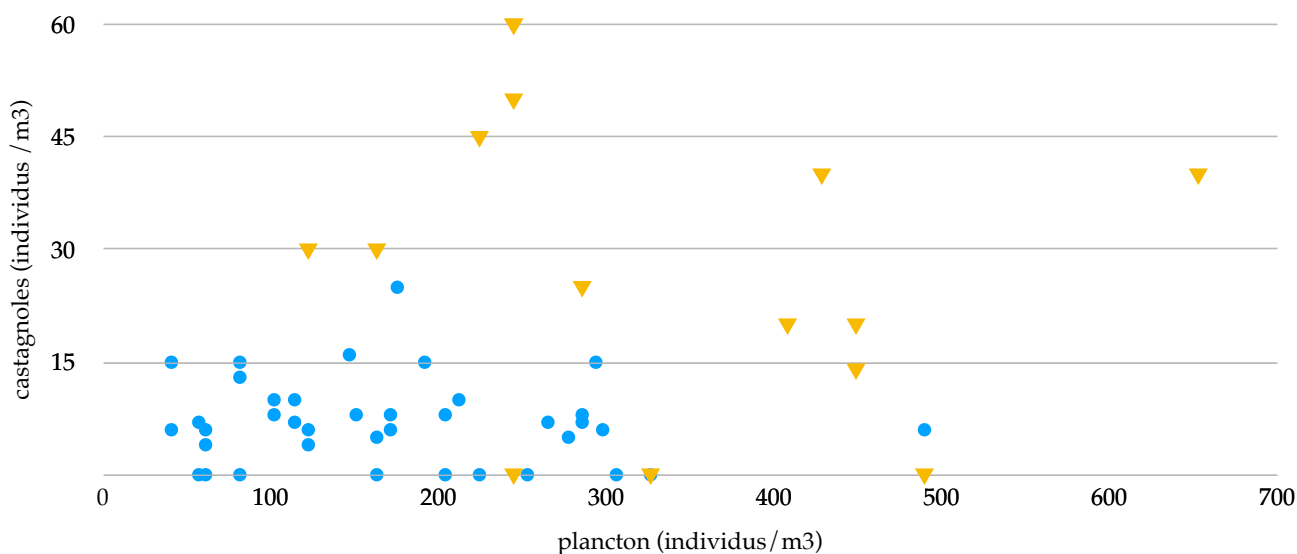
Quatrième campagne

Enfin, une dernière campagne a eu lieu du 26 au 28 juillet. Les mesures ont été prises par les étudiants lors de leur stage, selon le protocole utilisé lors des précédentes campagnes (Graphique 8).



Graphique 8 : présence de castagnoles en fonction du plancton (données corrigées) lors de la campagne de juillet.

Note : Le graphique 8 a été expurgé des données d'un groupe ayant visiblement surestimé la densité des *Chromis chromis*. Les données complètes sont présentées à titre d'information sur le graphique 9 où l'on voit que les données suspectes, indiquées en jaune, se démarquent complètement des données des autres groupes (en bleu).



Graphique 9 : présence de castagnoles en fonction du plancton (données complètes) lors de la campagne de juillet.

Partie 3 : Observations en aquarium

La nature des observations en aquarium, intégrées dans le stage des étudiants, se voulait essentiellement qualitative.

D'emblée, nous avons observé que les *Chromis chromis* adultes avaient tendance à se regrouper à proximité des rochers disposés au fond du bassin (Photo 10.b). Un même individu est apparu comme occupant tout le temps la même cavité.

Les juvéniles, capturés en plus grand nombre, occupaient pour leur part un volume du bassin important tout en restant groupés en rangs relativement serrés : l'éloignement entre individus ne dépassait généralement pas quelques centimètres (Photo 10.a).

Mode de capture des proies

L'observation de la prise de nourriture par un *Chromis chromis* montre un cycle formé de phases de recherche, d'attaque puis de capture et ingestion (Photos 19.a à 19.y).



Photos 19.a à 19.y - de gauche à droite et de haut en bas : *Chromis chromis* en chasse dans le nuage de plancton (série de photos s'étendant sur une durée de 18 s).

Chromis chromis détecte la présence de proies potentielles et se met en chasse. Il balaye l'espace de manière saccadée (Figure 4), attaque sa proie en se précipitant dessus comme un bélier (phase "Ram") et l'aspire (phase "Suction") en projetant vers l'avant sa mâchoire formant un petit tube (Photos 20.a à 20.b).

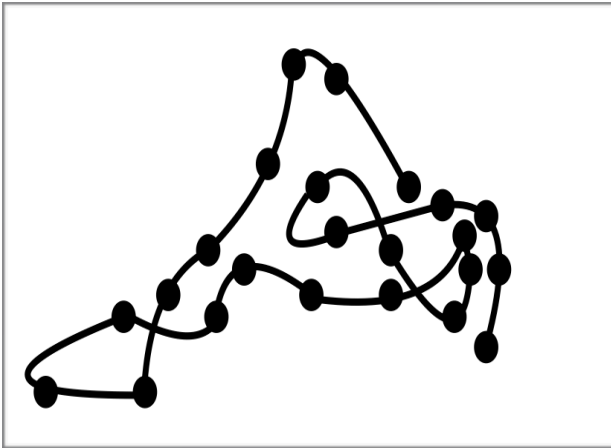


Figure 4 : exemple de représentation schématique en deux dimensions du parcours d'un *Chromis chromis* en chasse (tracé en suivant l'individu marqué d'une flèche jaune sur les Photos 19). Le cadre fait une trentaine de cm de côté.

Photos 20.a à 20.b : *Chromis chromis* projetant leur mâchoire protractile pour aspirer une proie.



Type de nourriture

Si *Chromis chromis* apprécie visiblement le zooplancton, les observations en aquarium ont confirmé sa nature opportuniste.

Nous avons constaté qu'il est capable de se nourrir d'une grande variété d'aliments, allant du pain à des proies de taille respectable. Les individus observés en captivité ont ainsi

avalé de petits crustacés de plusieurs millimètres de long¹⁹, une taille non négligeable par rapport à leur propre bouche (Photos 21.a à 21.c).

Par ailleurs, les *Chromis chromis* adultes ne semblent pas avoir de tendances cannibales : ils ne se nourrissent pas de leurs congénères juvéniles même si nous avons pu observer les adultes rudoyer des juvéniles que nous avons placés trop près de leur territoire.



Photos 21.a à 21.c : *Chromis chromis* avalant une proie de grande taille. Photos extraites d'une vidéo prise lors du nourrissage en aquarium. Crédit vidéo : Nicolas Grégoire.

Temps de capture

La capture et l'ingestion sont très rapides : les films vidéo enregistrés au ralenti avec les moyens de prises de vue disponibles ne permettent pas une mesure de précision mais on peut estimer le temps requis de l'ordre de la fraction de seconde²⁰ (Photos 20.a et 20.b).

Pour passer d'une proie à la suivante, *Chromis chromis* se déplace par bonds successifs, croisant ses congénères sans les toucher. Le temps entre deux captures dépend de la densité du zooplancton.

Pendant les opérations de nourrissage en aquarium, en présence d'une grande quantité de plancton, nous avons observé un temps moyen entre deux captures de l'ordre de quelques secondes (Tableau 2) en comptant, sur base d'enregistrements vidéo, le nombre de prises effectuées pendant une série d'attaques.

¹⁹ En l'occurrence des malacostracés identifiés comme appartenant probablement à l'espèce *Euphausia krohnii*.

²⁰ Cette observation est en accord avec celles faites sur d'autres Pomacentridés, pour lesquels le temps de protusion de la mâchoire est estimé à quelques dizaines de millisecondes, différent selon les espèces, et en particulier entre espèces carnivores et espèces herbivores (Cooper *et al.*, 2016).

Tableau 2 : temps de capture d'une proie par des castagnoles en captivité, mesuré sur base d'enregistrements vidéo

Enregistrement #	Individu #	Nombre de captures	Durée totale des attaques (s)	Temps moyen entre deux captures (s)
1	1	4	8	2,0
	2	2	5	2,5
	3	3	7	2,3
2	1	3	5	1,7
	2	4	7	1,8
3	1	3	11	3,7
	2	4	7	1,8
	3	3	4	1,3
Moyenne				2,1

Détection des proies

Lors d'un apport extérieur de nourriture, nous avons observé que les *Chromis chromis* sortaient de leur refuge, autour des rochers placés au fond de l'aquarium et se mettaient à croiser dans le nuage de plancton. Lors des premiers essais, il est apparu que les *Chromis chromis* ne partaient en chasse que lorsque le plancton avait atteint la partie inférieure de l'aquarium. Les jours suivants, les *Chromis chromis* sortaient rapidement de leurs rochers pour chasser le plancton plus haut dans l'aquarium²¹.

