République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université A.MIRA-BEJAIA

جامعة بجاية
Tasdawit n Bgayet
Université de Béjaïa

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département des Sciences Biologiques de l'Environnement
Laboratoire de Zoologie Appliquée et Ecophysiologie Animale

THÈSE
EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
DOCTORAT

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie
Filière : Sciences Biologiques
Spécialité : Biodiversité, Santé et Environnement

Présentée par
Somia CHIHOUB

Thème

**RECHERCHE SUR L'IMPACT DE LA POLLUTION SUR
LES PEUPELEMENTS PLANCTONIQUES DANS LA
CÔTE EST ALGÉRIENNE**

Soutenue le : 22 / 06 / 2022

Devant le Jury composé de :

Nom et Prénom	Grade		
Mr. MOULAI Riadh	Professeur	Univ. de Bejaia	Président
Mr. RAMDANE Zouhir	Professeur	Univ. de Bejaia	Rapporteur
Mme. ZEBBOUDJ Aicha	Professeur	Univ. de Bejaia	Co- Rapporteur
Mme. RACHEDI Mounira	MCA	Univ. d'El-Tarf	Examinatrice
Mme. DJABOURABI Aicha	MCA	Univ. d'El-Tarf	Examinatrice
Mr. BALLA El Hacène	Professeur	Univ. de Bejaia	Examineur
Mr. AMARA Rachid	Professeur	Univ. de Lille	Invité

Année Universitaire : 2021-2022

"The sea, once it casts its spell, holds one in its net of wonder forever."

Jacques-Yves Cousteau

Remerciements

Ce travail de recherche a été effectué au sein du laboratoire de Zoologie Appliquée et Écophysiologie Animale de l'université de Bejaia, dirigé par le Professeur RAMDANE Zouhir et la Professeure ZEBBOUDJ Aicha.

*Je voudrais tout d'abord remercier grandement Monsieur **RAMDANE Zouhir**, pour toute son aide. Je suis ravie d'avoir travaillé en sa compagnie car outre son appui scientifique, il a toujours été là pour me soutenir et me conseiller au cours de l'élaboration de cette thèse. Je remercie également Madame **ZEBBOUDJ Aicha**, pour son soutien, sa confiance et son aide si précieuse pendant toutes ces années.*

*J'adresse tous mes remerciements à Monsieur **MOULAI Riadh**, directeur du laboratoire de Zoologie Appliquée et Ecophysiologie Animale de l'honneur qu'il m'a fait en acceptant d'être président du jury.*

*Je tiens également à remercier les membres du jury de thèse, constitué de Monsieur **BALLA El Hacène**, de Madame **RACHEDI Mounira** et Madame **DJABOURABI Aicha** qui ont accepté d'évaluer la qualité, et la pertinence de ce travail de recherche.*

*Je tiens aussi à remercier Monsieur **AMARA Rachid**, qui m'a accueilli au sein de la Maison de La Recherche en Environnement Naturel (Université du Littoral Côte d'Opale-France) durant mon stage et pour le temps qu'il a consacré à ma recherche. Je le remercie également pour l'honneur qu'il me fait d'être dans mon jury de thèse.*

*J'adresse un très grand merci à Madame **BRETON Elsa** co-auteur de l'article pour son aide précieuse dans l'élaboration de ce dernier mais également pour ses conseils pendant la rédaction ainsi que sa bonne humeur et tous les échanges qu'on a eu. Une pensée à destination de Madame **CHRISTAKI Urania** et Madame **RACHIK Sara** pour leur participation scientifique aussi.*

*Je tiens à remercier particulièrement ma collègue et mon amie **CHELGHAM Somia** pour son soutien et tous les moments inoubliables qu'on a partagé autour du « plancton ».*

*Je remercie également mes deux cousins, **FATES Yacine** président de l'association « Raie Manta », et **FATES Mahdi** un passionné de la mer, pour leur aide lors de l'échantillonnage du plancton. Ce fut un plaisir de travailler en leur compagnie.*

*Il m'est impossible d'oublier les techniciens du **LZA**, ils ont toujours fait tout leur possible pour m'aider. Je remercie toutes les personnes avec qui j'ai partagé mes études et notamment ces années de thèse.*

*Je remercie ma famille du fond du cœur. Merci à mes parents à qui je dédie cette thèse et à mes frères qui ont tout fait pour m'aider, qui m'ont soutenu et surtout supporté dans tout ce que j'ai entrepris. Et enfin merci à **Rachid** pour ses encouragements, sa patience et sa bienveillance jusqu'aux dernières lignes de ce manuscrit.*

Merci !

Liste des abréviations

σ	Conductivité électrique
ACAN	Acanthaires
<i>Aclausi</i>	<i>Acartia clausi</i>
ACP	Analyse en Composantes Principales
<i>Adiscau</i>	<i>Acartia discaudata</i>
AN	Annélides
APPENDI	Appendiculaires
BIVA	Bivalves
<i>Calhelgol</i>	<i>Calanus helgolandicus</i>
<i>Cetyp</i>	<i>Centropages typicus</i>
CHAETO	Chaetognathes
Chl-a	Chlorophylle a
CIESM	Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Méditerranée
CIRR	Cirripèdes
<i>Clarcu</i>	<i>Clausocalanus arcuicornis</i>
CLADO	Cladocères
<i>Clfur</i>	<i>Clausocalanus furcatus</i>
COD	Carbone organique dissous
COP	Copépodes
DECA	Décapodes
DJF	Décembre, janvier, février
E	Indice d'Équitabilité
ECHINO	Echinodermes
EEA	European Environment Agency
EU MSFD	European Marine Strategy Framework Directive
<i>Eutacu</i>	<i>Euterpina acutifrons</i>
EUPHAU	Euphausiacés
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations
FFEM	Fonds Français pour l'Environnement Mondial
FORAM	Foraminifères
GASTRO	Gastéropodes
GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat
H'	Indice de diversité de Shannon-Weaver
HOLO	Holoplancton
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
JJA	Juin, juillet, août
LARPOISS	Larves de poissons
<i>Lmadu</i>	<i>Labidocera madurae</i>
MAP	Mediterranean Action Plan
MEDUS	Méduses
MERO	Méroplancton
N	Azote
NNW	<i>Nord Nord Ouest</i>

NUCS	<i>Noctiluca scintillans</i>
<i>Oitna</i>	<i>Oithona nana</i>
OPECST	Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques
OPOISS	Œufs de poissons
OSTRA	Ostracodes
P	Phosphore
<i>Parparv</i>	<i>Paracalanus parvus</i>
PTERO	Ptérotopodes
RADIO	Radiolaires
S	Richesse spécifique
SALP	Salpes
Si	Silicium
SIPHONO	Siphonophores
SSE	<i>Sud Sud Est</i>
SSS	Salinité de surface de la mer
SST	Température de surface de la mer
<i>Temstyl</i>	<i>Temora stylifera</i>
TINTIN	Tintinnides
Trans	Transparence
UNEP	United Nation Environment Programme
WHO	World Health Organization
ZT	Zooplancton total

Liste des figures

<u>Figure</u>	<u>Titre</u>	<u>Page</u>
1	<i>Distribution des spectres de taille des différents compartiments planctoniques (retravaillée depuis la fig. 1 de Sieburth et al. 1978).</i>	6
2	<i>(a) Différents types de contrôles de l'écosystème pélagique marin simplifié par quatre échelons trophiques. (b) Contrôle et réponse des différents échelons trophiques en terme d'abondance en fonction du temps (issue de Cury et al., 2001).</i>	9
3	<i>Représentation des voies d'exportation du carbone par le zooplancton dans l'écosystème marin (retravaillée depuis la fig.1 de Steinberg et Landry, 2017).</i>	11
4	<i>Organisation d'un copépode calanoïde femelle (Crédits : Encyclopædia Universalis France, 2017).</i>	14
5	<i>Les principaux bassins, sous-bassins, golfes, canaux et détroits en Mer Méditerranée (retravaillée depuis la fig. 1 de Siokou-Frangou et al., 2010).</i>	17
6	<i>Climatologie des concentrations moyennes en chlorophylle-a de surface (mg/m³) basée sur 10 années de données de couleur de l'eau (1997-2007) (repris d'Ortenzio & Ribera d'Alcalà, 2009).</i>	19
7	<i>Prévisions des anomalies annuelles (colonne de gauche), des mois d'hiver (colonne centrale), et des mois d'été (colonne de droite) de la température et des précipitations en Méditerranée (scénario A1B). Cette prévision est basée sur les différences entre les observations de la période 1980 et 1999 comparées aux prévisions de la période 2080-2099, issues de 21 modèles. La ligne inférieure correspond au nombre de modèles ayant précisé cette prévision (IPCC, 2007).</i>	23
8	<i>Schéma des effets directs et indirects de l'eutrophisation sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (d'après Claussen et al., 2009).</i>	35
9	<i>Traits fonctionnels des copépodes selon leur type (axes verticaux) et leur fonction écologique (axes horizontaux) qu'ils assurent, classés selon le cadre de Litchman et al. (2013) (retravaillée depuis la fig.1 de Brun et al., 2017).</i>	39
10	<i>Localisation de la zone d'étude et des trois stations de prélèvement dans la baie de Jijel. Triangle bleu : embouchure d'oued ; cercle blanc: industries (centrale électrique, complexe sidérurgique) ; carré blanc: agriculture intensive, rectangle blanc: travaux publics.</i>	41

11	<i>Filet planctonique « Hydro-Bios, Neuston net model 300 ».</i>	42
12	<i>Photos du matériel d'échantillonnage et du trait de filet planctonique en mer (1 : multi-paramètres, 2 : filet planctonique, 3 : disque de Secchi).</i>	43
13	<i>Localisation des zones d'échantillonnage méditerranéennes utilisées dans cette étude. (1) Eaux côtières du Maroc, (2) Baie de Jijel (Algérie), (3) Golfe d'Annaba (Algérie), (4) Golfe de Tunis (Tunisie), (5) Golfe de Gabès (Tunisie), (6) Estuaire du Nil / Port de Diametta / Eaux côtières (Égypte), (7) Baie d'Alexandrette (Turquie), (8) NE Mer Égée (Grèce), (9) Baie de Thessalonique / Golfe de Thermaïkos (Grèce), (10) Mer Adriatique Nord (Italie), (11) Eaux côtières en Mer Tyrrhénienne (Italie), et (12) Baie de Calvi (Corse, France). La carte a été construite avec le package «ggmap» (Kahle et Wickham 2013).</i>	49
14	<i>Variations des paramètres environnementaux dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	58
15	<i>Représentation de la richesse spécifique des groupes zooplanctoniques dans les trois stations de prélèvements (S1, S2 et S3) de baie de Jijel entre mars 2016 et janvier 2017.</i>	65
16	<i>Variations des abondances zooplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016-février 2017.</i>	66
17	<i>Variations de l'abondance de Noctiluca scintillans dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	66
18	<i>Variations de l'abondance des copépodes dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	67
19	<i>Variations de l'abondance des copépodites dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	68
20	<i>Variations des abondances des nauplii dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	68
21	<i>Variations des abondances relatives des différents stades de développement des copépodes (nauplii (NAUP), copépodites (COPDI) et adultes (COP)) dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	69
22	<i>Variations des abondances relatives des espèces représentatives des copépodes dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	72
23	<i>Variations des abondances holoplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	73
24	<i>Variations des abondances relatives des groupes holoplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	75

25	<i>Variations des abondances méroplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	76
26	<i>Variations des abondances relatives des groupes méroplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	78
27	<i>Variations de la richesse spécifique (S), de l'indice de Shannon (H') et de l'indice d'équitabilité (E) dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	81
28	<i>L'analyse en composante principale (ACP) réalisée en se basant sur l'abondance du zooplancton total, des copépodes représentatifs, de l'holoplancton, du méroplancton et de Noctiluca scintillans et des paramètres environnementaux au niveau de la baie de Jijel (mars2016-février2017). (a) représentation des individus (Station/mois) et (b) représentation des variables (Groupes zooplanctoniques et paramètres environnementaux) sur le plan de projection.</i>	83
29	<i>L'analyse en dendrogramme effectué sur les coordonnées mois-stations (individus dans l'ACP) et discriminant 5 groupes des différentes périodes d'échantillonnage dans la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.</i>	85
30	<i>Positionnement multidimensionnelle non métrique basée sur la similitude de Bray-Curtis (stress: 0,23) effectuée sur l'abondance des espèces de copépodes des 162 communautés échantillonnées dans les eaux côtières de la mer Méditerranée. Les cinq groupes discriminant les différents sites (G1-G5) identifiés par le test post-hoc ADONIS sont entre parenthèses.</i>	87
31	<i>Relations significatives entre les moyennes pondérées des valeurs de trait de la communauté (CWMs) et la Chl-a selon les analyses GLMM, en tenant compte de l'effet aléatoire. (A) Mode d'alimentation (actif vs passif), (B) Stratégie d'alimentation en embuscade et (C) indice de spécialisation trophique communautaire. La dispersion fonctionnelle (D) est également affichée, alors qu'aucune relation significative n'a été trouvée avec Chl-a. La ligne bleue représente la tendance générale. La zone remplie représente une estimation de l'intervalle de confiance à 95% pour la pente de la régression. R2m et R2c sont les R2 marginaux et conditionnels, respectivement.</i>	89