Un essai a été mené, où le plancton était proposé à l'abri d'un tube transparent. Nous n'avons pas constaté d'intérêt particulier de la part des *Chromis chromis* pour ces proies inaccessibles.

²¹ Nous ne pouvons nous empêcher d'y voir une forme d'accoutumance au processus de nourrissage.

Discussion

Y a-t-il corrélation entre densités de plancton et de castagnoles ?

Les campagnes d'avril à juin nous ont permis de collecter plus de 80 points de mesure. Selon les hypothèses et formules de calcul indiquées dans le Chapitre "Matériel et Méthodes", pour un niveau de confiance de 95%, la marge d'erreur sur la représentativité de l'échantillon est de 11%. En y intégrant les 55 données retenues de la série de mesures faites par les étudiants en juillet, cette marge d'erreur tombe à moins de 9%.

Si l'on considère séparément les campagnes d'avril et mai d'une part et de juin d'autre part, avec pour chacune une quarantaine de prises de mesures, la marge d'erreur due à l'échantillonnage est de 15% pour chaque campagne individuelle.

Cependant, pour les domaines à forte densité planctonique, les données disponibles sont moins nombreuses, en particulier pour la campagne d'avril/mai qui ne compte qu'une dizaine de mesures de ce type. Dans ce cas particulier, la marge d'erreur est plus importante, atteignant près de 31%.

Compte tenu des conditions de l'étude, notre échantillonnage peut donc être considéré comme globalement représentatif mais devait être étoffé pour les domaines à forte densité planctonique, en particulier pendant le *bloom*.

De plus, les raisonnements en ordres de grandeur permettent d'étayer la vraisemblance des interprétations tirées de nos mesures.

Quelques ordres de grandeur

- Notons préliminairement que les densités de plancton mesurées en mer au grand filet, sur des durées de trait longues (20 minutes) sont dans un rapport de 3 à 4 pour 1 entre la période de *bloom* et la période ultérieure (Graphique 1). Les densités mesurées au petit filet près de la côte pendant nos campagnes de mesures d'avril et mai sont, en moyenne, dans un rapport de 4,5 pour 1 (densité moyenne de 259 individus/m³ en

semaine de *bloom* contre 57 la semaine qui suit). En termes relatifs, les ordres de grandeur sont donc concordants.

- Considérons maintenant une castagnole quelconque, de 8 cm de longueur. Assimilée à un ellipsoïde, elle aura un volume de l'ordre de $\frac{4}{3} \pi (4 \times 1,8 \times 0,3)$ soit $\sim 9 \text{ cm}^3$. Elle pèsera donc à peu près 10 g^{22} .
- De même, considérons un copépode quelconque que nous assimilerons à un cylindre de $500 \mu\text{m}$ de longueur et de $175 \mu\text{m}$ de rayon, soit un volume de $\sim 0,045 \text{ mm}^3$ /copépode ou un poids humide de $\sim 50 \mu\text{g}^{23}$.
- Notre castagnole consomme près de 5% de son poids par jour (Pinnegar *et al.*, 2007), soit $\sim 500 \text{ mg}$ de copépodes. Pour sa ration journalière, elle devra donc trouver $500 \text{ mg} : 50 \mu\text{g}/\text{copépodes}$, soit $\sim 10\,000$ copépodes. Ceci est compatible avec les estimations de Pinnegar *et al.*, évaluant la consommation de *Chromis chromis* à quelques 8 000 copépodes quotidiens par une autre méthode, basée sur le bilan des matières ingérées.
- Supposons, comme l'indiquent les observations en aquarium, que notre castagnole prenne en moyenne deux secondes pour repérer, capturer et ingérer un copépode. Il lui faudra dès lors consacrer plus de cinq heures par jour à se nourrir.
- Sur cette base, considérons ensuite les *Chromis chromis* répartis sur notre transect de 150 m (Figure 5). Lors des plongées pendant les campagnes d'avril et mai, nous avons constaté la présence de 4 à 6 bancs le long du transect, disons 5 en moyenne, distants de plus ou moins 30 m les uns des autres. Si chaque banc occupe un volume de référence de l'ordre de 10 m^3 , il dispose en moyenne de $30 \times 30 \times 5 = 4\,500 \text{ m}^3$ d'espace vital autour de sa position initiale.

²² Ceci est cohérent avec les travaux de Dulčić & Kraljević (1995) qui estiment la relation poids/longueur de *Chromis chromis* à $W = 0,0164 L^{3,10}$ (avec W - weight, en g ; L - length, en cm).

²³ Ceci est cohérent avec les chiffres de Pitois *et al.* (2021) qui proposent comme relation poids/longueur pour les copépodes : $WW = 0,0299 TL^{2,8348}$ (avec WW - wet weight, en mg ; TL - total length, en mm).

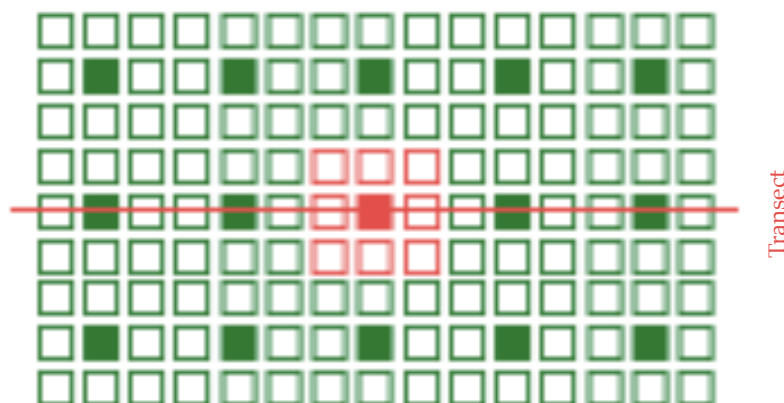


Figure 5 : représentation schématique d'un transect de 150 m de longueur (vue du dessus).

- Pour une densité de 60 copépodes/m³ (moyenne pour les jours de disette) : 4 500 m³ disponibles signifient une réserve de 270 000 copépodes, soit une capacité à nourrir²⁴ $270\,000 / (10\,000 / 2) = \sim 54$ *Chromis chromis* par banc et par jour, soit un peu plus de 5 *Chromis chromis* par m³ dans le banc et 270 *Chromis chromis* au total sur le transect.
- Pour une densité de 260 copépodes/m³ (moyenne pour les jours fastes) : 4 500 m³ disponibles signifient une réserve de 1,15 millions de copépodes, soit une capacité à nourrir = ~ 230 *Chromis chromis* par banc, soit plus ou moins 23 *Chromis chromis* par m³ dans le banc et 1 150 *Chromis chromis* au total sur le transect.

Interprétation des mesures

Le graphique 3 montre une grande disparité dans les mesures, médiocrement corrélées ($R^2 = 0,41$ en corrélation linéaire, allant jusqu'à 0,51 en corrélation quadratique - non représentée). On peut toutefois identifier deux domaines distincts. Le premier concerne les mesures prises dans les zones à faible concentration planctonique (Graphique 4) : on constate une distribution complètement aléatoire des couples *Chromis chromis*/plancton. Le second domaine concerne les mesures prises dans les zones à grande abondance planctonique, au-delà de 100 individus/m² (Graphique 5) : là se dessine une corrélation

²⁴ Le facteur 2 rend compte de deux repas par jour.

assez forte entre présence des *Chromis chromis* et densité de plancton ($R^2 = 0,87$ en corrélation linéaire).

Il est à remarquer que les mesures effectuées sont tout à fait compatibles avec ce que ces calculs d'ordre de grandeur autorisent.

Sur base de ces constatations faites pendant les campagnes d'avril et mai, on peut émettre l'hypothèse qu'en période d'abondance planctonique, les *Chromis chromis* se réunissent en bancs serrés pour écumer les zones les plus riches en plancton²⁵, à l'aube et au crépuscule, pendant les périodes de transition liées à la migration nycthémerale. Elles délaisseront les zones déjà exploitées et épuisées par le passage du banc ou naturellement appauvries à cause des mouvements hydrodynamiques. Au contraire, lorsque le plancton est rare, les *Chromis chromis* n'ont plus de raison alimentaire pour se concentrer. Les bancs sont moins serrés et leurs densité et position dépendent alors de facteurs autres que le facteur alimentaire²⁶.