Liste des tableaux

<u>Tableau</u>	<u>Titre</u>	<u>Page</u>
1	<i>Systématique des principaux groupes méta-zooplanctoniques et proto-zooplanctoniques (en gras, souligné), issus de la classification de WoRMS (2016).</i>	7
2	<i>Description des jeux de données méditerranéens utilisés (entre parenthèses: nombre de stations échantillonnées, * : Nombre d'échantillons pour lesquels des données sur la température et la salinité de l'eau de mer et la chlorophylle-a sont disponibles).</i>	50
3	<i>Traits des copépodes utilisés suivant les bases de données : Benedetti et al., 2016; Brun et al., 2017; Hirst et Kiørboe, 2014) (a : valeurs attribuées pour le caractère carnivore donné à titre d'exemple).</i>	52
4	<i>Transparence de l'eau dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017. D (m) : profondeur maximale de la visibilité du disque ; K : coefficient d'extinction ; rouge : faible transparence, bleu : forte transparence).</i>	59
5	<i>Liste qualitative des espèces zooplanctoniques identifiées aux trois stations de prélèvements entre mars 2016-février 2017. (FO(%)) : Fréquence d'occurrence ; rouge : espèce constante, vert : espèce régulière, bleu : espèce accessoire, noir : espèce accidentelle).</i>	60
6	<i>Variations de l'indice de similitude de Jaccard entre les trois stations de prélèvements S1, S2 et S3. ((n) : nombre d'espèces zooplanctoniques en commun dans les deux stations).</i>	79
7	<i>Test de corrélation Pearson entre les paramètres environnementaux et le zooplancton total, les copépodes, l'holoplancton, le méroplancton, Noctiluca scintillans, les espèces représentatives des copépodes la richesse spécifique (S) et les indices de Shannon (H') et d'équitabilité (E) dans la baie de Jijel durant la période d'échantillonnage (mars 2016-février2017). (* p<0,05; **p<0,01 ; *** p <0,0001).</i>	84
8	<i>Modèles mixtes linéaires généralisés significatifs pour les moyennes pondérées par la communauté (CWMs) des valeurs de traits pour le mode d'alimentation (feeding mode), la stratégie d'alimentation en embuscade (Ambush feeding) et l'indice de spécialisation communautaire du régime trophique (CSI-trophic regime). Les valeurs en gras indiquant des relations significatives (p <0,05).</i>	88

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
ÉTAT DE L'ART	4
I. PLANCTON	4
I.1. Définition et classification du plancton.....	4
I.2. Phytoplancton : Diversité et fonction	5
I.3. Zooplancton : Diversité et fonction.....	6
I.3.1. Rôle du zooplancton dans le réseau trophique.....	8
I.3.2. Rôle du zooplancton dans la pompe biologique.....	9
I.4. Influence des paramètres environnementaux sur le zooplancton.....	11
II. COPÉPODES	13
II.1. Définition et morphologie des copépodes.....	13
II.2. Diversité des copépodes.....	14
II.3. Stratégies d'alimentation et régime trophique chez les copépodes.....	15
II.4. Reproduction chez les copépodes.....	16
II.5. Succès écologique des copépodes.....	16
III. MER MÉDITERRANÉE	17
III.1. Géographie de la mer Méditerranée.....	17
III.2. La mer Méditerranée un bassin de concentration.....	18
III.3. Productivité et diversité planctonique en mer Méditerranée.....	19
III.4. Travaux antérieurs sur le plancton en Algérie.....	21
III.5. Changement climatique en Méditerranée	22
III.5.1. Définition du changement climatique.....	22
III.5.2. Témoins du changement climatique en Méditerranée.....	22
III.5.3. Changement climatique et plancton.....	23
III.5.3.1. Changement dans la diversité, l'abondance et la biomasse du plancton....	24
III.5.3.2. Changements phénologiques.....	26
III.5.3.3. Changement dans la dynamique et le fonctionnement des réseaux trophiques marins.....	26
III.6. Pollution en Méditerranée.....	29
III.6.1. Les facteurs anthropiques de la pollution méditerranéenne.....	29
III.6.1.1. Littoralisation, urbanisation et industrialisation.....	29
III.6.1.2. Tourisme.....	30
III.6.1.3. Agriculture, pêche et aquaculture.....	30
III.6.1.4. Trafic maritime.....	31
IV. EUTROPHISATION	32
IV.1. Définition de l'eutrophisation.....	32
IV.2. Impact de l'eutrophisation sur le plancton.....	33
IV.2.1. Conditions hypoxiques.....	33
IV.2.2. Changement des communautés planctoniques.....	33

V. LES TRAITS FONCTIONNELS.....	36
V.1. Définition des traits fonctionnels.....	36
V.2. Traits fonctionnels et Copépodes.....	38
MATÉRIEL ET MÉTHODES	38
I. DESCRIPTION DU SITE D'ÉTUDE.....	40
I.1. Caractéristiques de la zone d'étude « Jijel »	40
I.2. Stations d'échantillonnage.....	41
II. STRATÉGIE D'ECHANTILLONNAGE ET MÉTHODE D'ANALYSE DU ZOOPLANCTON.....	42
II.1. Technique d'échantillonnage et conservation.....	42
II.2. Mesure des paramètres environnementaux.....	43
II.3. Analyse du zooplancton au laboratoire.....	44
II.3.1. Tri et dénombrement du zooplancton.....	44
II.3.2. Identification du zooplancton.....	44
II.4. Expression des résultats et analyse statistique.....	44
II.4.1. Cycle annuel.....	44
II.4.1.1. Fréquence centésimale (Abondance relative).....	45
II.4.1.2. Richesse spécifique (S).....	45
II.4.1.3. Fréquences d'occurrence (FO).....	45
II.4.1.4. Indice de Jaccard.....	46
II.4.1.5. Indice de diversité de Shannon (H')	46
II.4.1.6. Indice d'équitabilité de Pielou (E).....	47
II.4.1.7. Le test de corrélation Pearson.....	47
II.4.1.8. L'Analyse en composante principale.....	47
II.4.1.9. Le dendrogramme.....	48
II.4.2. Impact de l'eutrophisation sur les assemblages de copépodes en mer Méditerranée.....	48
II.4.2.1. Ensemble des données utilisées	48
II.4.2.2. Traits des copépodes.....	51
II.4.2.3. Métriques de la diversité fonctionnelle.....	52
II.4.2.3.1. Dominance fonctionnelle	52
II.4.2.3.2. Dispersion fonctionnelle (FDis)	52
II.4.2.4. Homogénéisation fonctionnelle.....	53
II.4.2.5. Description du modèle de la communauté des copépodes.....	53
RÉSULTATS.....	56
I. CYCLE ANNUEL.....	56
I.1. Variabilité spatio-temporelle des paramètres environnementaux.....	56
I.2. Variabilité spatio-temporelle de la composition et de l'abondance du zooplancton....	59
I.2.1. Composition du zooplancton.....	59
I.2.2. Variation générale de la communauté zooplanctonique.....	65
I.2.2.1. Zooplancton total.....	65
I.2.2.2. <i>Noctiluca Scintillans</i>	66
I.2.2.3. Copépodes, copépodites et <i>nauplii</i>	67

I.2.2.4. Variation des espèces représentatives de copépodes.....	70
I.2.2.5. Holoplancton.....	73
I.2.2.6. Variation des différents groupes holoplanctoniques.....	73
I.2.2.7. Méroplancton.....	76
I.2.2.8. Variation des différents groupes méroplanctoniques.....	76
I.2.3. Similitude spatiale et structure des communautés zooplanctoniques.....	79
I.2.3.1. Indice de similitude de Jaccard.....	79
I.2.3.2. Variabilité de la richesse spécifique et des indices de diversité	80
I.3. Analyse du zooplancton en fonction des paramètres environnementaux dans les trois stations de la baie de Jijel.....	82
II. IMPACT DE L’EUTROPHISATION SUR LES ASSEMBLAGES DE COPÉPODES EN MER MÉDITERRANÉE.....	86
II.1. Contexte environnemental et structure de la communauté copépode.....	86
II.1.1. Variation des facteurs environnementaux en Mer Méditerranée.....	86
II.1.2. Variation de l’abondance des copépodes.....	86
II.1.3. Structure de la communauté des copépodes.....	86
II.2. Identité fonctionnelle, homogénéisation trophique et diversité fonctionnelle de la communauté des copépodes.....	88
DISCUSSION.....	90
CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	101
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	105
ANNEXES

INTRODUCTION

Les écosystèmes marins jouent un rôle déterminant dans la structure, le fonctionnement et l'évolution de la planète, fournissant de ce fait de grandes quantités de services à l'humanité. Ces services s'illustrent à travers une multitude de contextes tels que, l'approvisionnement en nourriture à travers la pêche ou la production piscicole, le recyclage des nutriments, le support des activités récréatives en lien avec l'activité touristique lucrative, ou encore la régulation du climat via la pompe biologique, régie par l'activité des organismes marins (algues, plancton, bactéries) photosynthétiques. Ces organismes fixent le CO₂ atmosphérique et produisent la matière organique, puis la transfèrent aux consommateurs tout au long de la chaîne alimentaire, alors qu'une partie du carbone est restituée à l'atmosphère par la respiration et les décomposeurs (Doney *et al.*, 2012 ; FFEM, 2015).

En plus, de la variabilité naturelle du climat, l'ensemble des régions marines sont aujourd'hui directement impactées par les activités anthropiques (Halpern *et al.*, 2008). La détérioration des systèmes côtiers induits par ces processus affecte les organismes marins par la fragilisation des habitats et des sources de nourriture. Des perturbations importantes de l'abondance des communautés biologiques, de la phénologie des espèces et de leur répartition géographique sont donc attendues dans les siècles à venir. Cela affectera sans aucun doute les marchés mondiaux et, étant donné l'importance des protéines animales marines dans l'alimentation mondiale, cela aura des conséquences importantes pour les sociétés humaines en termes de sécurité alimentaire (Doney *et al.*, 2012).

C'est désormais une problématique scientifique et sociétale majeure (Cardinale *et al.*, 2012), dont la prédiction nécessite le développement de nouvelles approches englobant les mécanismes biologiques clés : l'évolution, la physiologie, les interactions biologiques, la démographie, la dispersion et les interactions avec l'environnement (Urban *et al.*, 2016). Parmi ces approches, celles se focalisant sur les traits (« *traits-based approaches* »), c'est-à-dire sur les caractéristiques des espèces et leurs impacts sur le fonctionnement des écosystèmes (en se libérant des classifications taxinomiques), sont de plus en plus utilisées (McGill *et al.*, 2006 ; Violle *et al.* 2007 ; Litchman et Klausmeier, 2008). En effet, celles-ci permettent : (i) d'élargir nos connaissances sur la structuration des communautés biologiques et ses liens avec les fonctions écosystémiques ; et (ii) de prédire leur réorganisation dans un contexte de changement environnemental.

Les organismes planctoniques constituent un compartiment écologique d'intérêt des zones côtières, caractérisant les premiers maillons trophiques ou encore le stade de dispersion pour une majorité d'espèces benthiques et de larves de poissons. Le plancton de par son espérance de vie limitée et sa dynamique étroitement liée aux changements de son environnement, est aujourd'hui considéré comme un bon indicateur de la perturbation du milieu, en relation avec le climat (Hays *et al.*, 2005), mais également en lien avec d'autres processus anthropiques telle que l'eutrophisation (Garmendia *et al.*, 2013 ; Högländer *et al.*, 2013). Malgré ce rôle clé, le plancton des côtes algériennes est peu connu. Ainsi, l'étude des communautés planctoniques et l'estimation de leurs abondances sont essentielles pour comprendre le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes marins.

L'objectif de ce travail est d'évaluer l'impact des variations environnementales sur la diversité et la structure des communautés zooplanctoniques (plancton animal) dans une zone côtière dans l'est d'Algérie « baie de Jijel ». Les travaux de la présente thèse visent : (i) l'analyse des variations spatio-temporelles de la composition et de l'abondance du zooplancton peuplant la baie de Jijel, (ii) l'étude de l'impact de l'eutrophisation sur l'organisation biologique et la biodiversité fonctionnelle d'un groupe majeur du plancton, les copépodes, par le biais d'analyse de données régionales des eaux côtières de la mer Méditerranée (travail de collaboration université de Bejaia-université du Littoral-IFREMER, France). La finalité est d'intégrer davantage de connaissances écologiques pour mieux décrire le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes sous l'influence anthropique.

La thèse comporte quatre parties. La première partie présente un état de l'art qui développe l'importance du zooplancton marin, les caractéristiques de la mer Méditerranée, l'impact du changement climatique et de l'eutrophisation sur celle-ci ainsi qu'une présentation de la base des approches des « traits fonctionnels ». La deuxième partie donne la description du site d'étude et des stations d'échantillonnage ainsi que les méthodes d'analyse et d'estimation du zooplancton. Cette partie s'achève avec une description de la modélisation des traits utilisés dans l'étude de l'impact de l'eutrophisation sur les assemblages de copépodes. La troisième partie fournit les résultats obtenus sur la composition spécifique et l'abondance du zooplancton de l'est algérien (baie de Jijel) ; elle y décrit : (i) la variabilité saisonnière des principaux groupes zooplanctoniques et (ii) la

relation de leur abondance et de leur diversité avec les paramètres environnementaux des stations côtières étudiées. Elle traite parallèlement les Copépodes de la mer Méditerranée ; leur organisation biologique selon les concentrations de la chlorophylle-a. La thèse s'achève par une discussion générale qui pondère les résultats et explique leurs significations au plan local et régional méditerranéen. Enfin, les principales conclusions ont été fournies et les perspectives de nos travaux de recherche menés dans le cadre de la thèse ont été dégagées.