Ce scénario semble particulièrement pertinent pendant le *bloom* où les *Chromis chromis* ont sans doute l'occasion de se gaver en prévision de la suite de la saison.

Ensuite, pendant les périodes de moindre abondance planctonique, et en particulier pendant la saison de reproduction de juin à septembre où l'alimentation prend une place possiblement moins élevée dans la hiérarchie des priorités²⁷, elles pourront se contenter de manière opportuniste du zooplancton disponible, voire d'autres sources de nourriture (par exemple des proies vagiles dans les herbiers de posidonies).

²⁵ Cette hypothèse est compatible avec l'étude de Leitner et Nguyen, déjà citée, qui constatait que la densité des copépodes était significativement plus élevée dans les bancs de *C. chromis* qu'en dehors, mais avec des exceptions.

²⁶ Il apparaît également que les jours de disette, les castagnoles exploitent davantage et de manière plus efficace les maigres ressources disponibles. Nous avons mesuré une moyenne de 158 *Chromis chromis* sur le transect les jours de disette alors que les calculs montrent que les ressources en autorisent 270 au maximum (soit un rapport de 0,58). Pour les jours d'abondance, nous avons mesuré 480 *Chromis chromis* pour un maximum calculé de 1 150 (soit un rapport de 0,41).

²⁷ En période de frai, le BCI - *Body Condition Index*, un index décrivant la relation entre la masse et la longueur d'un individu (Richter *et al.*, 2000) du *Chromis chromis* diminue : il semble que les femelles investissent leur énergie dans la production de gamètes et que les mâles arrêtent de s'alimenter pour se consacrer à la défense du nid et de leur progéniture (Bracciali *et al.*, 2014).

Ceci peut être inféré du Graphique 6. En effet, celui-ci montre, quand on le considère dans sa globalité, une déconnexion totale entre les densités de *Chromis chromis* et de zooplancton : comme pour la première campagne de mesures, on constate en juin une distribution complètement aléatoire des couples *Chromis chromis*/plancton dans les zones à faible concentration planctonique ($R^2 = 0,0031$ en corrélation linéaire). Les données recueillies en juillet par les étudiants (Graphique 8) sont compatibles cette constatation.

Cependant, on peut voir s'esquisser, comme lors des campagnes d'avril et mai, un *pattern* potentiel dans les zones à forte densité de plancton, au-delà de 100 individus/m². Ce *pattern* est cependant un peu différent de celui identifié en avril/mai : ici, on a affaire à une situation de tout ou rien.

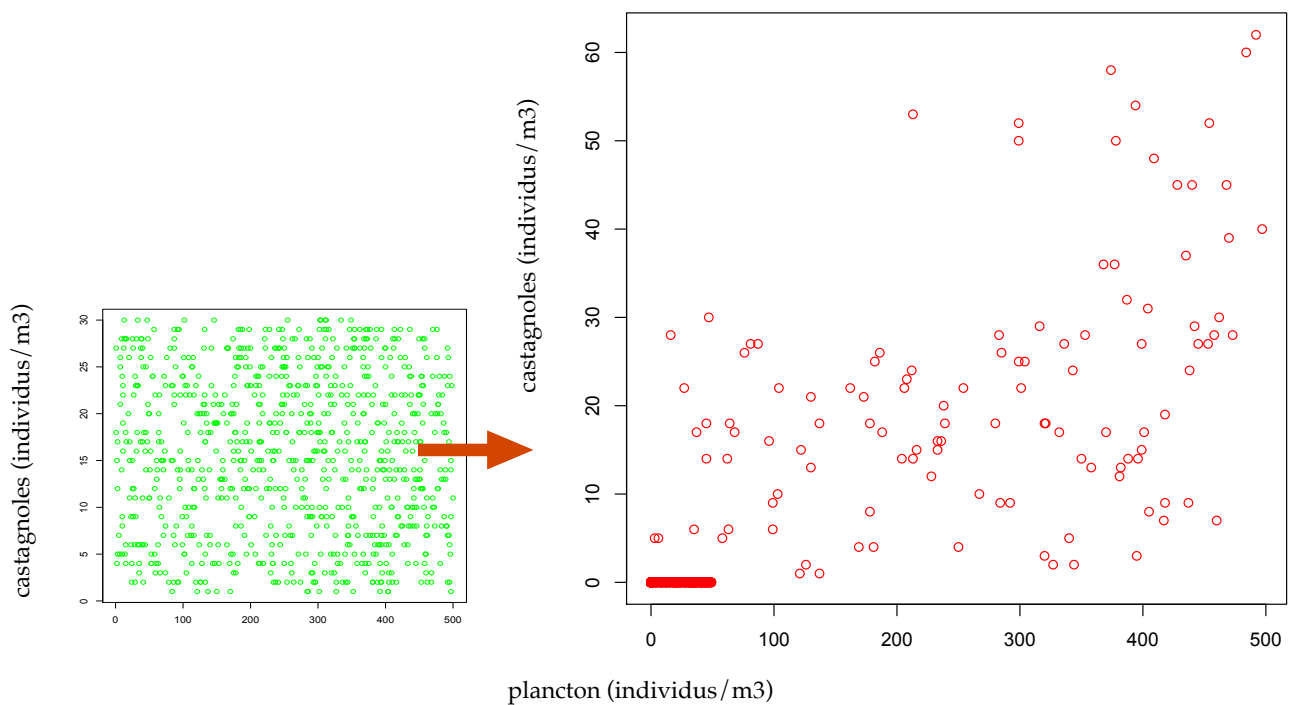
En effet, on peut repérer deux domaines qui semblent se démarquer : dans le premier (Graphique 7), la densité de *Chromis chromis* est liée, dans une certaine mesure, à la quantité de plancton ($R^2 = 0,65$ en corrélation linéaire, $R^2 = 0,90$ en corrélation quadratique) et, *a contrario*, dans le second, les *Chromis chromis* sont totalement absents.

La corrélation entre *Chromis chromis* et zooplancton dans les zones riches en plancton apparaît moins solide en été qu'en période de *bloom*. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que nous sommes alors en période de reproduction.

En ce qui concerne les zones riches en plancton mais vides de *Chromis chromis*, on peut supposer que ces derniers ne les avaient pas encore visitées - et décimées - lors de la prise de mesures.

Enfin, la plausibilité du scénario proposé ici peut être testée par un petit modèle de simulation dynamique (le code, écrit en langage R, est présenté en Annexe 2). Nous partons d'une distribution aléatoire de zooplancton et de *Chromis chromis* et nous n'imposons qu'une seule contrainte, très simple : les *Chromis chromis*, après avoir exploité jusqu'à un seuil donné la zone où ils se trouvent, se déplacent vers la zone adjacente la plus riche en plancton.

Il apparaît très vite (Graphique 10) que deux domaines se dessinent : les zones riches en zooplancton où les *Chromis chromis* tendent à s'agréger en groupes denses et les zones plus pauvres où leur distribution reste aléatoire. Ceci est compatible avec les interprétations proposées ci-dessus à partir des mesures et observations de terrain.



Graphique 10 : exemple de simulation de la distribution des castagnoles en fonction de la densité de zooplancton. Partant d'une distribution aléatoire (points verts sur le panneau de gauche), on constate après 25 cycles l'apparition de zones d'agrégation de castagnoles là où le plancton était initialement dense (points rouges sur le panneau de droite).

Tube aspirant : le concept est-il validé ?

Même s'il n'a pas été retenu pour les prélèvements effectués dans le cadre de ce travail, le tube "airlift" a montré sa capacité à jouer son rôle avec succès et la faisabilité du concept a été effectivement établie. Cependant, au vu des différents essais du matériel alternatif, on peut, avec un certain niveau de confiance, émettre l'hypothèse que le zooplancton est plus mobile que l'on ne pouvait s'y attendre et qu'il est, dans une certaine mesure, capable de s'échapper avant d'être aspiré pour un voyage sans retour à travers la suceuse.

Cette aptitude à l'évitement, déjà rapporté dans la littérature (Bradley *et al.*, 2013 ; Hansell & Newton, 1994 ; Van Duren & Videler, 2003) a été confirmé *de visu* en plongée de nuit (Photo 22).

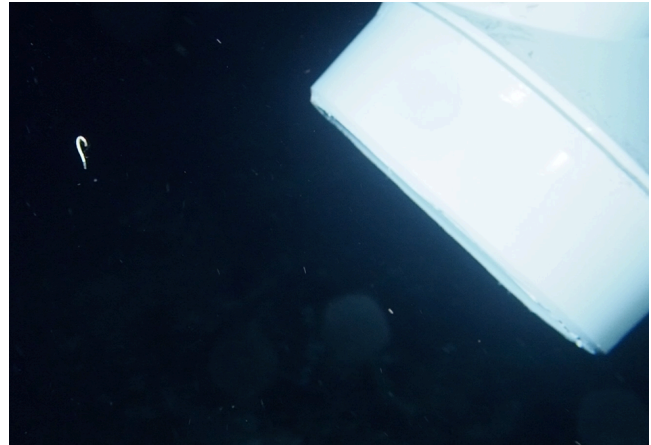


Photo 22 : aspiration de plancton - photo de nuit. Crédit photo : Aubin Woehrel.

Une optimisation des flux (en particulier au niveau des buses d'injection dans le tube) devrait être effectuée afin de rendre l'appareil réellement efficace en situation opérationnelle. Pour pallier aux défauts de mise au point, il conviendrait d'expérimenter un nouveau prototype qui permette d'alimenter le tube en air de manière plus fine et homogène.

A cet égard, un design plus élaboré de la chambre de décompression à travers un nombre important de petits trous servant de gicleurs peut être envisagé. On pourrait également équiper l'arrivée d'air comprimé d'un robinet de réglage plutôt que d'une vanne *on/off* pour contrôler le flux d'air avec précision. Une vanne de plus grand diamètre que celle actuellement montée sur le collecteur pourrait également être utilisée pour réduire les pertes de charge et contribuer à augmenter la puissance d'aspiration. Des tests systématiques en cuve d'essai seraient souhaitables afin d'optimiser tous les réglages.

Conclusions

Répartition des castagnoles en fonction du plancton

Nos mesures et observations semblent appuyer l'hypothèse que les *Chromis chromis* sont susceptibles d'adapter leur niveau d'agrégation en fonction de la disponibilité de la ressource, suivant un *pattern* exprimé selon trois domaines distincts (Figure 6).

Mais la disponibilité de la ressource n'est pas le seul facteur qui gouverne leur distribution spatiale. Les *Chromis chromis* ne suivant pas strictement les concentrations de zooplancton, il est

vraisemblable que leur distribution soit également significativement affectée par d'autres conditions, liées par exemple à l'hydrodynamisme, à la concurrence territoriale et à la prédation d'autres espèces, à certaines contraintes anthropiques comme les bruits d'hélices en période estivale ou encore aux contraintes de la reproduction.

Il est également possible que les *Chromis chromis* aient accès à d'autres sources de nourriture, comme le suggèrent les observations en aquarium, qu'ils se déplacent davantage ou qu'ils se nourrissent plus souvent et dans des plages horaires plus longues que ce que l'on pourrait imaginer *a priori* (et que tend à confirmer le petit calcul d'ordre de grandeur fait plus haut sur la durée des périodes d'alimentation). Les observations en bassin confortent ce scénario : les *Chromis chromis* semblent clairement opportunistes et capables d'aller chercher la nourriture là où elle se trouve, quand ils en ont besoin.

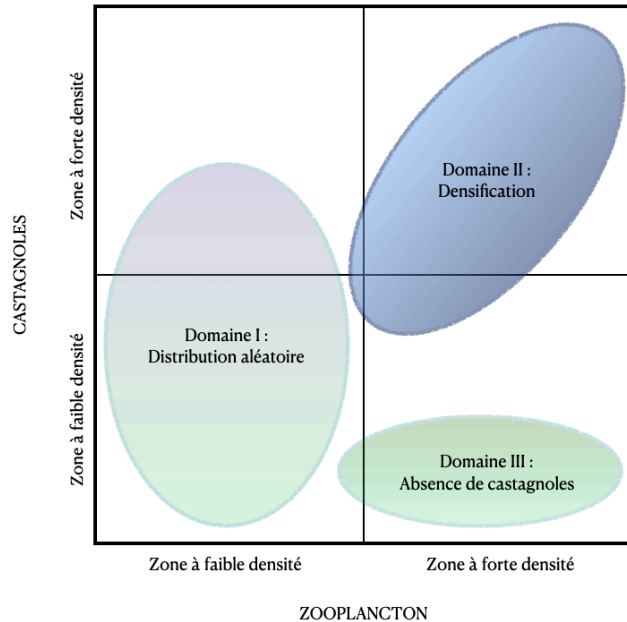


Figure 6 : proposition de schématisation simplifiée des modes de distribution de la densité de castagnoles en fonction de la densité de zooplancton.

Perspectives

Comment *Chromis chromis*, espèce-clé de Méditerranée, répondra-t-il aux pressions anthropiques à venir ?

Il est difficile de prévoir le futur de *Chromis chromis* alors qu'il évolue dans un réseau trophique complexe. La complexité est également amplifiée par le fait que certaines pressions sont de nature locale (comme l'eutrophisation à l'embouchure des fleuves ou le bétonnage de certaines portions de littoral par exemple), avec des effets pouvant parfois se propager loin de leur point d'origine (via les effets sur la diffusion des larves par exemple), tandis que d'autres sont de nature globale.

Si beaucoup des pressions auxquelles l'écosystème est soumis semblent délétères, certaines pourraient bénéficier à *Chromis chromis*, soit directement, soit indirectement via une compétition éventuellement diminuée avec des espèces concurrentes moins bien armées.

Malgré le caractère spéculatif de l'exercice, essayons de passer en revue quelques-uns des effets possibles des pressions anthropiques sur *Chromis chromis*, à l'aune de sa nature opportuniste telle que décrite plus haut :

- Hausse des températures : *Chromis chromis* n'est pas confiné à la Méditerranée. On le trouve assez loin au sud, le long des côtes africaines : on peut donc raisonnablement lui accorder une certaine résistance aux températures élevées. De plus, des eaux plus chaudes plus tôt dans la saison peuvent signifier une période de reproduction plus longue et donc des populations plus importantes.
- Stratification de la colonne d'eau : les hausses de température et le changement du régime des vents peuvent entraîner un changement de répartition, voire une raréfaction des nutriments, avec en corolaire une perturbation de la production primaire et donc de toutes les chaînes alimentaires. Si le phytoplancton vient à manquer, la biomasse de zooplancton disponible diminuera d'autant. Dans ce cas, les populations de *Chromis*

chromis seraient obligées de s'adapter, par exemple en se tournant vers le benthos pour s'alimenter sous peine de régresser.

- Prolifération d'espèces invasives : on peut pronostiquer une prime aux espèces thermophiles, donc tropicales lessepsiennes. Si on considère l'exemple des espèces les plus invasives aujourd'hui, en particulier le poisson lapin *Siganus rivulatus* et le barracuda *Sphyraena viridensis*, on peut se risquer à pronostiquer une absence de menace directe sur *Chromis chromis* : le premier est herbivore²⁸ ; le second est certes un prédateur de *Chromis chromis*, mais il est déjà bien présent, au même titre que n'importe quel autre carnivore endémique. Tout pourrait cependant changer avec l'apparition toujours possible d'une nouvelle espèce invasive entrant en compétition directe avec *Chromis chromis*.

On l'a vu, *Chromis chromis* est une espèce classée comme "least concern" dans la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN. Si elles peuvent sembler moins prégnantes que pour d'autres espèces, les menaces n'en sont pas moins présentes, en particulier à travers un possible épuisement du zooplancton. Sans réel équivalent dans ses zones d'habitat côtier, présent en grand nombre, *Chromis chromis* a une influence significative sur l'ensemble de son écosystème. Son statut d'espèce-clé n'en est que plus mérité. Par son caractère opportuniste, *Chromis chromis* pourrait se montrer résilient et opérer comme une sorte de pivot autour duquel un nouvel équilibre trophique pourrait s'établir.

Etudes complémentaires possibles

Le lien entre *Chromis chromis* et le zooplancton est un élément de poids dans l'évolution du réseau trophique méditerranéen, au moins pour ses zones côtières. Une meilleure compréhension des méthodes qu'utilise *Chromis chromis* pour accéder au zooplancton serait bienvenue. A cet égard, on peut envisager des études complémentaires sur :

- la relation entre les densités de *Chromis Chromis* et de zooplancton pendant le *bloom*, afin d'enrichir la masse de données disponibles pour cette période spécifique ;

²⁸ Il entre en compétition frontale avec la saupe *Sarpa salpa* plutôt qu'avec *Chromis chromis*.