ÉTAT DE L'ART

I. PLANCTON

I.1. Définition et classification du plancton

Les écosystèmes marins abritent deux grands ensembles d'organismes : le Benthos, qui regroupe l'ensemble des organismes vivant à proximité des fonds et le Pelagos, qui rassemble les organismes vivant dans la colonne d'eau. Au sein du Pelagos, on trouve le Necton; ces organismes possèdent une puissance natatoire supérieure à la force des courants marins et sont capables de s'émanciper de la dynamique des masses d'eau. Il s'oppose au « **Plancton** » terme introduit par l'océanographe et zoologiste *Victor Hensen* (1887), provenant du grec, «*plagktós*» signifiant « errance », désigne l'ensemble des organismes aquatiques susceptibles d'être entraînés par le déplacement des eaux ([Bougis, 1974](#)).

À partir de cette définition générale, le plancton regroupe une importante diversité d'organismes en incluant à la fois des virus (Virio-plancton), des procaryotes (bactéries et Archées) et des eucaryotes (protistes, animaux, végétaux et champignons). On peut classer ces organismes selon leur mode de nutrition. Ainsi, le Phytoplancton constituant « le plancton végétal », intègre des organismes majoritairement autotrophes (ex : Cyanobactéries), mais de nombreuses espèces peuvent aussi utiliser des sources organiques de nutriments (hétérotrophie), on les considère alors comme des mixotrophes (ex : Dinoflagellés) ([Skovgaard et al., 2000](#) ; [Smalley et al. 2003](#) ; [Flynn et al., 2013](#) ; [Stoecker et al., 2017](#)). Pour les organismes hétérotrophes, une distinction a été établie entre les osmotrophes, dont le mécanisme de nutrition s'élabore à travers l'absorption de matière organique dissoute et sont rassemblés au sein du « Bacterio-plancton » tandis que les phagotrophes qui assimilent la matière organique particulaire, caractérisent le Zooplancton « plancton animal » ([Harris et al., 2000](#)). Selon le cycle biologique : on distingue le *holoplancton*, qui caractérise les organismes dits planctoniques durant toute leur vie, contrairement au *méropplancton*, qui définit les organismes vivant seulement une partie de leur vie au sein du plancton ([Newell et Newell, 1970](#) ; [Larink et Westheide, 2011](#)). Aussi, plusieurs catégories peuvent être définies par leur position verticale dans la colonne d'eau : (épiplancton : couche superficielle, mésoplancton : couche intermédiaire et bathyplancton : couche profonde). Sur le plan topographique, le plancton néritique ou côtier définit les espèces vivant à la province côtière, le plancton océanique, vit au large des côtes ([Lakkis, 2011](#)).

1.2. Phytoplancton : Diversité et fonction

Le phytoplancton est constitué d'un ensemble hétérogène de microalgues unicellulaires (exceptionnellement : multicellulaires), qui sont soit solitaires ou coloniales (Sournia, 1978), vivant principalement dans la couche illuminée de la colonne d'eau (*zone euphotique*), où la lumière est suffisante pour réaliser la photosynthèse (Ryther, 1956).

Il représente un groupe diversifié sur le plan taxonomique et comprend environ 20 000 espèces réparties dans au moins huit divisions taxonomiques ou phylums (Falkowskiet al., 2004). Les principaux composants du phytoplancton dans la mer sont les Diatomées, les Dinoflagellés et les Coccolithophores (Sournia, 1978). La diversité morphologique, étant souvent liée à une adaptation à la mobilité (flottaison, et mouvements verticaux) rend leur forme extrêmement variée (Zeitzschel, 1978). D'après la classification en classe de taille proposée par Sieburth *et al.* (1978) (Fig.1), le phytoplancton appartient à la fois au picoplancton (0,2-2 μm) (Prochlorophytes), au nanoplancton (2-20 μm) (Cyanobactéries, Dinoflagellés, Chlorophycées), au microplancton (20-200 μm) (Diatomées), et plus rarement au mésoplancton (0,2-20 mm).

Bien qu'il ne représente que moins de 1% de la biomasse photosynthétique terrestre, le phytoplancton n'assure pas moins de 45% de la production primaire nette annuelle de la planète et de plus de 75% de la productivité primaire à l'échelle des océans (Falkowski, 1994 ; Falkowski *et al.*, 1998 ; Field *et al.*, 1998 ; Behrenfeld *et al.*, 2001). Il constitue la base des niveaux trophiques marins (Azam et Malfatti, 2007) et fournit la matière organique aux organismes qui composent la vaste majorité de la vie marine, sa structure communautaire influence fortement la dynamique des réseaux trophiques (Cloern et Dufford 2005 ; Falkowski, 2012).

Ces organismes photosynthétiques, sont la source originale d'oxygène indispensable à la vie sur Terre, ce qui explique leur rôle crucial dans les cycles biogéochimiques globaux notamment à travers la séquestration du carbone atmosphérique et son potentiel export vers l'océan profond (Falkowski, 1998 ; Falkowski, 2000 ; Legendre et Rivkin, 2002; Falkowski, 2003) participant ainsi à la régulation du climat (Gregg *et al.*, 2003 ; Falkowski, 2012).

Figure 1 : Distribution des spectres de taille des différents compartiments planctoniques (retravaillée depuis la fig.1 de Sieburth et al., 1978).

1.3. Zooplancton : Diversité et fonction

Le zooplancton correspond au second niveau trophique dit des « consommateurs primaires », comprend plusieurs dizaines de milliers d'espèces. Il se rassemble majoritairement dans le microplancton comme les protistes hétérotrophes tels que les ciliés. On trouve également les premiers stades de développement de métazoaires (*nauplii* de crustacés) et certaines larves méroplanctoniques. Le mésoplancton, est dominé par le Sous-Embranchement des Crustacés qui se compose de 8 ordres majeurs qui sont les ostracodes, les cirripèdes, les amphipodes, les mysidés, les décapodes, les euphausiacés, les cladocères et les copépodes. D'autres organismes tels que les chaetognathes, les ptéropodes et les larves de poissons participent également largement à cette classe de taille.

Les organismes « gélatineux » dominant au sein du macroplancton (2-20 cm) et mégaplancton (>20 cm). Les gélatineux incluent de nombreux groupes systématiques tel que des cnidaires (hydroméduses, scyphoméduses et siphonophores), des cténophores et des tuniciers (salpes, doliolles, pyrosomes) exception faite pour les appendiculaires que l'on retrouve en plus grand nombre au sein du mésoplancton. Ces deux classes de taille sont caractérisées par une diversité spécifique plus faible que chez les autres classes de taille, et en particulier chez le mégaplancton qui ne comprend qu'une faible diversité (Harris et al., 2000) (Tab.1).

Tableau 1 : Systématique des principaux groupes méta-zooplanctoniques et proto-zooplanctoniques (en gras, souligné), issus de la classification de *WoRMS (2016)*.

Domaine	Règne	Phylum	Sous-Phylum	Classe	Sous classe	Ordre principaux	Sous ordres
<i>Eukaryota</i>	<i>Chromista</i>	<i>Ciliophora</i>		<i>Oligotrichea</i>		<i>Choreotrichida</i>	<u><i>Tintinnida</i></u>
	<i>Animalia</i>	<i>Arthropoda</i>	<i>Crustacea</i>	<i>Maxillopoda</i>	<i>Copepoda</i>	<u><i>Calanoida</i></u>	
						<u><i>Cyclopoida</i></u>	
						<u><i>Harpacticoida</i></u>	
						<u><i>Monstrilloida</i></u>	
					<u><i>Cirripedia</i></u>		
				<u><i>Ostracoda</i></u>			
				<i>Malacostraca</i>	<u><i>Amphipoda</i></u>		
					<u><i>Mysida</i></u>		
					<u><i>Euphausiacea</i></u>		
				<i>Branchiopoda</i>		<i>Diplostraca</i>	
		<u><i>Chaetognatha</i></u>					
		<i>Mollusca</i>		<u><i>Gasteropoda</i></u>			
		<u><i>Cnidaria</i></u>		<u><i>Hydrozoa</i></u>		<u><i>Siphonophorae</i></u>	
				<i>Scyphozoa</i>			
		<i>Ctenophora</i>					
<i>Chordata</i>	<i>Tunicata</i>	<i>Thaliaceae</i>		<u><i>Salpida</i></u>			
				<u><i>Doliolida</i></u>			
				<u><i>Pyrosomida</i></u>			
	<i>Urochordata</i>	<u><i>Appendicularia</i></u>					

1.3.1. Rôle du zooplancton dans le réseau trophique

Le zooplancton réalise la production secondaire dans les réseaux trophiques marins (Lehman, 1988). Il occupe une place clé dans la dynamique écosystémique car il est à l'interface entre les autotrophes et les grands hétérotrophes (Kruse *et al.*, 2010). En effet il se nourrit du phytoplancton (Banse, 1994) ou d'autres micro-organismes du proto-zooplancton (Calbet, 2001 ; Calbet et Landry, 2004 ; Turner, 2004 ; Calbet et Saiz, 2005), puis à son tour est consommé par des petits poissons pélagiques, ou même de grands mammifères marins et oiseaux, ce qui permet le flux des matières vers les échelons supérieurs de la chaîne trophique.

La production du zooplancton est fonction de la concentration en nourriture, ce qui implique un contrôle exercé par les bas niveaux trophiques vers les échelons supérieurs (contrôle «*bottom up*») (West *et al.*, 2009). L'écosystème pélagique est également contrôlé par les échelons trophiques supérieurs tels que les grands prédateurs de poissons planctonophages, réduisant ainsi la pression trophique sur le zooplancton par diminution du nombre de prédateurs. Ainsi, le développement de la communauté zooplanctonique ne dépend pas uniquement de la concentration en nourriture disponible mais aussi de la pression trophique qu'elle subit par les organismes zooplanctonophages (contrôle «*top down*») (Spivak *et al.*, 2007). Enfin, dans certains cas de perturbation de l'écosystème pélagique marin, le zooplancton gélatineux domine l'écosystème planctonique et exerce une pression trophique à la fois sur le même échelon trophique (ex : copépodes) et sur l'échelon supérieur (ex : larves et juvéniles de poissons planctonophages) (contrôle «*taille de guêpe*») (Richardson *et al.*, 2009 ; Jaspers *et al.*, 2015) (Fig.2).

D'autres part l'abondance et la composition du zooplancton affectent fortement le recrutement de divers poissons d'importance économique comme la morue, l'anchois, le flet, la sardine et le thon, dont les stades larvaires et juvéniles ciblent souvent les copépodes (Costalago, 2015 ; Beaugrand *et al.*, 2003).

Figure 2 : (a) Différents types de contrôles de l'écosystème pélagique marin simplifié par quatre échelons trophiques. (b) Contrôle et réponse des différents échelons trophiques en terme d'abondance en fonction du temps (issue de *Cury et al., 2001*).

1.3.2. Rôle du zooplancton dans la pompe biologique

La pompe biologique à carbone « *Biological pump* » est une série de processus biologiques qui interviennent dans le transport du carbone de la surface à l'Océan profond (*Volk et Hoffert, 1985 ; Ducklow et al., 2001*). Elle est fortement régulée par la communauté du zooplancton (*Steinberg et al., 2000 ; Legendre et Rivkin 2002*) (**Fig.3**).

Le zooplancton transforme jusqu'à 40% de la production primaire (*Frangoulis et al., 2005*). En consommant du phytoplancton, il relâche de nombreuses particules détritiques (« *sloppy feeding* », *Møller, 2005*) et produit des pelotes fécales (*Paffenhöfer et Knowles, 1979 ; Turner, 2002 , Robinson et al., 2010*), qui vont s'agréger et ainsi participer au transport passif de la matière organique (*Turner, 2015 ; Cavan et al., 2017*). Les facteurs affectant l'efficacité des exportations de pelotes fécales comprennent la température (*Bendtsen et al., 2015 ; Marsay et al., 2015*), les saisons (*Urban et al., 1993 ; Frangoulis et al., 2001*), le type

ou la disponibilité d'aliments et la composition de la pelote fécale (Francois *et al.*, 2002 ; Ploug *et al.*, 2008 ; Atkinson *et al.*, 2012 ; Dagg *et al.*, 2014), la colonisation microbienne (Turner, 1979 ; Sampei *et al.*, 2009 ; Belcher *et al.*, 2016) et la dégradation mécanique (Sampei *et al.*, 2009) . Le zooplancton contribue également au flux des pelotes fécales, par leur transformation via des processus d'ingestion (coprophagy), de fragmentation (coprorhexy) et de relâchement (coprochaly) (Lampitt *et al.*, 1990; Noji *et al.*, 1991 ; Iversen et Poulsen, 2007).

D'autre part, le zooplancton réalise d'importantes migrations nyctémérales (Steinberg *et al.*, 2000 ; Hays, 2003). De nombreux organismes zooplanctoniques migrent en profondeur le jour pour échapper aux prédateurs visuels, augmenter (ou diminuer) leur dispersion spatiale, ou encore trouver un partenaire pour la reproduction ; par la même occasion, ils permettent de transporter activement la matière organique vers le fond (Frangoulis *et al.*, 2005 ; Passow et Carlson, 2012 ; Hansen et Visser, 2016) à travers la respiration (Bianchi *et al.*, 2013), l'excrétion (Steinberg *et al.*, 2008), la défécation (Angel, 1984) et d'autres processus métaboliques (Longhurst *et al.*, 1990).

La pompe biologique à carbone est responsable de l'absorption de 5-13 PgC an⁻¹ (Dunne *et al.*, 2005 ; Henson *et al.*, 2011 ; Laws *et al.*, 2011 ; Siegel *et al.*, 2014), contribuant de manière substantielle à l'absorption du CO₂ anthropique de l'atmosphère et à la régulation du climat (Richardson, 2008 ; Beaugrand *et al.*, 2010 ; Steinberg et Landry, 2017).