-
- les mouvements d'ensemble des bancs par rapport aux mouvements des individus dans leur quête de nourriture ;
 - l'importance de la vision par rapport à d'autres sens et méthodes permettant le repérage de ses proies (vibration, odeur, stratégie de balayage de l'espace) ;
 - la gamme de nourriture que *Chromis chromis* est réellement susceptible d'absorber et, de manière plus générale, sa résilience vis-à-vis de tout changement dans la disponibilité et la composition du zooplancton.

Une connaissance plus fine des conditions de démarrage de la saison de reproduction de *Chromis chromis* serait également utile pour mieux appréhender l'effet des hausses de température sur la dynamique de population. Une étude (en aquarium) sur la réponse métabolique de *Chromis chromis* aux changements de températures pourrait également être riche d'enseignements.

Plus largement, une modélisation la plus précise possible du réseau trophique méditerranéen, avec au centre *Chromis chromis*, pourrait se révéler un outil de prospective efficace, à mettre en balance avec un outil de surveillance des populations. On pourrait à cette fin envisager un programme de recensement et de suivi systématique de populations locales de *Chromis chromis*, sur base d'un réseau d'observateurs bénévoles (plongeurs, apnéistes) organisé à cet effet.

Bien connu mais finalement relativement peu étudié en regard de son importance au sein son écosystème²⁹, *Chromis chromis* pourrait donc faire l'objet de multiples recherches approfondies, utiles à une meilleure compréhension des dynamiques en cours dans le réseau trophique méditerranéen.

²⁹ A titre d'illustration, une rapide recherche dans *Google Scholar* renvoie, au moment de la rédaction, pour les mots-clés indiqués :

- "*Chromis chromis*" : 3 510 résultats ;
- "*Sardina pilchardus*" : 23 800 résultats ;
- "*Epinephelus marginatus*" : 5 500 résultats ;
- "*Coris julis*" : 3 300 résultats.

Bibliographie

- Abel, E. F. (1961). Freiwasserstudien über das Fortpflanzungsverhalten des Mönchfisches *Chromis chromis* Linné, einem Vertreter der Pomacentriden im Mittelmeer. Zeitschrift Für Tierpsychologie, 18(4), 441–449. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1961.tb00235.x>
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Leprieur, F., Lasram, F. B. R., Somot, S., Aznar, R., Velez, L., Le Loc'h, F., & Mouillot, D. (2013). Projected climate change and the changing biogeography of coastal Mediterranean fishes. Journal of Biogeography, 40(3), 534–547. <https://doi.org/10.1111/jbi.12013>
- Bakun, A., & Agostini, V. N. (2001). Seasonal patterns of wind-induced upwelling/downwelling in the Mediterranean Sea. Scientia Marina, 65(3), 243–257. <https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65n3243>
- Beckers, J.-M. (2023). Geophysical Fluid Dynamics - OCEA0071. Cours de Master 2 en océanographie, Université de Liège.
- Bethoux, J. P., Gentili, B., Morin, P., Nicolas, E., Pierre, C., & Ruiz-Pino, D. (1999). The Mediterranean Sea: A miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. Progress in Oceanography, 44(1–3), 131–146. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00023-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00023-3)
- Boudouresque, C. F. (2004). Marine biodiversity in the Mediterranean: Status of species, populations and communities. Travaux Scientifiques Du Parc National de Port-Cros, 20, 97-146.
- Bracciali, C., Campobello, D., Giacoma, C., & Sarà, G. (2012). Effects of Nautical Traffic and Noise on Foraging Patterns of Mediterranean Damselfish (*Chromis chromis*). PLoS ONE, 7(7), e40582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040582>
- Bracciali, C., Piovano, S., Sarà, G., & Giacoma, C. (2014). Seasonal changes in size, sex-ratio and body condition of the damselfish *Chromis chromis* in the central Mediterranean Sea.

-
- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 94(5), 1053–1061.
<https://doi.org/10.1017/S0025315414000459>
- Bradley, C. J., Strickler, J. R., Buskey, E. J., & Lenz, P. H. (2013). Swimming and escape behavior in two species of calanoid copepods from nauplius to adult. *Journal of Plankton Research*, 35(1), 49–65. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs088>
- Bray, R. N., Miller, A. C., & Geesey, G. G. (1981). The Fish Connection: A Trophic Link Between Planktonic and Rocky Reef Communities? *Science*, 214(4517), 204–205.
<https://doi.org/10.1126/science.214.4517.204>
- Brock, V. E. (1954). A Preliminary Report on a Method of Estimating Reef Fish Populations. *The Journal of Wildlife Management*, 18(3), 297. <https://doi.org/10.2307/3797016>
- Chanseau, M., Bosc, S., Galiay, E., & Oules, G. (2002). L'utilisation de l'huile de clou de girofle comme anesthésique pour les smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et comparaison de ses effets avec ceux du 2-phenoxyéthanol. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, 365–366, 579–589. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002054>
- Chavez, F. P., Messié, M., & Pennington, J. T. (2011). Marine Primary Production in Relation to Climate Variability and Change. *Annual Review of Marine Science*, 3(1), 227–260. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163917>
- Checkmarket (2023). Logiciel de sondage. <https://fr.checkmarket.com/calculateur-taille-echantillon/>
- Chen, C.-T., Carlotti, F., Harmelin-Vivien, M., Lebreton, B., Guillou, G., Vassallo, L., Le Bihan, M., & Bănar, D. (2022). Diet and trophic interactions of Mediterranean planktivorous fishes. *Marine Biology*, 169(9), 119. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04103-1>
- Coll, M., & Libralato, S. (2012). Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea: Ecosystem
-

approach in the Mediterranean Sea. *Fish and Fisheries*, 13(1), 60–88. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00420.x>

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C. N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froggia, C., Galil, B. S., Gasol, J. M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., ... Voultsiadou, E. (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE*, 5(8), e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>

Colton, M., & Swearer, S. (2010). A comparison of two survey methods: Differences between underwater visual census and baited remote underwater video. *Marine Ecology Progress Series*, 400, 19–36. <https://doi.org/10.3354/meps08377>

Cooper, W. J., Carter, C. B., Conith, A. J., Rice, A. N., & Westneat, M. W. (2016). The evolution of jaw protrusion mechanics has been tightly coupled to benthic-pelagic divergence in damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Experimental Biology*, jeb.143115. <https://doi.org/10.1242/jeb.143115>

Danovaro, R. (2003). Pollution threats in the Mediterranean Sea: An overview. *Chemistry and Ecology*, 19(1), 15–32. <https://doi.org/10.1080/0275754031000081467>

De Clercq, D. (2000). *Etymons grecs et latins du vocabulaire scientifique français*. Université Catholique de Louvain.

Devleeschouwer, V. (2019). Evaluation de la population de *Chromis chromis* en baie de Calvi et analyse de son régime alimentaire. <http://hdl.handle.net/2268.2/8452>

Domingues, V. S., Bucciarelli, G., Almada, V. C., & Bernardi, G. (2005). Historical colonization and demography of the Mediterranean damselfish, *Chromis chromis*. *Molecular Ecology*, 14(13), 4051–4063. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02723.x>

Dulčić, J. (2005). Biometric properties of damselfish, *Chromis chromis* (Osteichthyes: Pomacentridae) from the middle Adriatic. *Acta Adriatica: International Journal of Marine Sciences*, 46(1), 91–98.

-
- Dulčić, J., Soldo, A., & Jardas, I. (2005). Review of Croatian selected scientific literature on species mostly exploited by the national small-scale fisheries. *AdriaMed. Adriatic Sea Small-scale Fisheries. Report of the AdriaMed Technical Consultation on Adriatic Sea Small-Scale. FAO-MiPAF Scientific Cooperation to Support Responsible Fisheries in the Adriatic Sea. GCP/RER/010/ITA/TD15. AdriaMed Technical Documents, 15(184), 134-179.*
- Dulčić, J., & Kraljević, M. (1995). Age, growth and mortality of damselfish (*Chromis chromis* L.) in the eastern middle Adriatic. *Fisheries Research, 22(3-4), 255-264.*
- Dussart, B. (1949). Les techniques de prises quantitatives du plancton et le mode de représentation des résultats. *Bulletin Français de Pisciculture, 153, 151–158.* <https://doi.org/10.1051/kmae:1949004>
- Elbée, J. d'. (2016). *Mémento de planctonologie marine.* Éditions Quae.
- Emlen, J. M. (1966). The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist, 100(916), 611–617.* <https://doi.org/10.1086/282455>
- Fabri-Ruiz, S., Baudena, A., Moullec, F., Lombard, F., Irisson, J.-O., & Pedrotti, M. L. (2023). Mistaking plastic for zooplankton: Risk assessment of plastic ingestion in the Mediterranean sea. *Science of The Total Environment, 856, 159011.* <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159011>
- Fennel, W. (2001). Modeling of copepods with links to circulation models. *Journal of Plankton Research, 23(11), 1217–1232.* <https://doi.org/10.1093/plankt/23.11.1217>
- Frédérich, B., & Parmentier, E. (Eds.). (2016). *Biology of damselfishes.* CRC Press.
- Frédérich, B., Sorenson, L., Santini, F., Slater, G. J., & Alfaro, M. E. (2013). Iterative Ecological Radiation and Convergence during the Evolutionary History of Damselfishes (Pomacentridae). *The American Naturalist, 181(1), 94–113.* <https://doi.org/10.1086/668599>

-
- Frontier, S. (1987). Applications of Fractal Theory to Ecology. In P. Legendre & L. Legendre (Eds.), *Develoments in Numerical Ecology* (pp. 335–378). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70880-0_9
- Fullgrabe, L., Grosjean, P., Gobert, S., Lejeune, P., Leduc, M., Engels, G., Dauby, P., Boissery, P., & Richir, J. (2020). Zooplankton dynamics in a changing environment: A 13-year survey in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 159, 104962. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104962>
- Giangrande, A., Gravina, M. F., Rossi, S., Longo, C., & Pierri, C. (2021). Aquaculture and Restoration: Perspectives from Mediterranean Sea Experiences. *Water*, 13(7), 991. <https://doi.org/10.3390/w13070991>
- Gleick, J. (2021). *La théorie du chaos: Vers une nouvelle science* (Nouvelle éd.). Flammarion.
- Gobert, S. (2018). Le Plancton. In *Le Plancton*. IUCN. <https://hdl.handle.net/2268/240797>
- Gobert, S., Cambridge, M. L., Velimirov, B., Pergent, G., Lepoint, G., Bouquegneau, J.-M., Dauby, P., Pergent-Martini, C., & Walker, D. I. (2006). Biology of *Posidonia*. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 387–408). Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/1-4020-2983-7_17
- Goffart, A., Hecq, J., & Legendre, L. (2002). Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades: A response to changing climate? *Marine Ecology Progress Series*, 236, 45–60. <https://doi.org/10.3354/meps236045>
- Gosline, W. A. (1968). The suborders of perciform fishes. *Proceedings of the United States National Museum*.
- Grandchamp, P. (2020). *Lexique des racines grecques et latines en biologie-géologie: BCPST 1 et 2*. Dunod.

-
- Guasparri, A. (2016). Greek khrómis between sound and smell. *Anthropozoology of a fish. Anthropozoologica*, 51(2), 105–113. <https://doi.org/10.5252/az2016n2a3>
- Hansell, D. A., & Newton, J. A. (1994). Design and evaluation of a “swimmer”-segregating particle interceptor trap. *Limnology and Oceanography*, 39(6), 1487–1495. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.6.1487>
- Hecq, J. H., Licot, M., Mouchet, A., Frankignoulle, M., Bouquegneau, J. M., ... & Nihoul, J. (1985). Ecohydrodynamical study of the Liguro-Provençal Front (Corsica) I. Hydrological data. In *Progress in Belgian Oceanography*. <https://hdl.handle.net/2268/90057>
- Hecq, J. H., Collignon, A., & Goffart, A. (2014). Atlas du zooplancton des eaux côtières corses, version du 04/06/2014. <https://hdl.handle.net/2268/168629>
- Heine, J. N. (1999). *Scientific diving techniques: A practical guide for the research diver*. Best Pub. Co.
- Hobson, E. S., & Chess, J. R. (1976). Trophic interactions among fishes and zooplankters near shore at Santa Catalina Island, California. *Fish Bull*, 74(3), 567-598. (n.d.).
- Hobson, E. S., & Chess, J. R. (1978). Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Fish Bull*, 76(1), 133-153. (n.d.).
- Israel, G. (1992). Determining sample size. Fact Sheet PEOD-6, Program Evaluation and Organizational Development, Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida.
- Jalabert, L. (2021). ZooScan Protocol v1 [Preprint]. <https://doi.org/10.17504/protocols.io.yxmvmk8j9g3p/v1>
- Jordà, G., Marbà, N., & Duarte, C. M. (2012). Mediterranean seagrass vulnerable to regional climate warming. *Nature Climate Change*, 2(11), 821–824. <https://doi.org/10.1038/nclimate1533>
-

-
- Karydis, M., & Kitsiou, D. (2012). Eutrophication and environmental policy in the Mediterranean Sea: A review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184(8), 4931–4984. <https://doi.org/10.1007/s10661-011-2313-2>
- Käse, L., & Geuer, J. K. (2018). Phytoplankton Responses to Marine Climate Change – An Introduction. In S. Jungblut, V. Liebich, & M. Bode (Eds.), *YOUMARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other* (pp. 55–71). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_5
- Laglbauer, B. J. L., Afonso, P., Donnay, A., Santos, R. S., & Fontes, J. (2017). Reproductive synchrony in a temperate damselfish, *Chromis limbata*. *Acta Ethologica*, 20(3), 297–311. <https://doi.org/10.1007/s10211-017-0269-0>
- Lamat, J. (1962). *Statistique et probabilités. Techniques et Vulgarisation*.
- Larousse (2023). Dictionnaire. <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/castagnole/13655>
- Lauder, G. V. (1982). Patterns of Evolution in the Feeding Mechanism of Actinopterygian Fishes. *American Zoologist*, 22(2), 275–285. <https://doi.org/10.1093/icb/22.2.275>
- Lecointre, G., Le Guyader, H., & Visset, D. (2016). *Classification phylogénétique du vivant* (4e éd. revue et augmentée). Belin.
- Leitner, A., & Nguyen, S. (2016). Investigation into the patchy coastal distribution of *Chromis chromis* in Revellata Bay, Corsica. *Marine Ecology Field Quarter*.
- Lejeune, P., & Gobert, S. (2018). Courants et vents. In D. Laffoley, J. Baxter, C. Pergent-Martini, G. Pergent, ... F. Simard, Report Card 2018 (pp. 5). Gland, Switzerland: IUCN. <https://hdl.handle.net/2268/230047>.
- Lejeune, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C. F., & Pérez, T. (2010). Climate change effects on a miniature ocean: The highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(4), 250–260. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.009>
-

-
- Liddell, H. G., & Scott, R. (1896). Liddell, H. G., & Scott, R. (1896). An intermediate Greek-English lexicon: Founded upon the seventh edition of Liddell and Scott's Greek-English lexicon. Harper & Brothers.
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>
- Major, H. L., Bond, A. L., Jones, I. L., & Eggleston, C. J. (2013). Stability of a Seabird Population in the Presence of an Introduced Predator. *Avian Conservation and Ecology*, 8(1), art2. <https://doi.org/10.5751/ACE-00564-080102>
- Mandelbrot, B. B., & Frame, M. (1987). Fractals. *Encyclopedia of physical science and technology*, 5, 579-593.
- Mapstone, G. M., & Wood, E. M. (1975). The ethology of *Abudefduf luridus* and *Chromis chromis* (Pisces: Pomacentridae) from the Azores. *Journal of Zoology*, 175(2), 179-199.
- Martínez-Abraín, A., Castejón-Silvo, I., & Roiloa, S. (2022). Foreseeing the future of *Posidonia oceanica* meadows by accounting for the past evolution of the Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 79(10), 2597–2599. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac212>
- Mascolino, S., Mariani, S., & Benvenuto, C. (2019). Behavioural responses in a congested sea: An observational study on a coastal nest-guarding fish. *The European Zoological Journal*, 86(1), 504–518. <https://doi.org/10.1080/24750263.2019.1699611>
- McCormick, M. I., & Choat, J. H. (1987). Estimating total abundance of a large temperate-reef fish using visual strip-transects. *Marine Biology*, 96(4), 469–478. <https://doi.org/10.1007/BF00397964>
- Medvinskii, A. B., Petrovskii, S. V., Tikhonova, I. A., Tikhonov, D. A., Li, B.-L., Venturino, E., Malchow, H., & Ivanitskii, G. R. (2002). Spatio-temporal pattern formation, fractals, and chaos in conceptual ecological models as applied to coupled plankton-fish dynamics. *Physics-Uspekhi*, 45(1), 27–57. <https://doi.org/10.1070/PU2002v045n01ABEH000980>
-