De plus les communautés zooplanctoniques sont fortement soumises aux processus physiques dans la colonne d'eau et constituent ainsi de véritables indicateurs biologiques des changements climatiques (Beaugrand *et al.*, 2002 et 2003 ; Fernandez des Puelles *et al.*, 2004) et de la pollution (Frangou et Papathanassiou, 1991; Uriarte et Villate, 2005 ; Uye, 1994). En effet le zooplancton a un très fort taux de renouvellement, et les variations d'abondance et de structure des communautés en réponse aux changements environnementaux sont rapidement perceptibles (Harris *et al.*, 2000 ; Hays *et al.*, 2005)

Figure 3 : Représentation des voies d'exportation du carbone par le zooplancton dans l'écosystème marin (retravaillée depuis la fig.1 de Steinberg et Landry, 2017).

1.4. Influence des paramètres environnementaux sur le zooplancton

La distribution du zooplancton dépend fortement d'un certain nombre de facteurs tels que les propriétés physico-chimiques du milieu et les facteurs biotiques (Ahmad *et al.*, 2011 ; Alexander, 2012 ; Cottenie *et al.*, 2001 ; Rajagopal *et al.*, 2010 ; Richardson, 2008) . Les paramètres environnementaux sont des éléments importants ; par exemple, la température de l'eau a un impact sur la croissance et le développement des organismes et peut influencer leur mortalité (Hall et Burns, 2001). Différentes espèces montrent des tolérances variées aux augmentations ou aux réductions de la température, et les individus

particulièrement sensibles sont éliminés par celle-ci (Andrulewicz *et al.*, 2008 ; Tunowski, 2009).

Comme pour la température la salinité a un impact significatif sur les organismes. Ces derniers ajustent les concentrations salines de leur corps selon la salinité du milieu environnant. Les changements de salinité sont la cause directe de la disparition de certaines espèces et de l'apparition d'autres (Ojaveer *et al.*, 2010). Une salinité excessivement élevée ou faible peut également inciter les organismes à migrer afin d'éviter des conditions environnementales défavorables. Les variations de salinité peuvent aussi contribuer indirectement aux pénuries alimentaires et, par conséquent, elles ont un impact sur l'abondance du zooplancton (Perumal *et al.*, 2009).

Le pH de l'eau peut également avoir un impact sur le zooplancton ; un pH bas entraîne une diminution de l'abondance du zooplancton, ainsi qu'une diminution de la biodiversité et la perte de certaines espèces (Dehui, 1995 ; Ivanova et Kazantseva, 2006 ; Yamada et Ikeda, 1999), tandis que les conditions alcalines qui accompagnent une production primaire élevée favorisent la croissance et l'abondance du zooplancton (Bednarz *et al.*, ; Mustapha, 2009).

La disponibilité de la lumière détermine la répartition des producteurs, ce qui a un impact indirect sur la diversité et la répartition des consommateurs. En effet, la quantité et la qualité de la nourriture sont des variables qui contrôlent l'activité et la dynamique du zooplancton (Rossi et Jamet, 2008). Elle influence également la migration verticale du plancton qui nécessite une intensité lumineuse spécifique pour de nombreux processus physiologiques. La lumière exerce également un impact indirect sur d'autres facteurs physiques tels que la température et la couleur de l'eau (Andrulewicz *et al.*, 2008).

L'oxygène dissous dans l'eau, nécessaire à la survie de tous les organismes aquatiques, est un autre facteur abiotique important. Les carences en oxygène peuvent influencer directement la mortalité des organismes. De plus, des influences indirectes sont observées à travers les interactions prédateurs-proies puisque l'hypoxie influence les espèces mobiles en changeant leur distribution horizontale ou verticale (Decker *et al.*, 2004).

De nombreux auteurs (Kudari et Kanadami, 2008 ; Paturej, 2005, 2006 ; Pinto Coelho *et al.*, 2005 ; Wang *et al.*, 2007 ; Yildiz *et al.*, 2007) affirment que la disponibilité des nutriments a un impact significatif sur la composition et l'abondance du zooplancton. Lorsque le milieu

est oligotrophe, les grandes formes herbivores (copépodes : Calanoida) dominant, tandis que dans un milieu eutrophe, de petites formes détritivores et des organismes prédateurs (copépodes : Cyclopoida, rotifères) sont abondants (González *et al.*, 2011).

II. COPÉPODES

II.1. Définition et morphologie des copépodes

Les Copépodes sont l'un des principaux constituants du zooplancton et sont considérés comme les métazoaires les plus abondants dans l'océan et, peut-être, sur la planète (Humes, 1994 ; Siokou Frangou *et al.*, 2010). Il a été montré qu'ils comptaient pour près de 80% de la biomasse méso-zooplanctonique à l'échelle globale (Verity et Smetacek, 1996 , Jonasdottir *et al.*, 1998).

Le terme de « Copépode » est composé de deux racines grecques : « *kope* » et « *pods* » qui signifient rame et pied respectivement, faisant référence à leurs pattes en forme de rames. Leur taille ne mesure le plus souvent qu'un ou deux millimètres (les espèces les plus petites mesurent environ 0,2 mm et les plus grandes environ 10 mm (espèces polaires et abyssales)).

Leur corps en forme de torpille, est protégé par un exosquelette presque totalement transparent, et muni d'une tête arrondie ou bien d'un rostre. Ils possèdent un œil médian, généralement au centre de la tête, ce qui les rend pour la plupart très sensible à la lumière. La tête ou céphalosome (six segments fusionnés) et le thorax ou métasome (cinq segments) constituent souvent un ensemble homogène appelé prosome, dont chaque segment porte une paire d'appendices. L'abdomen ou l'urosome est généralement plus étroit, et contient cinq segments sans appendices, plus ou moins fusionnés en fonction de l'espèce.

Concernant les appendices, les copépodes possèdent deux paires d'antennes, la première paire « antennule » étant souvent longue et bien visible alors que la seconde « vraie antenne » est plus courte. Antennules et antennes jouent un rôle sensoriel mais aussi locomoteur ou préhenseur dans de nombreux cas. Au niveau du céphalosome, on trouve 4 paires d'appendices entourant la bouche et impliquées dans la capture de la nourriture : les mandibules, la maxillules, les maxilles et les maxillipèdes. Les segments thoraciques portent, quant à eux, chacun une paire de péréiopodes (biramées) qui participent à la locomotion. La dernière paire de péréiopode est souvent modifiée en organe de copulation. Sa morphologie est différente selon le sexe : à peine visible chez la femelle, elle est hypertrophiée et en

forme de crochet chez le mâle. Le premier segment abdominal « segment génital » porte les orifices génitaux. Le dernier segment présente deux extensions plus ou moins développés formant la furca (Rose, 1933) (Fig.4).

Les appendices portent souvent un grand nombre de soies sensorielles qui jouent un rôle dans la prédation et l'échappement aux prédateurs (Gill, 1986 ; Kiørboe et Visser, 1999). De plus de nombreuses espèces de copépodes possèdent des axones myélinisés dont la structure complexe ressemble à celle des axones des vertébrés, ce qui leur confère une rapidité et une puissance de réaction, rares chez les invertébrés (Davis *et al.*, 1999 ; Weatherby et Lenz, 2000 ; Lenz *et al.*, 2005).

Figure 4 : Organisation d'un copépode calanoïde femelle
(Crédits : *Encyclopædia Universalis France, 2017*).

II.2. Diversité des copépodes

Les copépodes forment une sous classe appartenant aux sous embranchement des crustacés. Un groupe très ancien, ayant probablement divergé des autres taxons d'arthropodes entre 388 et 522 millions d'années (Regier *et al.*, 2005). Extrêmement diversifié, ils comprennent dix ordres contenant 210 familles, 2400 genres et plus de 14 000

espèces décrites dont plus de 10 000 sont marines. Parmi ces dix ordres, cinq présentent une grande importance numérique. Certains ne renferment que des formes libres : Calanoida, Harpacticoida (avec de rares cas de commensalisme), d'autres sont dans leur immense majorité commensaux et parasites, mais montrent quelques formes libres : Cyclopoida, Poecilostomatoida, et Siphonostomatoida, l'un étant totalement parasite interne et l'autre libre uniquement à l'état adulte ou/et juvénile (Monstrilloida).

Les quatre ordres restants : Platycopioidea, Misophrioida, Mormonilloida et Gelyelloida, sont de moindre importance à l'exception de leur phylogénie, ils sont présents dans le milieu marin, sauf le dernier dans les eaux souterraines. Avec plusieurs milliers d'espèces connues, les Harpacticoides (54 familles), les Cyclopoïdes (90 familles) et les Calanoïdes (41 familles) sont les groupes de Copépodes les mieux représentés. En comparaison, les Mormonilloïdes (1 famille), les Gelyelloïdes (1 famille), les Misophrioides (3 familles) et les Platycopioïdes (1 famille) ne comptent respectivement que 2, 2, 34 et 11 espèces connues (Razouls *et al.*, 2019).

II.3. Stratégies d'alimentation et régime trophique chez les copépodes

Compte tenu de la diversité spécifique, la variabilité morphologique et les fenêtres environnementales occupées, le type de nourriture (régime trophique) et la stratégie d'alimentation vont être très différents d'une espèce de copépodes à l'autre, mais aussi d'un stade de développement à l'autre et d'une saison à l'autre.

On distingue les stratégies d'alimentation suivantes : les copépodes qui se nourrissent en embuscade sont suspendus immobiles dans l'eau, et attaquent les proies qui nagent dans leur sphère perceptive (Svensen et Kiørboe, 2000 ; Jiang et Paffenhöfer, 2008). Les copépodes qui se nourrissent en croisière se déplacent activement dans l'eau à la recherche de proies. Les copépodes filtreurs créent des courants de balayage à travers leurs appendices buccaux, les proies sont capturées individuellement par les maxillaires qui s'ouvrent en réponse à leur détection (Paffenhöfer *et al.*, 1982 ; Nishida et Ohtsuka, 1996). Les cyclopoïdes utilisent ce mode d'alimentation ainsi que certains calanoïdes (par exemple : *Acartia* sp.) (Van Duren et Videler, 2003). Certains copépodes se nourrissent de particules, ils colonisent de gros agrégats de neige marine (détritus marins tombant des couches supérieures d'eau vers les fonds de l'océan) pour s'alimenter pendant de longues périodes; quant aux copépodes parasites, ils colonisent les hôtes, tels que les poissons (Brun *et al.*, 2017).

L'alimentation par filtration est intrinsèquement plus efficace du fait que (i) la création des courants augmente la vitesse de rencontre des proies (ii) les copépodes filtreurs sont soit herbivores et ingèrent des algues phytoplanctoniques unicellulaires (Paffenhöfer *et al.*, 1982 ; Nishida et Ohtsuka, 1996) ou carnivores et se nourrissent de Protozoaires, de Rotifères et de larves d'autres Crustacés (Paffenhöfer et Strickland, 1970 ; Iversen et Poulsen, 2007), tandis que les prédateurs sont exclusivement des carnivores (Kiørboe, 2011). Certaines espèces sont capables de basculer entre les deux modes d'alimentation, par exemple : *Calanus pacificus* (Landry, 1981) *Acartia tonsa* (Jonsson et Tiselius, 1990).

II.4. Reproduction chez les copépodes

Chez les copépodes la reproduction est sexuée et se fait toujours via un accouplement contrairement à beaucoup d'autres espèces aquatiques, comme pour les chaetognathes (Reeve et Walter, 1972) qui sont hermaphrodites, ou encore les méduses qui génèrent directement les gamètes dans le milieu. Le processus reproductif des copépodes a lieu tout au long de l'année ou saisonnièrement selon l'espèce, la disponibilité en nourriture et l'environnement (Katona, 1973).

II.5. Succès écologique des copépodes

L'énorme succès écologique des copépodes pélagiques marins est attribué à trois facteurs : (i) une détection des proies et une fuite face aux prédateurs très efficaces et permises par leur morphologie « en torpille », leurs antennules sensorielles et leurs muscles propulseurs ; (ii) leur capacité à filtrer un impressionnant volume d'eau (106 fois le volume de leur corps par jour) dans un environnement visqueux et pauvre en ressources, couplée à une détection et capture des proies via un courant de filtration, ou en parcourant activement la colonne d'eau ; et (iii) des rencontres fréquentes entre les partenaires (dans un environnement en trois dimensions pourtant très dilué) facilitées par l'existence d'une reproduction sexuée à chaque génération du cycle vital (Kiørboe, 2011).

III. MER MÉDITERRANÉE

III.1. Géographie de la mer Méditerranée

Comme sa racine étymologique le suggère, la mer Méditerranée (littéralement « au milieu des terres ») est une mer intercontinentale semi-fermée, profondément enfoncée dans de grandes masses continentales : l'Europe au Nord, l'Asie à l'Est et l'Afrique au Sud, elle s'étend d'Ouest en Est sur environ 4000 km, de 6°W à 36°E en longitude et entre 30°N et 46°N en latitude. Bien que sa surface (~ 2.5 millions km²) et son volume (~ 3.7 millions km³) ne constituent respectivement que 0,82% et 0,32% de l'océan mondial, cette mer est considérée comme une des plus grandes mers de la Terre (Somot, 2005). Cette dernière, est connectée à l'océan Atlantique par l'étroit et superficiel détroit de Gibraltar et reliée à la Mer Noire par les détroits du Bosphore et des Dardanelles via la Mer de Marmara, et à la Mer Rouge par le canal artificiel de Suez (Siokou Frangou *et al.*, 2010).