-
- Mena, C., Reglero, P., Hidalgo, M., Sintés, E., Santiago, R., Martín, M., Moyà, G., & Balbín, R. (2019). Phytoplankton Community Structure Is Driven by Stratification in the Oligotrophic Mediterranean Sea. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1698. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01698>
- Michel, L., Lepoint, G., Dauby, P., & Sturaro, N. (2010). Sampling methods for amphipods of *Posidonia oceanica* meadows: A comparative study. *Crustaceana*, 83(1), 39–47. <https://doi.org/10.1163/156854009X454630>
- Molinero, J. C., Ibanez, F., Souissi, S., Bosc, E., & Nival, P. (2008). Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *Journal of Marine Systems*, 69(3–4), 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.11.023>
- Morse, D. H., & Fritz, R. S. (1982). Experimental and Observational Studies of Patch Choice at Different Scales by the Crab Spider *Misumena Vatia*. *Ecology*, 63(1), 172–182. <https://doi.org/10.2307/1937042>
- Murray, J. (1990). : Turing’s theory of morphogenesis—Its influence on modelling biological pattern and form. *Bulletin of Mathematical Biology*, 52(1–2), 119–152. [https://doi.org/10.1016/S0092-8240\(05\)80007-2](https://doi.org/10.1016/S0092-8240(05)80007-2)
- Noda, M., Gushima, K., & Kakuda, S. (1994). Local prey search based on spatial memory and expectation in the planktivorous reef fish, *Chromis chrysurus* (Pomacentridae). *Animal Behaviour*, 47(6), 1413–1422. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1188>
- Ochchipinti-Ambrogi, A. (2021). Biopollution by Invasive Marine Non-Indigenous Species: A Review of Potential Adverse Ecological Effects in a Changing Climate. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18(8), 4268. <https://doi.org/10.3390/ijerph18084268>
- Olivier, D., Gajdzik, L., Parmentier, E., & Frédérick, B. (2017). Evolution and diversity of ram-suction feeding in damselfishes (Pomacentridae). *Organisms Diversity & Evolution*, 17(2), 497–508. <https://doi.org/10.1007/s13127-017-0329-3>
-

-
- Paine, R. T. (1995). A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation biology*, 962-964. <https://www.jstor.org/stable/2387008>
- Pinnegar, J. K. (2018). Why the damselfish *Chromis chromis* is a key species in the Mediterranean rocky littoral - a quantitative perspective: *CHROMIS CHROMIS IN THE MEDITERRANEAN SEA*. *Journal of Fish Biology*, 92(3), 851–872. <https://doi.org/10.1111/jfb.13551>
- Pinnegar, J. K., & Polunin, N. V. C. (2000). Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia*, 122(3), 399–409. <https://doi.org/10.1007/s004420050046>
- Pinnegar, J. K., & Polunin, N. V. C. (2006). Planktivorous damselfish support significant nitrogen and phosphorus fluxes to Mediterranean reefs. *Marine Biology*, 148(5), 1089–1099. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0141-z>
- Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C., Videler, J. J., & de Wiljes, J. J. (2007). Daily carbon, nitrogen and phosphorus budgets for the Mediterranean planktivorous damselfish *Chromis chromis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352(2), 378–391. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.016>
- Piroddi, C., Colloca, F., & Tsikliras, A. C. (2020). The living marine resources in the Mediterranean Sea Large Marine Ecosystem. *Environmental Development*, 36, 100555. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2020.100555>
- Pitois, S. G., Graves, C. A., Close, H., Lynam, C., Scott, J., Tilbury, J., Van Der Kooij, J., & Culverhouse, P. (2021). A first approach to build and test the Copepod Mean Size and Total Abundance (CMSTA) ecological indicator using in-situ size measurements from the Plankton Imager (PI). *Ecological Indicators*, 123, 107307. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107307>
- Pomeroy, L. R. (1974). The Ocean's Food Web, A Changing Paradigm. *BioScience*, 24(9), 499–504. <https://doi.org/10.2307/1296885>
- Poulet, G., & Barincou, R. (1993). La plongée. Denoël.
-

-
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The quarterly review of biology*, 52(2), 137-154. <https://www.jstor.org/stable/2824020>
- Queensland, G. (2019). Environmental protection (water) policy 2009-monitoring and sampling manual physical and chemical assessment. 2018.
- Razouls, C., & Razouls, S. (1976). Dimensions, poids sec, valeur calorifique et courbes de croissance de deux populations naturelles de copépodes planctoniques en Méditerranée. *Vie et Milieu*, 26, 281-297.
- Reinemann, D. J., Parlange, J. Y., & Timmons, M. B. (1990). Theory of small-diameter airlift pumps. *International Journal of Multiphase Flow*, 16(1), 113–122. [https://doi.org/10.1016/0301-9322\(90\)90042-H](https://doi.org/10.1016/0301-9322(90)90042-H)
- Richter, H., Luckstadt, C., Focken, U., & Becker, K. (2000). An improved procedure to assess fish condition on the basis of length-weight relationships. *Archive of Fishery and Marine Research*, 48(3), 255-264.
- Robinson, A. R., & Golnaraghi, M. (1994). The Physical and Dynamical Oceanography of the Mediterranean Sea. In P. Malanotte-Rizzoli & A. R. Robinson (Eds.), *Ocean Processes in Climate Dynamics: Global and Mediterranean Examples* (pp. 255–306). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0870-6_12
- Rocha, L.A. & Myers, R. 2015. *Chromis chromis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: E.T188324A1858212. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS>.
- Russell, R. W., Hunt, G. L., Coyle, K. O., & Cooney, R. T. (1992). Foraging in a fractal environment: Spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology*, 7(3), 195–209. <https://doi.org/10.1007/BF00133310>
- Sala, E. (2004). The Past and Present Topology and Structure of Mediterranean Subtidal Rocky-shore Food Webs. *Ecosystems*, 7(4). <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0241-x>
-

-
- Seuront, L. (2015). On uses, misuses and potential abuses of fractal analysis in zooplankton behavioral studies: A review, a critique and a few recommendations. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 432, 410–434. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2015.03.007>
- Swerdloff, S. N. (1970). Behavioral Observations on Eniwetok Damselishes (Pomacentridae: *Chromis*) with Special Reference to the Spawning of *Chromis caeruleus*. *Copeia*, 1970(2), 371. <https://doi.org/10.2307/1441666>
- Tejerizo Fuertes, A. (2019). Détermination de 20 éléments traces dans le *Chromis chromis* et dénombrement de leur population dans la Baie de Calvi. <http://hdl.handle.net/2268.2/8317>
- Tičina, V., Katavić, I., & Grubišić, L. (2020). Marine Aquaculture Impacts on Marine Biota in Oligotrophic Environments of the Mediterranean Sea – A Review. *Frontiers in Marine Science*, 7, 217. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00217>
- Trégouboff G., Rose M. (1957). Manuel de planctonologie méditerranéenne, Centre National de la Recherche Scientifique, 2 tomes (Textes & Illustrations), Paris.
- Turing, A. M. (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 237(641), 37–72. <http://www.jstor.org/stable/92463>.
- Tzioumis, V., & Kingsford, M. J. (1995). Periodicity of spawning of two temperate damselfishes: *Parma microlepis* and *Chromis dispilus*. *Bulletin of marine Science*, 57(3), 596-609.
- Valls, A., Coll, M., & Christensen, V. (2015). Keystone species: Toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecological Monographs*, 85(1), 29–47. <https://doi.org/10.1890/14-0306.1>
- Van Duren, L. A., & Videler, J. J. (2003). Escape from viscosity: The kinematics and hydrodynamics of copepod foraging and escape swimming. *Journal of Experimental Biology*, 206(2), 269–279. <https://doi.org/10.1242/jeb.00079>
-