La Méditerranée est subdivisée en deux bassins principaux : le bassin Ouest ou occidental et le bassin Est ou oriental, tous deux séparés par le seuil de Sicile (Malanotte Rizzoli *et al.*, 2014). Chaque bassin est lui-même divisé en sous bassins parfois eux même subdivisés en différentes zones géographiques de tailles inférieures portant le nom de mers, golfes ou baies (Fig.5).

Figure 5 : Les principaux bassins, sous-bassins, golfes, canaux et détroits en Mer Méditerranée (retravaillée depuis la fig. 1 de Siokou Frangou *et al.*, 2010).

III.2. La mer Méditerranée un bassin de concentration

La situation semi-fermée du bassin méditerranéen, limitant considérablement les échanges avec l'océan, associée à un climat favorisant une évaporation importante et une faible pluviométrie, accroît le déséquilibre entre les gains d'eaux douces, liés aux précipitations, et leurs pertes (Lacombe *et al.*, 1981; Hopkins 1985 ; Béthoux, 1979; Sanchez Gomez *et al.*, 2011). Ce déficit a été estimé à environ $0,9 \text{ m.année}^{-1}$ (Bethoux *et al.*, 2002).

La Mer Méditerranée est donc un bassin de concentration qui transforme l'eau atlantique entrante en une eau typiquement méditerranéenne sortante : plus chaude et surtout plus salée. En effet, la salinité atteint une valeur moyenne de 38 et présente un gradient Ouest-Est avec une salinité de 36 au niveau du détroit de Gibraltar et 39,5 dans le bassin oriental (Somot, 2005 ; Bergamasco et Malanotte Rizzoli, 2010 ; Sanchez Gomez *et al.*, 2011).

Dans le bassin occidental, la température de surface varie de 12 à 13°C en hiver à 26°C en été, tandis que dans le bassin oriental, la température de surface est d'environ 16 à 17°C en hiver et 27°C en été. Les eaux profondes de la Méditerranée (de 250 m à la profondeur maximale) sont très homogènes et bien oxygénées, avec une température d'environ 12,8°C et une salinité d'environ 38,2 (Durrieu de Madron *et al.*, 2011).

En échangeant de l'eau, de la salinité, de la chaleur et d'autres propriétés avec l'océan Atlantique et avec l'atmosphère, la mer Méditerranée est considérée comme une machine thermodynamique (Robinson *et al.*, 2001; Sanchez Gomez *et al.*, 2011), cela a conduit certains auteurs à la caractériser d'océan miniature (Béthoux *et al.*, 1999). D'après plusieurs auteurs, la circulation des masses d'eau le long de la côte algérienne, est caractérisée par une dynamique méso-échelle intense (Ruiz *et al.*, 2002 ; Salas *et al.*, 2002 ;

Millot et Taupier

Letage, 2005 ; García Olivares *et al.*, 2007 ; d'Ovidio *et al.*, 2009).

Le littoral complexe et la bathymétrie du bassin méditerranéen, ajoutés à une forte saisonnalité, ainsi que les modèles de circulation et le ruissellement des rivières, conduisent à une grande diversité environnementale à l'échelle régionale et locale. En effet La région méditerranéenne correspond à l'un des 25 « hotspot » de diversité les plus importants du monde (Lopez Moreno *et al.*, 2011 ; Durrieu de Madron *et al.*, 2011) , caractérisée par l'un des plus forts niveaux d'endémisme (près de 25% des espèces) (Bianchi et Morri, 2000 ; Coll *et al.*, 2010).

III.3. Productivité et diversité planctonique en mer Méditerranée

La mer Méditerranée est caractérisée par des eaux oligo à ultra-oligotrophes (Boss *et al.*, 2004 ; Coll *et al.*, 2010). Ses eaux sont parmi les plus pauvres en nutriment de l'océan mondial en surface tant qu'en profondeur (Psarra *et al.*, 2005). La concentration des sels nutritifs suit un gradient négatif Ouest-Est en diminuant au fur et à mesure de son rapprochement du bassin oriental de la Méditerranée (Ignatiades *et al.*, 2009 ; Siokou Frangou *et al.*, 2010 ; Nowaczyk *et al.*, 2011). Cette carence en nutriments entraîne une faible production primaire (Siokou Frangou *et al.*, 2010) et une faible biomasse de phytoplancton (moins de 0,25 mg/mL) (Fig.6). Cette dernière est à la dominance du picophytoplancton (principalement prochlorophytes), de cyanobactéries (*Synechococcus*) et de dinoflagellés (Marty *et al.*, 2002 ; Uitz *et al.*, 2012).

Les augmentations majeures de la biomasse sont corrélées à la croissance du microphytoplancton, qui est généralement composé de grandes colonies de diatomées (Marty *et al.*, 2002 ; Marty et Chiavérini, 2010). Les principaux genres sont *Asterionellopsis*, *Chaetoceros*, *Pseudo-nitzschia*, *Thalassionema* et *Thalassiosira* (Siokou Frangou *et al.*, 2010).

Figure 6 : Climatologie des concentrations moyennes en chlorophylle-a de surface (mg/m³) basée sur 10 années de données de couleur de l'eau (1997-2007) (repris d'Ortenzio et Ribera d'Alcalà, 2009).

En ce qui concerne le zooplancton, la domination mondiale des copépodes dans la colonne d'eau s'applique également dans la Méditerranée (Siokou Frangou *et al.*, 2010), ils représentent ~50 à 99% de l'abondance du mésozooplancton, suivi des appendiculaires (~1 à 22 %) et des cladocères (~1 à 11 %) aussi bien au niveau des zones néritiques (Calbet *et al.*, 2001 ; Fernández de Puelles *et al.*, 2003 ; Riandey, 2005) que dans les eaux du large (Saiz *et al.*, 1999 ; Alcaraz *et al.* 2003 ; Mazzochi *et al.*, 2003 ; Siokou Frangou *et al.*, 2009).

Les chaetognathes et les siphonophores sont des espèces carnivores fréquemment rencontrées en mer Méditerranée. Les filtreurs gélatineux, comme les salpes et les méduses, produisent souvent des « blooms » spectaculaires dans les eaux chaudes, qui incitent la préoccupation publique à l'heure actuelle.

Comme dans la plupart des océans, les zones les plus productives en Méditerranée sont principalement localisées dans les zones côtières ou néritiques. Globalement les distributions spatiales de l'abondance et de la biomasse présentent une diminution de la côte vers le large qui s'accompagne d'une différenciation dans la composition des communautés (Champalbert, 1996 ; Gaudy *et al.*, 2003 ; Siokou Frangou *et al.*, 2010) , par exemple, les copépodes calanoides tels que *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Temora stylifera* et *Centropages typicus* sont plus abondant à la côte qu'au large (Mazzochi et Ribera d'Alcalà, 1995 ; Saiz *et al.*, 1999 ; Calbet *et al.*, 2001).

Cependant, il existe en zone hauturière des régions productives, au niveau de structures hydrodynamiques à méso-échelle, comme les zones frontales localisées en mer Catalane et en mer des Baléares (Alcaraz *et al.*, 1994 ; 2007), en mer Ligure (Licandro et Icardi, 2009), en mer d'Alboran (Youssara et Gaudy, 2001) et en mer Egée (Siokou Frangou *et al.*, 2009) ainsi que les tourbillons cycloniques comme au large de l'Algérie (Riandey, 2005 ; Riandey *et al.*, 2005) qui possèdent une turbulence accrue permettant les remontées d'eau de fond plus riche en sels nutritifs qui contribuent à des abondances et des biomasses zooplanctoniques atteignant parfois les valeurs observées en zones côtières. D'autre part, on pense que la contribution relative des plus petits cyclopoïdes augmente avec le gradient croissant ouest-est de l'oligotrophie, tandis que les espèces plus grandes sont plus abondantes dans les zones plus froides et plus productives (Siokou Frangou *et al.*, 1997). Ainsi la distribution globale de l'abondance du zooplancton en Méditerranée révèle de fortes valeurs

locales aussi bien en zone côtière qu'en zone hauturière mais avec une plus forte variabilité spatiale dans le bassin Ouest et en mer Egée (Siokou Frangou *et al.*, 2010).

Peu d'informations précises sur la distribution de la communauté zooplanctonique à l'échelle de la Méditerranée sont actuellement disponibles.

III.4. Travaux antérieurs sur le plancton en Algérie

Le zooplancton des côtes algériennes est peu connu. Depuis les travaux pionniers de Rose (1925) et Bernard (1955) qui étaient limités à la description et la taxonomie du zooplancton d'Alger, très peu d'études ont été réalisées. Deux études sur le zooplancton ont été réalisées dans la baie d'Annaba : zooplancton de surface en condition d'eutrophisation de la baie d'Annaba par Oumissi *et al.* (1998) et la structure de copépodes de la baie d'Annaba et de la côte tunisienne adjacente étudié par Khélifi Touhami *et al.* (2007). Plus récemment, Laskri *et al.*, (2016) a analysé la composition et l'abondance du zooplancton de la baie d'Annaba soumise aux influences des apports estuariens.

En outre, Seridji (1968, 1970, 1971, 1989) a étudié les larves de Décapodes dans la baie d'Alger, Ramdane et Sameur (1999) ont étudié le zooplancton et la production secondaire dans la région de Sidi-Fredj. Riandey *et al.* (2005) a étudié l'effet des caractéristiques hydrodynamiques sur la dynamique du zooplancton dans le bassin algérien (dans le cadre du programme-cadre interdisciplinaire, fin juillet et début août 1997). Hafferssas et Seridji (2010) ont étudié les communautés des copépodes du bassin algérien dans le contexte de la campagne Mediproduct VI de juin 1990. Il existe peu de données sur l'abondance annuelle du zooplancton, la diversité et la composition des espèces. De plus, ces études présentent des différences dans le matériel d'échantillonnage, la période de prélèvement, la profondeur d'échantillonnage et les méthodes d'estimation du zooplancton.

La côte algérienne, cependant, a rarement été étudiée, bien que la composition et la distribution spatio-temporelle des populations de zooplancton et sa relation avec les facteurs environnementaux soient fondamentales pour comprendre la dynamique des écosystèmes pélagiques.

III.5. Changement climatique en Méditerranée

III.5.1. Définition du changement climatique

Plusieurs définitions permettant de cibler précisément la notion du « *changement climatique* » ont été rapportées au cours de ces dernières décennies, les plus pertinentes figurent, d'après la Convention-Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CCNUCC, 1994) ; les changements climatiques désignent des changements qui sont attribués directement ou indirectement à une activité humaine altérant la composition de l'atmosphère mondiale et qui viennent s'ajouter à la variabilité naturelle du climat observée au cours de périodes comparables.

Ou encore selon le GIEC, le changement climatique constitue une variation de l'état du climat que l'on peut déceler (par exemple au moyen de tests statistiques) par des modifications de la moyenne et/ou de la variabilité de ses propriétés et qui persiste pendant une longue période, généralement pendant des décennies ou plus. Il se rapporte à tout changement du climat dans le temps, qu'il soit dû à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine (IPCC, 2007).

III.5.2. Témoins du changement climatique en Méditerranée

Dans son dernier rapport portant sur le climat, le GIEC a considéré la région méditerranéenne comme un « **hotspot** » climatique, caractérisant les régions présentant les réponses les plus fortes et robustes face au changement global (IPCC, 2013). En ce sens, il semble que l'augmentation de la température de surface de la mer (SST) soit plus marquée en Méditerranée en comparaison de la moyenne mondiale et en particulier durant les étés (Magnan *et al.*, 2009). Récemment, une augmentation annuelle moyenne de la SST oscillant entre 0,24°C et 0,51°C par décennie a été identifiée depuis 1982, et des prévisions allant jusqu'à une augmentation de 2,6°C pour le siècle en cours ont été présentées (Shaltout et Omstedt, 2014). Les précipitations des régions méditerranéennes pourraient également être impactées par les changements globaux, une diminution de 12 mm.an⁻¹ depuis 1978 dans la partie Est de la méditerranée a été signalée (Sarris *et al.*, 2007) (Fig.7). Comme la Mer Méditerranée est un puits de carbone grâce à ses zones de formation d'eaux profondes, la concentration du carbone anthropique dans les eaux a augmenté, et le pH a diminué (Touratier et Goyet 2011).

Figure 7 : Prévisions des anomalies annuelles (colonne de gauche), des mois d'hiver DJF (colonne centrale), et des mois d'été JJA (colonne de droite) de la température et des précipitations en Méditerranée (scénario A1B). Cette prévision est basée sur les différences entre les observations de la période 1980 et 1999 comparées aux prévisions de la période 2080-2099, issues de 21 modèles. La ligne inférieure correspond au nombre de modèles ayant précisé cette prévision (IPCC, 2007).

III.5.3. Changement climatique et plancton

La distribution, l'abondance, la production et la biodiversité des différentes espèces ou groupes du plancton sont susceptibles d'être profondément affectés par les changements climatiques et les propriétés physiques et chimiques des océans, y compris la circulation, la stratification, les nutriments, la lumière et les métaux-traces (Richardson, 2008) L'inverse peut se produire également comme des variations de l'écologie du plancton et de sa biodiversité qui peuvent avoir un impact significatif et rapide sur la variabilité climatique par le biais de leur rôle biologique dans les bilans des pompes à carbone (Falkowski, 2012 ; Steinberg et Landry 2017).

En mer Méditerranée, bien qu'il n'y ait pas de consensus et qu'aucune tendance claire ne se soit dégagée, plusieurs études prévoient qu'en augmentant la stabilité verticale de la colonne d'eau et en diminuant la reconstitution des nutriments, le réchauffement de l'eau de mer entraînera des changements dans la phénologie, la biomasse et la structure des communautés phytoplanctoniques (Goffart *et al.*, 2002 ; Bosc *et al.*, 2004 ; Tunin Ley *et al.*, 2009). De plus, la Méditerranée étant une mer semi-fermée, les impacts attendus du changement climatique sur la structure et la dynamique des communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques pourraient affecter les écosystèmes beaucoup plus rapidement que dans d'autres régions océaniques (Lejeusne *et al.*, 2010, Siokou Frangou *et al.*, 2010).

III.5.3.1. Changement dans la diversité, l'abondance et la biomasse du plancton

À l'échelle mondiale, l'un des principaux effets du changement climatique sur les écosystèmes marins est de modifier le rythme et les modèles de production primaire (Brown *et al.*, 2010). Steinacher *et al.* (2010) suggèrent que la production primaire moyenne mondiale pourrait baisser de 2% à 20% d'ici 2100 par rapport aux conditions préindustrielles.

En mer Méditerranée, en augmentant la force de la stratification verticale, le réchauffement pourrait affecter l'apport en nutriments à la couche euphotique et donc réduire la production primaire. Marbà *et al.*, (2015), Goffart *et al.*, (2002) ont montré une diminution drastique de la biomasse phytoplanctonique accompagnée de la disparition de la floraison phytoplanctonique printanière typique de la Méditerranée en réponse, notamment, à des eaux plus chaudes. Plusieurs enquêtes multi-décennales ont été menées en mer Méditerranée (Berline *et al.*, 2012). Par exemple dans le golfe de Naples, une série chronologique de 1984 à 2000 a révélé une diminution du phytoplancton (Ribera d'Alcalà *et al.*, 2004), ainsi qu'une augmentation d'une espèce rare de copépodes et une faible diminution de la biomasse du zooplancton. Au niveau de l'abondance zooplanctonique, une diminution nette a été observée dans les années les plus chaudes (Fernández de Puellas *et al.*, 2007).

Dans la mer Ionienne, Conversi *et al.* (2009), ont démontré un changement radical dans la communauté des copépodes entre la fin des années 1980 et le début des années 1990. Le réchauffement combiné à des changements de circulation ont été identifiés comme les principales causes (Civitarese *et al.*, 2010).

[Lazzari *et al.*, \(2013\)](#) ont utilisé un modèle couvrant l'ensemble de la mer Méditerranée pour évaluer l'impact du changement climatique sur le cycle du carbone dans un modèle d'écosystème planctonique. Leur résultat indique que l'augmentation de la température alimente une augmentation des taux métaboliques, une réduction de la biomasse du système et une accumulation accrue de matière organique dissoute.

En utilisant un autre modèle, [Herrmann *et al.* \(2014\)](#) ont étudié la réponse du plancton pélagique et du cycle du carbone associé aux changements à long terme de la circulation océanique et atmosphérique dans les zones nord-ouest du bassin (golfe du Lion et mer Ligure). Leurs prédictions suggèrent que le changement climatique ne modifiera pas la dynamique saisonnière et la variabilité de l'écosystème planctonique dans un premier ordre mais prévoit une augmentation de la biomasse du zooplancton, en raison d'un gain dans les fractions de plus petite taille (nanozooplancton), et dans la biomasse du picophytoplancton. Comme [Lazzari \(2013\)](#), [Herrmann *et al. et al.*, \(2014\)](#) suggèrent que le changement climatique dans le nord-ouest de la Méditerranée favorisera les plus petits composants du plancton et renforcera l'activité de la boucle microbienne.

Contrairement aux niveaux trophiques plus élevés ([Ben Rais Lasram *et al.*, 2010](#) ; [Albouy *et al.*, 2012](#)), l'impact potentiel de la hausse des températures et de la salinité sur la composition des espèces de plancton a rarement été évalué. Malgré l'importance du plancton à la fois pour les réseaux trophiques et les cycles biogéochimiques, très peu d'études ont tenté de prévoir l'impact du changement climatique sur la production primaire et la composition des communautés en mer Méditerranée ([Lazzari *et al.*, 2013](#) ; [Herrmann *et al.*, 2014](#)).

De plus, l'acidification en mer Méditerranée renforcera les impacts attendus, avec une diminution de la biomasse des organismes calcifiants tels que les coccolithophores, qui sont d'importants producteurs primaires dans le plancton et les foraminifères ([Dias *et al.*, 2010](#) ; [The MerMex Group, 2011](#)).

III.5.3.2. Changements phénologiques

Lors des modifications climatiques, des changements phénologiques substantiels dans les communautés planctoniques ont été mis en évidence dans la synchronisation des cycles saisonniers de différentes espèces de plancton et leur cycle de développement (Edwards et Richardson, 2004). Par exemple, il a été observé que le méroplancton peut apparaître 27 jours plus tôt en moyenne (étude réalisée au cours des 45 dernières années) (Edwards et Richardson, 2004).

Des réponses différentielles entre phytoplancton et zooplancton peuvent entraîner un décalage entre les niveaux trophiques successifs et un changement dans le synchronisme entre la production primaire, secondaire et tertiaire (Cushing, 1990 ; Beaugrand *et al.*, 2003). Mazzocchi *et al.* (2011) ont fourni des preuves de changements phénologiques dans le mésozooplancton méditerranéen : l'assemblage de copépodes caractérisant les conditions printanières et estivales a diminué au cours de la période d'étude, car sa saison de haute production typique s'est raccourcie et a commencé plutôt dans l'année. En revanche, les communautés qui dépendent des conditions estivales et automnales sont restées stables sur le plan phénologique et ont été assez résistantes aux diminutions de la biomasse de phytoplancton.

III.5.3.3. Changement dans la dynamique et le fonctionnement des réseaux trophiques marins

La production primaire et secondaire joue un rôle clé dans les cycles biogéochimiques, ainsi que dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques et dans la productivité globale des écosystèmes marins. Par le biais de contrôles trophiques ascendants ou de taille de guêpe (Cury *et al.*, 2003), les changements à la base des réseaux trophiques peuvent passer de niveaux trophiques bas à élevés, avec des impacts potentiels sur la production des ressources vivantes et des pêcheries. Plusieurs auteurs ont établi que les fluctuations des rendements de la pêche sont liées aux fluctuations du phytoplancton, du zooplancton et des communautés benthiques (par exemple : Darnaude *et al.*, 2004, Edwards et Richardson, 2004, Cheung *et al.*, 2010, Barange *et al.*, 2014).

En mer Méditerranée, des observations antérieures suggéraient déjà qu'une réduction de la production primaire liée à une augmentation de la température de surface de la mer pourrait avoir des effets négatifs sur les prises de pêche et pourrait exacerber les tendances actuelles

de surpêche. Cette hypothèse a été confirmée par [Cheung et al. \(2011\)](#) dont les modèles prédisent que si les communautés de phytoplancton se déplacent vers des cellules de plus petite taille, le transfert d'énergie de la production primaire vers des niveaux trophiques plus élevés pourrait diminuer à l'avenir, avec une réduction associée au potentiel de capture. De plus, une diminution de la production primaire pourrait être préjudiciable à la conservation des taxons d'intérêt et à la biodiversité globale dans un contexte de changement global, avec des synergies potentielles avec la surpêche, la dégradation de l'habitat et les invasions biologiques.

Dans les écosystèmes marins, les conditions environnementales jouent un rôle important dans le recrutement des poissons (c'est-à-dire le nombre de poissons qui survivent à partir du stade larvaire précoce pour atteindre le stade de recrutement qui peut être ciblé par la pêche). Les larves de poissons étant très vulnérables à la famine, leur survie dépend fortement de la disponibilité des proies, ce qui signifie que la taille moyenne des proies, leur moment saisonnier et leur abondance sont cruciaux ([Beaugrand et al., 2003](#)).

L'hypothèse d'appariement ([Cushing, 1990](#)) souligne que la production des premières larves d'alimentation doit correspondre à la production de nourriture planctonique. Ainsi, en affectant la production primaire et secondaire et le calendrier, le changement climatique peut perturber la distribution et la phénologie des larves de poissons et affecter le recrutement et la production des stocks de poissons. Cela induit des effets indirects sur les structures du réseau trophique et les changements au niveau des écosystèmes ([Edwards et Richardson 2004](#) ; [Brander, 2010](#)).

En mer Méditerranée, les changements projetés dans les productions primaires et secondaires suggèrent des inadéquations trophiques entre les pré-recrues de poissons. Outre les impacts sur la production et le calendrier de production du plancton, le changement climatique peut également entraîner des changements dans la composition des espèces qui forment la base des réseaux trophiques marins. En effet, l'augmentation de la température de l'eau a déjà modifié la dynamique des populations de méduses en Méditerranée ([Coll et al., 2010](#)). Depuis plusieurs décennies, l'étendue et l'intensité des proliférations de méduses ont

augmenté, en particulier celles de *Pelagia noctiluca*, un prédateur planctonique des larves de poissons et de leurs proies zooplanctoniques (Licandro *et al.*, 2010).

En Méditerranée occidentale, la fréquence croissante de ces proliférations peut s'expliquer par l'altération de la structure trophique des écosystèmes due à la surpêche et / ou à l'eutrophisation d'une part, et par le réchauffement de la mer et les changements d'hydrographie de surface d'autre part (Licandro *et al.*, 2010 ; Canepa *et al.*, 2014). Comme déjà montré en mer Noire, elles peuvent affecter les pêcheries par des contrôles ascendants et descendants de la survie des larves de poissons (Daskalov *et al.*, 2007). En fait, les méduses affectent négativement le recrutement des poissons et, comme elles peuvent être venimeuses, elles peuvent également nuire à l'aquaculture et avoir de forts impacts écologiques et socio-économiques.

Compte tenu des projections actuelles du GIEC, Licandro *et al.* (2010) ont suggéré que les foyers de *P. noctiluca*, ainsi que d'autres espèces de méduses, pourraient devenir plus fréquents dans le bassin méditerranéen et s'étendre sur une plus longue période de l'année qu'auparavant, entraînant une altération du réseau trophique pélagique et réduisant ainsi la production halieutique. Par exemple, dans le nord-ouest de la mer Méditerranée, Molinero *et al.* (2005) ont constaté que l'augmentation des proliférations de méduses au cours des années 1980 était largement favorisée par des anomalies de température positives élevées. Ils ont mis en évidence la cascade trophique qui a eu lieu au milieu des années 80, avec la forte abondance de méduses et une baisse marquée de l'abondance des copépodes.

Cependant, la variabilité des copépodes a des implications directes pour les populations de poissons pélagiques et pour la pompe biologique de carbone dans l'océan profond (Ohman et Hirche, 2001 ; Calbet, 2008). Ainsi, l'écosystème pélagique méditerranéen pourrait évoluer vers un état alternatif avec moins de matière organique exportée et sujet au risque de remplacement des prédateurs de haut niveau trophique (exploités par la pêche) par des méduses (Gros, 2011).

III.6. Pollution en Méditerranée

La Méditerranée est l'une des mers les plus polluées du monde. Des millions de tonnes de déchets toxiques sont jetées directement en mer par l'industrie. D'autres facteurs tel que le transport maritime, la pollution urbaine et agricole avec les effets de tourisme contribuent à la pollution de la mer Méditerranée.

III.6.1. Les facteurs anthropiques de la pollution méditerranéenne

III.6.1.1. Littoralisation, urbanisation et industrialisation

De 1970 à 2000, la population de l'ensemble des pays riverains de la Méditerranée a crû fortement, de 285 millions à 427 millions d'habitants, soit 50 % au total dont 14 % pour les pays de la rive Nord et 101 % pour les pays des rives Est et Sud, ils mettent en évidence deux phénomènes : la littoralisation et l'urbanisation (OPECST, 2011). Le processus de littoralisation, soit la concentration des hommes et des activités sur les littoraux, est initialement engagé par la migration des populations rurales des arrière-pays vers les zones côtières. Cette densification des littoraux atteint aujourd'hui des stades avancés sur certains rivages des côtes méditerranéennes (Liziard, 2013). Au total, les populations côtières sont passées de 96 millions d'habitants à 145 millions entre 1970 et 2000, soit 51% d'augmentation dont 17,2% pour la rive Nord et 84% pour les rives Est et Sud (OPECST, 2011). Cette croissance de la population côtière continue à exister jusqu'à l'année 2015. Ce mouvement de littoralisation s'est accompagné d'une croissance des implantations urbaines. La population urbaine des régions côtières, mesurée par les agglomérations de plus de 10000 habitants, a également progressé en 2000. Les rives de la Méditerranée comprennent 85 villes dont la population évolue entre 300 000 et un million d'habitants et 601 villes de plus de 10000 habitants (OPECST, 2011). Cette pression démographique et tous les aménagements qui en découlent sont directement liés à la fragilisation des milieux naturels. Quatre principales menaces sur les côtes méditerranéennes sont identifiées : (i) les atteintes hydromorphologiques perpétrées en partie lors du développement touristique de masse (urbanisation, voie de communication...), (ii) les apports du bassin versant à l'origine d'une dégradation de la qualité des eaux (Eutrophisation, pollution toxique), (iii) les usages à l'origine d'incohérences de gestion des milieux (surfréquentation, etc.), (iv) la compétition biologique (espèces envahissantes).