-
- Villarino, E., Watson, J. R., Jönsson, B., Gasol, J. M., Salazar, G., Acinas, S. G., Estrada, M., Massana, R., Logares, R., Giner, C. R., Pernice, M. C., Olivar, M. P., Citores, L., Corell, J., Rodríguez-Ezpeleta, N., Acuña, J. L., Molina-Ramírez, A., González-Gordillo, J. I., Cózar, A., ... Chust, G. (2018). Large-scale ocean connectivity and planktonic body size. *Nature Communications*, 9(1), 142. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02535-8>
- Wang, W., Zhang, L., Wang, H., & Li, Z. (2010). Pattern formation of a predator–prey system with Ivlev-type functional response. *Ecological Modelling*, 221(2), 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.09.011>
- Werner, E. E., & Hall, D. J. (1974). Optimal Foraging and the Size Selection of Prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, 55(5), 1042–1052. <https://doi.org/10.2307/1940354>
- WoRMS Editorial Board. (2022). WoRMS Editorial Board (2022). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022-12-25. Doi:10.14284/170. <https://www.marinespecies.org/index.php>

Annexe 1 : Tableau des mesures effectuées

Mesures effectuées à Stareso - en avril et en mai

	Nombre estimé de castagnoles dans le volume de référence visité	Nombre d'individus (zooplancton) capturés	Nombre corrigé d'individus (zooplancton) capturés	Densité de zooplancton /m ³	Densité de castagnoles /m ³	
26 mai 6h30	40	9	9	37	4	vertical
	0	8	8	33	0	vertical
	30	4	4	16	3	vertical
	50	16	16	65	5	vertical
	60	16	16	65	6	vertical
	100	15	15	61	10	vertical
25 mai 06h	100	9	13	53	10	
	100	5	5	20	10	vertical
	80	7	11	46	8	
	80	12	12	49	8	vertical
	70	18	21	87	7	
	70	5	5	20	7	vertical
	0	3	8	31	0	
	0	4	4	16	0	vertical
24 mai 10 h	35	2	2	8	4	vertical
	20	7	7	29	2	vertical
	0	0	0	0	0	vertical
	55	8	8	33	6	vertical
	25	16	16	65	3	vertical
	10	1	1	4	1	vertical
23 mai 07h	60	13	13	53	6	vertical
	60	5	10	39	6	
	30	0	0	0	3	vertical
	30	1	6	24	3	
	15	2	2	8	2	vertical
	15	3	8	31	2	
22 mai 14h	60	12	12	49	6	vertical
	60	3	8	31	6	
	20	5	5	20	2	vertical
	20	0	5	20	2	
	45	20	20	82	5	vertical
	45	5	10	39	5	
22 mai 8h00	40	40	40	163	4	vertical
	40	37	38	156	4	
	0	16	16	65	0	vertical
	0	3	8	31	0	
21 mai 16h30	0	27	29	120	0	
	100	49	49	200	10	
	50	35	37	149	5	
	100	54	54	219	10	
	10	24	27	109	1	
25 avril 15h	0	50		102	0	plongée
	500	180		367	25	plongée
	200	150		306	10	plongée

Mesures effectuées à Stareso - en juillet

	Nombre estimé de castagnoles	Nombre de zooplancton capturés	Densité de zooplancton /m ³	Densité de castagnoles /m ³		
25 juillet	15	40	163	5	vertical	Gp Augustin
	0	14	57	0		
	12	15	61	4		
26 juillet	60	42	171	8		
	175	43	176	25		
	64	25	102	8		
	480	36	147	16		
	0	55	224	0		
27 juillet	150	25	102	10		
	90	30	122	6		
	0	20	82	0		
	200	50	204	8		
	72	120	490	6		
	60	10	41	6		
25 juillet	30	47	192	15		Gp Nicolas
	0	80	327	0		
	21	65	265	7		
26 juillet	0	15	61	0		
	45	20	82	15		
	21	14	57	7		
	12	30	122	4		
27 juillet	0	40	163	0		
	48	37	151	8		
	120	42	171	6		
25 juillet	10	28	114	10		Gp Louison
	156	15	61	6		
	1260	72	294	15		
	0	62	253	0		
	80	70	286	8		
	42	28	114	7		
26 juillet	0	50	204	0		
	320	52	212	10		
	1350	10	41	15		
	104	20	82	13		
27 juillet	2856	73	298	6		
	1125	68	278	5		
	0	75	306	0		
	2240	70	286	7		
25 juillet		60	245	60		Gp Rachel
		160	653	40		
		105	429	40		
		110	449	20		
		60	245	0		
		55	224	45		
26 juillet		30	122	30		
		60	245	50		
		100	408	20		
		120	490	0		
27 juillet		60	245	60		
		40	163	30		
		70	286	25		
		110	449	14		
		80	327	0		

Mesures effectuées à Stareso - en juin

	Nombre estimé de castagnoles dans le volume de référence visité	Nombre de zooplancton capturés	Densité de zooplancton /m ³	Densité de castagnoles /m ³	
12 juin 6h30	540	14	57	3	vertical
	0	92	376	0	vertical
	256	28	114	4	vertical
	48	25	102	2	vertical
	432	29	118	4	vertical
	720	24	98	6	vertical
	1296	31	127	6	vertical
	300	40	163	5	vertical
11 juin 6h30	540	41	167	9	vertical
	0	61	249	0	vertical
	0	49	200	0	vertical
	1600	106	433	8	vertical
	0	107	437	0	vertical
10 juin 6h30	1200	40	163	4	vertical
	288	28	114	4	vertical
	192	34	139	4	vertical
	0	61	249	0	vertical
	400	41	167	4	vertical
	1050	65	265	7	vertical
	90	11	45	3	vertical
	0	45	184	0	vertical
9 juin 6h30	900	8	33	6	vertical
	720	38	155	6	vertical
	75	12	49	5	vertical
	360	5	20	4	vertical
	1400	20	82	7	vertical
	0	40	163	0	vertical
	240	20	82	4	vertical
	0	13	53	0	vertical
8 juin 6h30	960	98	400	8	vertical
	360	36	147	6	vertical
	100	10	41	5	vertical
	240	6	24	6	vertical
	192	54	220	4	vertical
	72	10	41	3	vertical
	320	26	106	4	vertical
	0	19	78	0	vertical

Annexe 2 : Code en langage R

Simulation de la distribution des castagnoles en fonction de la densité de zooplancton

initialisation des paramètres

```
cycles <- 25
colonnes <- 30
lignes <- 30
maxplancton <- 500
maxcastagnoles <- 30
maxingestion <- 10
seuil_minimum <- 50
```

initialisation des tableaux

```
castagnole <- array(round(runif(lignes*colonnes*cycles, min = 1, max = maxcastagnoles)),
dim = c(lignes, colonnes))
castagnoles <- array(castagnole, dim = c(lignes, colonnes, cycles))
zooplancton <- array(round(runif(lignes*colonnes*cycles, min = 1, max = maxplancton)),
dim = c(lignes, colonnes))
zooplanctons <- array(zooplancton, dim = c(lignes, colonnes, cycles))
```

boucle sur les cycles temporels

```
for(t in 1:(cycles-1))
# boucle sur les zones spatiales (distribution 2D)
  {for(j in 2:(colonnes-1))
    {for(i in 2:(lignes-1))
      {zooplanctons[i,j,t+1] <- zooplanctons[i,j,t] - (castagnoles[i,j,t] * maxingestion)
      if (zooplanctons[i,j,t+1] < 0) zooplanctons[i,j,t+1] <- 0
      if (zooplanctons[i,j,t+1] < seuil_minimum)
        {maximum_provisoire <- zooplanctons[i,j,t+1]
        a <- 0
        b <- 0
```

#test de contrainte : si le zooplancton descend en-dessous d'un seuil donné, les castagnoles se déplacent vers une zone adjacente mieux fournie

```
for (k in 1:3)
{for (l in 1:3)
{if (maximum_provisoire < zooplanctons[(i-2+k),(j-2+l),t+1])
{maximum_provisoire<- zooplanctons[(i-2+k),(j-2+l),t+1]
a<- (i-2+k)
b<- (j-2+l)
}}}
if(a!=i | b!=j)
{castagnoles[a,b,t+1]<- castagnoles[a,b,t] + castagnoles[i,j,t]
castagnoles[i,j,t+1]<- 0
}}
# fin de boucles
    }}}
```

impression

```
plot(zooplanctons[,1],castagnoles[,1], col="green")
plot(zooplanctons[,cycles],castagnoles[,cycles], col ="red")
```