III.6.1.2. Tourisme

Le bassin méditerranéen concentre 31%, soit le tiers, du tourisme mondial (OPECST, 2011). Ce dernier constitue l'une des sources de revenus les plus importantes de nombreux pays méditerranéens. L'une des caractéristiques du tourisme méditerranéen est qu'il est de type balnéaire et donc largement concentré sur le littoral, déjà surchargé. On ne peut pas nier les bénéfices économiques qu'il représente pour la région. Cependant, il a joué un rôle majeur dans la dégradation de l'environnement marin et côtier. Le littoral méditerranéen a subi une profonde modification avec une importante phase d'aménagements touristiques (ports de plaisance, stations balnéaires et voies de communication). Ce développement et cette surpopulation ont engendré de graves problèmes d'érosion et de pollution en de nombreux points du pourtour méditerranéen. De plus, le tourisme se concentre souvent dans des zones où la nature offre les plus grandes richesses et constitue une grave menace pour les habitats d'espèces méditerranéennes en danger.

III.6.1.3. Agriculture, pêche et aquaculture

Le monde agricole méditerranéen n'a pas échappé à la modernisation, avec son corollaire de restructuration, d'amendements en nitrates et en phosphates et d'emploi de pesticides, dont l'exutoire final est la mer. Si ces épandages d'engrais et de pesticides commencent à être plus mesurés sur la rive Nord, ils sont très présents au Sud et à l'Est de la Méditerranée. Les quantités de phosphore et azote arrivant en Méditerranée en provenance de l'agriculture ont été estimées respectivement à 976000 t/an et à 1 570000 t/an (EEA, 2006). Outre un usage excessif des pesticides, l'agriculture est une source de pollutions : (i) chimique, du fait du stockage incontrôlé de pesticides interdits (polluants organiques persistants) depuis des décennies dont les installations sont lessivées, en cas de fortes pluies vers les bassins versants, puis vers la mer ; (ii) physique, du fait de la présence, aux fins d'irrigation, d'une centaine de barrages réservoirs qui bloquent les limons et accroissent l'érosion naturelle des zones côtières.

La pêche s'effectue souvent sur les zones où les biotopes sont les plus riches. Elle a augmenté en Méditerranée à raison de 48 % environ depuis 1970 avec une forte exploitation des stocks vivants dans les fonds et des stocks de gros poissons pélagiques comme les thons et les espadons (EEA, 2006). La situation de certaines espèces méditerranéennes d'importance économique et commerciale est alarmante du fait de la surexploitation des

stocks. Plus de 65% des stocks commerciaux sont surexploités (UNEP/MAP, 2012). La perturbation physique du fond de la mer par la traction des engins de pêche peut causer des altérations à long terme des habitats fragiles et affecter le nombre et la diversité des organismes qui y vivent.

Les activités aquacoles méditerranéennes en eau de mer, en eau saumâtre ou encore en eau douce sont en plein développement (OPECST, 2011). Bien que l'aquaculture offre des avantages économiques considérables, elle peut aussi avoir un impact sur la biodiversité locale. Elle a plusieurs effets nocifs pour le milieu marin: la pollution organique et l'eutrophisation à partir de déchets et la nourriture non consommée; la dégradation des habitats benthiques sous les cages ; libération des antibiotiques et des biocides; propagation des agents pathogènes benthiques et l'introduction d'espèces non-indigènes (UNEP/MAP, 2012 ; CIESM, 2007).

III.6.1.4. Trafic maritime

La situation géographique de la mer Méditerranée est très importante, pour cette raison cet espace est une route maritime stratégique pour transporter les personnes et les marchandises surtout les hydrocarbures et les produits pétro-chimiques. La Méditerranée permet les échanges de produits manufacturés entre l'Europe et l'Asie et l'approvisionnement de l'Europe en produits énergétiques à partir des pays du Golfe. Environ 24 % du tonnage des marchandises est composé de produits énergétiques. Les capacités de transport maritime en circulation en Méditerranée ont augmenté de plus de 50 %, entre 1997 et 2006. La croissance annuelle du transport de pétrole s'est élevée à 6 % du transport maritime ; elle est de 7 à 8 % pour le transport de gaz naturel liquéfié, de 10 % pour les conteneurs et de 5 % pour le roulier. Le fort taux de croissance du trafic conteneurs, est dû au développement des échanges avec l'Asie (Plan Bleu, 2010).

Le transport maritime représente une source de pollution moindre que la pollution tellurique. Mais la nature des produits concernés, la pollution chronique par les hydrocarbures et la menace réelle d'un accident pétrolier majeur dans une mer semi-fermée font qu'il constitue un facteur de risque non négligeable. Les rejets des bateaux en mer peuvent être volontaires ou accidentels du fait de collisions, d'avaries, d'échouages, de chute de conteneurs ou de pertes de filets, de cordes et de lignes. Les rejets volontaires sont dus au fonctionnement des navires. Ils peuvent être licites ou non et concernent tous types de produits dont surtout des

hydrocarbures (CGDD SOeS, 2011). Il est estimé qu'environ 220000 navires de plus de 100 tonnes croisent en Méditerranée chaque année, déversant 250000 tonnes d'hydrocarbures (EEA, 2006). Environ 80000 tonnes d'hydrocarbures ont été déversées accidentellement dans la mer Méditerranée et dans ses parages durant la période 1990-2005 en raison d'accidents de la navigation.

IV. EUTROPHISATION

IV.1. Définition de l'eutrophisation

L'eutrophisation dans sa définition la plus générique aussi bien aux eaux douces qu'aux eaux marines est le processus d'augmentation du taux de production primaire et l'accumulation de la matière organique (modifiée par Nixon, 1995). Celle-ci est une forme de pollution dont les causes s'inscrivent dans un cadre plus large de multiples facteurs de stress d'origine humaine, notamment l'augmentation des apports en nutriments, en particulier en nitrates (N) et phosphates (P) inorganiques, provenant des activités agricoles ou industrielles (Nixon, 2009 ; Jørgensen et Richardson, 1996 ; Carstensen *et al.*, 2006) , la surpêche, les contaminants chimiques, la dégradation de l'habitat côtier et les espèces envahissantes (Paine *et al.*, 1998 ; Breitburg *et al.*, 1999 ; Rabalais, 2004). C'est pourquoi, les conséquences liées aux apports en nutriments se rencontrent préférentiellement au sein des régions côtières fortement urbanisées et accueillant une activité agricole ou industrielle soutenue sur le bassin versant (Howarth et Marino, 2006).

Ce phénomène mondial a des effets importants sur les réseaux trophiques, la qualité de l'eau et la chimie aquatique (Cloern, 2001; Rabalais, 2004). En Méditerranée, le suivi des concentrations de chlorophylle par satellite a montré une tendance à l'eutrophisation accrue au niveau des zones côtières à proximité des grandes villes et au niveau des deltas fluviaux. Quelques zones rares au large peuvent également être le siège de développements algaux importants lors d'upwellings d'eaux profondes chargées de nutriments (UNEP/FAO/WHO, 1996). Par ailleurs, sa situation géomorphologique associée au faible temps de résidence des masses d'eau comparé à celui d'un océan (~70 ans), la rendent plus sensible aux fluctuations de l'environnement (Durrieu de Madron *et al.*, 2011) et en particulier à l'eutrophisation (Karydis et Kitsiou, 2012). En ce sens, elle représente un atout important dans la compréhension et le suivi des changements et des perturbations agissant au sein d'une grande variété de régions océaniques.

IV.2. Impact de l'eutrophisation sur le plancton

IV.2.1. Conditions hypoxiques

L'eutrophisation est un processus complexe. Le schéma conceptuel présenté en figure 8 est largement utilisé au sein du monde scientifique pour décrire et étudier cette complexité. Les changements induits par les apports en éléments nutritifs ont des effets négatifs si leur augmentation est supérieure à la capacité du système à absorber l'augmentation de la production du phytoplancton. Les efflorescences d'algues peuvent entraîner une sédimentation accrue de la matière organique sur le fond marin et un appauvrissement ultérieur en oxygène lorsqu'elles se décomposent, en particulier sous la pycnocline (couche verticale, où la densité de la mer est la plus élevée) (Glibert *et al.*, 2005). Une fois que la concentration en oxygène diminue à un niveau critique, les espèces mobiles fuient la zone, tandis que les organismes sessiles amorcent des comportements de survie ou commencent à mourir alors que l'oxygène dissous continue de diminuer (Rabalais *et al.*, 2001 ; Diaz et Rosenberg, 2008).

Le changement climatique et l'augmentation de la charge anthropique en nutriments rendront les écosystèmes côtiers plus sensibles au développement de l'hypoxie grâce à une stratification améliorée, à une solubilité réduite de l'oxygène, à une augmentation du métabolisme et des taux de reminéralisation et à une production accrue de matières organiques. De plus, ces phénomènes sont les principales causes de floraisons d'espèces phytoplanctoniques potentiellement toxiques, reconnus sous l'appellation de HAB «Harmful Algal Bloom», altérant la santé des écosystèmes marins (Anderson *et al.*, 2001). Toutefois, bien que des exemples de lien entre les apports en nutriments et conditions d'hypoxie à travers l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique existent en milieu marin (Anderson *et al.*, 2006 ; Rabalais *et al.*, 2014), cette relation linéaire s'avère largement moins répandue qu'en milieu dulçaquicole (Borum, 1996).

IV.2.2. Changements des communautés planctoniques

La disponibilité des nutriments influe sur la structure des communautés planctoniques. La problématique des milieux anthropisés et notamment des milieux côtiers méditerranéens considère, entre autres, le changement des ratios azote : phosphore : silicium. Par-delà l'enrichissement quantitatif en nutriments, certains auteurs ont soupçonné l'importance de la composition de ces derniers sur les changements de communautés (Cloern

et al., 2001), liée à la variabilité physiologique des espèces phytoplanctoniques impliquant de nombreuses stratégies dans l'utilisation des nutriments (Anderson *et al.*, 2002). Par exemple les diatomées présentent une sensibilité accrue aux fluctuations de la silice, nécessaire pour la constitution de leur frustule (enveloppe siliceuse) (Anderson *et al.*, 2002). En ce sens, il a été observé que les diatomées prolifèrent au sein d'un environnement décrivant un rapport N/Si =1 (Redfield *et al.*, 1963). Une diminution de ce rapport favoriserait la dominance d'espèces non diatomées nécessitant de plus faibles valeurs de Si (Officer *et Ryther* 1980; Conley *et al.*, 1993). Ainsi, de nombreuses études ont identifié un changement de communauté au bénéfice des flagellés, lié à une réduction en silicate ou à la suite d'importants apports anthropiques (principalement en N et P) (Martiny *et al.*, 2014). Par exemple, une importante restriction des apports en silicates à la suite de la création d'un barrage sur le Danube (deuxième fleuve en Europe par sa longueur) au début des années 1970, a été observée en Méditerranée, induisant une diminution du rapport Si/N de 42 à 4,8. Cette modification du rapport Si/N a ainsi conduit à un changement des communautés phytoplanctoniques dominées par les diatomées vers des espèces non siliceuses (Dinophycées et Coccolithophoridées) (Karydis *et Kitsiou*, 2012).

Entre 1960 et 2000, les apports de phosphates et de nitrates ont été multipliés par 3 en Méditerranée ce qui a eu pour conséquence de multiplier par 2,7 la production biologique avec des floraisons phytoplanctoniques de plus en plus fréquentes (Béthoux *et al.*, 2002). Le bilan siliceux montre que les apports en mer ont une tendance à la diminution du fait de l'eutrophisation des cours d'eau dans lesquels l'acide orthosilicique est mobilisé (Tréguer *et al.*, 1995). Une des conséquences est notamment la diminution de l'épaisseur des frustules des Diatomées (Pondaven *et al.*, 1999). En définitive, les apports anthropiques induisent une surproduction biologique en apportant plus de phosphore et d'azote. Néanmoins, le manque d'acide orthosilicique induit des changements dans la structure des communautés favorisant ainsi les floraisons des organismes non-siliceux (Humborg *et al.*, 1997). De plus, l'enrichissement des eaux en nutriments aurait pour conséquence, au niveau du réseau trophique méditerranéen, un changement de taille de la communauté dominante initialement pico-planctonique vers une communauté micro-planctonique (Vidal *et Duarte*, 2000) influençant directement la composition des prédateurs zooplanctoniques, et de ce fait la structure et le fonctionnement de l'ensemble du réseau trophique (Fig.8). En outre, Turner *et al.* (2003) rapportent que la diminution du rapport Si/N occasionne de sévères modifications

du réseau trophique côtier qui se trouve affecté par la diminution des copépodes. En conséquence, les pêcheries côtières soumises à des apports continentaux réduits en eau et en Si, connaissent d'importantes baisses de productivité halieutique (Cloern, 2001 ; Howarth *et al.*, 1996 ; Wahby et Bishara, 1981 ; Turner *et al.*, 2003). En Turquie, par exemple le stock d'Anchois, est réduit d'une façon inquiétante. De même, la construction du barrage d'Assouan sur le Nil a eu de graves conséquences sur la production côtière pélagique. Wahby et Bishara (1981) rapportent que le stock des sardines a diminué de 95% et les prises de Crevettes ont connues une diminution drastique dans les côtes adjacentes au Nil.

Figure 8 : Schéma des effets directs et indirects de l'eutrophisation sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (d'après Clausen *et al.*, 2009).

V. LES TRAIS FONCTIONNELS

Dans les écosystèmes, la structure et la dynamique des communautés évoluent en fonction du temps au sein d'un environnement en perpétuelle mutation (Edward *et al.*, 2013). L'utilisation des indices de diversité basés sur la taxonomie, peut être alors une approche permettant d'évaluer l'état écologique et environnemental des eaux marines (Birk *et al.*, 2012). Cependant, étant donné que les mesures basées sur la taxonomie ne prennent pas en compte les caractéristiques fonctionnelles des organismes (par exemple, le comportement alimentaire, la tolérance environnementale, la vulnérabilité à la prédation, etc.), elles ne parviennent souvent pas à détecter l'effet des pressions humaines sur la biodiversité (Dornelas *et al.*, 2014 ; Hillebrand *et al.*, 2017 ; Lindenmayer *et al.*, 2015; Villéger *et al.*, 2010). Pour les mêmes raisons, les indices de diversité basés sur la taxonomie ne peuvent pas détecter certains des principaux mécanismes moteurs de l'assemblage des communautés, tels que le filtrage environnemental et les interactions biotiques (Cornwell et Ackerly, 2009). Une nouvelle approche basée sur les **traits** « *trait-based approach* » est de plus en plus utilisée. Elle permettrait d'expliquer l'organisation des communautés (McGill *et al.*, 2006 ; Westoby et Wright, 2006 ; Litchman *et al.*, 2007) en se concentrant sur la représentation de traits fonctionnels clés, dont les expressions sont inter-dépendantes (Follows *et al.*, 2007 ; Litchman et Klausmeier, 2008 ; Merico *et al.*, 2009 ; Litchman *et al.*, 2013).

V.1. Définition des traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques, ou phénologiques, qui affectent et contrôlent la valeur adaptative des individus (« *fitness* »), ainsi que leur réponse à l'environnement et le fonctionnement de l'écosystème (Violle *et al.*, 2007).

Ils définissent donc le rôle écologique des espèces et assurent l'une des quatre grandes fonctions écologiques : l'alimentation, la survie, la croissance et/ou la reproduction. Ils peuvent être de nature quantitative (traits mesurés *in situ* ou en laboratoire comme la longueur des organismes, les taux de croissance ou la mortalité) comme qualitative (stratégie de ponte, d'alimentation, etc.).

Certains traits fonctionnels transcendent la taxinomie : des espèces appartenant à des phylums très différents peuvent présenter des valeurs de traits analogues, ce qui implique qu'elles

remplissent le même rôle au sein de l'écosystème (Barnett *et al.*, 2007 ; Pomerleau *et al.*, 2015). Et inversement, des espèces phylogénétiquement proches peuvent présenter des traits très différents et donc assurer des fonctions écosystémiques distinctes. Contrairement aux métriques taxonomiques traditionnelles, les métriques fonctionnelles se rapportent à des processus de niche basés sur l'utilisation de traits fonctionnels sont de meilleurs descripteurs de l'effet du stress anthropique sur les assemblages d'espèces et peuvent potentiellement servir de signal d'alerte précoce pour la détérioration d'un écosystème (Cadotte *et al.*, 2011 ; Mouillot *et al.*, 2013 ; Villéger *et al.*, 2010).

L'approche basée sur les traits fonctionnels a été d'une grande valeur en écologie végétale. L'étude de la variation spatio-temporelle des traits dans les communautés végétales a permis de mieux comprendre l'émergence des communautés et les fonctions des écosystèmes au-delà des limites d'approches purement basées sur la diversité taxonomique (Violle *et al.*, 2014 ; Westoby *et al.*, 2002) . L'approche basée sur les traits a donc non seulement fait progresser l'écologie des plantes, mais a également facilité la description de processus écosystémiques clés tels que l'absorption et le stockage du carbone, et continue ainsi de faire progresser des domaines connexes tels que la biogéochimie et la science du climat.

Plus récemment, l'approche basée sur les traits a été adoptée en écologie du plancton marin (Barton *et al.*, 2013 ; Litchman et Klausmeier, 2008 ; Litchman *et al.*, 2013). Pomerleau *et al.* (2015) ont utilisé les traits fonctionnels de 42 espèces différentes du méso- et du macrozooplancton pour décrire la diversité fonctionnelle des communautés dans l'océan Pacifique Nord. Plusieurs auteurs ont ainsi pu mettre en évidence des groupes fonctionnels remplissant des rôles écologiques divers, et ont pu étudier la variation temporelle de la diversité fonctionnelle. Les traits fonctionnels peuvent donc être employés pour décrire en détail le rôle de différents groupes planctoniques dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques, et explorer leurs réponses aux changements environnementaux dans le temps et l'espace, c'est à dire leur biogéographie (Barton *et al.* 2013).

En considérant le phénomène d'eutrophisation, la plupart des études de surveillance prennent en compte le phytoplancton car il est directement affecté par les nutriments (par exemple Brucet *et al.*, 2013) Pourtant, l'exploration de la réponse fonctionnelle de la communauté

des copépodes pourrait également nous renseigner sur la qualité de l'écosystème (Pomerleau *et al.*, 2015).

V.2. Traits fonctionnels et Copépodes

Un changement directionnel de la dominance fonctionnelle, c'est-à-dire vers des espèces de copépodes opportunistes (espèces à stratégie-*r*) de petite taille et tolérantes à la pollution, a été signalé dans certaines régions, bien qu'il ne soit pas rigoureusement quantifié (par exemple : Intxausti *et al.*, 2012 ; Siokou Frangou et Papathanassiou, 1991 ; Uye et Sano, 1998).

Les copépodes sont un groupe clé de zooplancton marin, pour lequel les caractéristiques et les traits fonctionnels sont relativement bien compris (Kjørboe, 2011). Parmi les traits fonctionnels couramment décrits pour les copépodes marins, la « taille corporelle », cette dernière affecte toutes les missions de la vie car elle est liée à plusieurs propriétés essentielles, notamment le métabolisme, l'alimentation, la croissance, la mortalité, la mobilité et la taille des proies (Litchman *et al.*, 2013) . Les traits liés à l'alimentation comprennent le taux de clairance, c'est-à-dire le volume efficace d'eau débarrassée des proies par unité de temps lorsque la concentration de proies est faible (Kjørboe et Hirst, 2014); taux d'ingestion maximal - le taux d'alimentation à une concentration alimentaire non limitative (Kjørboe et Hirst, 2014); et mode d'alimentation (comportement alimentaire) (Kjørboe, 2011) (voir le paragraphe II.3 traitant les stratégies d'alimentation et régime trophique chez les copépodes). Les traits liés à la croissance comprennent le taux de croissance maximal (la quantité maximale de masse corporelle gagnée par unité de temps) et la durée du développement avec une disponibilité alimentaire non limitative. Les traits de reproduction comprennent la stratégie de frai, qui fait la distinction entre les reproducteurs libres qui libèrent leurs œufs dans l'eau et les reproducteurs en sac qui portent leurs œufs jusqu'à l'éclosion ; la taille de l'œuf ; la taille de la couvée (œufs produits lors d'une «période de frai») et la fécondité (le nombre d'œufs produits au cours de la vie d'une femelle). Enfin, les traits liés à la survie sont la myélinisation (l'isolation des voies nerveuses avec du tissu membraneux, ce qui augmente considérablement la vitesse de transmission du signal et permet une réponse rapide aux prédateurs; Lenz *et al.*, 2000); fréquence respiratoire, le volume d'oxygène consommé par unité de temps; l'hibernation, qui permet aux individus de supporter des conditions défavorables sur des périodes saisonnières; et les œufs au repos, qui

peuvent supporter des conditions défavorables pendant plusieurs décennies (Williams Howze, 1997) (Fig.9).

Figure 9: Traits fonctionnels des copépodes selon leur type (axes verticaux) et leur fonction écologique (axes horizontaux) qu'ils assurent, classés selon le cadre de Litchman et al. (2013) (retravaillée depuis la Fig.1 de Brun et al., 2017).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. DESCRIPTION DU SITE D'ÉTUDE

I.1. Caractéristiques de la zone d'étude « Jijel »

Située au nord-est de l'Algérie, la wilaya littorale de Jijel s'étend sur une superficie de 2 398,69 km², elle recèle une diversité morphologique et paysagère importante. Délimitée par la Mer Méditerranée au Nord, et les formations montagneuses du Mont Babor au Sud qui culminent à environ 2000 m (**Fig.10**).

Le réseau hydrographique de Jijel est connu comme étant très dense. Il est dominé par une direction Sud-Nord et des affluents de directions différentes favorisent l'écoulement des lames d'eau précipitées qui déversent généralement dans la mer. Les plus importants oueds sont: (1) Oued El-Kébir, qui occupe une superficie d'environ 1110 km² et prend naissance de la jonction d'Oued Rhumel et Oued Endja, traverse El-Milia et El-Ancer et se jette à la mer dans la région de Beni-Belaid, (2) Oued Djen-Djen qui prend sa source au Babors (Erraguene) est constitué de trois étages bioclimatiques (partie supérieure : Erraguene barrage, partie centrale : Oued Missa et Taballout et partie maritime : Azzaouane à Taher). Le régime hydrographique de ces oueds se caractérise par un long étiage et des crues d'hiver et de printemps soudaines et rapides ([Boudjedjou, 2010](#)). Le total des apports solides des oueds débouchant dans la baie de Jijel, pourraient atteindre 14,6 million de m³. Cependant, il y a lieu de remarquer que ces apports en suspension sont essentiellement constitués de sédiments fins, dont la majeure partie sera entraînée au large. On peut admettre que le dixième seulement de ce volume de sédiments se déposera devant le débouché des oueds : soit environ 1,5 millions m³/an.

La zone d'étude est caractérisée par un climat méditerranéen, pluvieux et froid en hiver, chaud et humide en été. La température moyenne à Jijel est de 18,2 °C et bénéficie d'une pluviométrie de l'ordre de 1 200 mm/an. Les vents dominants soufflent généralement de la mer vers le continent (NNW - SSE).

Le littoral de la région de Jijel s'étend sur une longueur de 121,2 km. Il se distingue par ses nombreuses plages, îles, îlots et sites soumis aux activités touristiques. Le réseau portuaire renferme le port de Djen-Djen, situé à 10 km de la ville avec une capacité d'accueil de 4,5 Millions tonnes/an. La pêche étant une activité économique pratiquée depuis toujours par la population locale, elle dispose aussi de ports de pêche et plaisance comme le port Boudis au centre-ville, le port d'El Aouana et le port de Ziama à l'ouest de la région. Trois centrales de

production d'électricité existant : Centrale hydroélectrique d'Erragune : 16 MW; Centrale hydroélectrique Ziama : 100 MW; Centrale thermique d'Achouat : 630 MW.

1.2. Stations d'échantillonnage

Trois stations de prélèvement ont été choisies (**Fig.10**). Elles sont situées à environ 2 km de la côte ayant une profondeur de 30 m. La première station « **S1: Djen-djen** » (36.831974°N 5.852304°E) est située à proximité de la centrale thermique d'Achouat et de l'embouchure de l'oued Djen-djen et à 21 km de l'oued El Kébir. La deuxième station « **S2: Kotama** » (36.831358°N 5.793123°E) est située en plein centre-ville, à proximité du port Boudis. La station est soumise à une pression anthropique, de par l'activité touristique, l'urbanisation et les activités portuaires. La troisième station « **S3: Cap Cavallo** » (36.77884°N 5.57295°E) représente une station de référence, assez éloignée de toute activité humaine ou de rejets terrestres.

Figure 10: Localisation de la zone d'étude et des trois stations de prélèvement dans la baie de Jijel. Triangle bleu : embouchure d'oued ; cercle blanc : industries (centrale électrique, complexe sidérurgique) ; carré blanc : agriculture intensive, rectangle blanc : travaux publiques.

II. STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE ET MÉTHODES D'ANALYSE DU ZOOPLANCTON

II.1. Technique d'échantillonnage et conservation

Les échantillons de zooplancton sont collectés mensuellement dans les trois stations de la baie de Jijel de mars 2016 à février 2017. En décembre 2016, aucun échantillon n'est collecté en raison des mauvaises conditions météorologiques. Les prélèvements sont toujours effectués entre 8:00 h et 12:00 h du matin. Notre étude comprend deux phases importantes: la collection des échantillons en mer accompagnée des mesures de paramètres physico-chimiques et l'analyse de la matière biologique au laboratoire.

Tous les échantillons sont collectés par filtration de l'eau de mer, des traits obliques ou horizontaux sont réalisés à l'aide du filet planctonique « *Hydro-Bios, Neuston net model 300* », dotant d'une surface d'ouverture de 30 x 15 cm, une longueur de 400 cm et un vide de maille de 300 μm (**Fig.11**). Chaque trait est effectué à une vitesse de 2 Nœuds $\approx 1 \text{ m.s}^{-1}$ pendant 10 minutes. La même quantité d'eau intra-station (270 m^3) a été échantillonnée tout au long du cycle annuel. Une fois le filet est remonté à bord de l'embarcation, les parois extérieures sont rincées doucement et la matière biologique accumulée dans le collecteur est transférée dans des conteneurs en plastique. Les échantillons zooplanctoniques sont conservés et fixés immédiatement par addition de formaldéhyde à une concentration finale de 4%.

Figure 11: Filet planctonique « *Hydro-Bios, Neuston net model 300* ».

II.2. Mesure des paramètres environnementaux

Les paramètres environnementaux suivis dans notre étude, à savoir la température des eaux de surface, la salinité, la conductivité électrique, le pH et l'oxygène dissous, sont mesurés à l'aide du multi-paramètre « *Hanna HI 9829* ». La transparence de l'eau est estimée à l'aide du « disque de Secchi ». Il s'agit d'un disque de 20 cm de diamètre, partagé en quarts alternés noirs et blancs, fixé au bout d'une corde (**Fig.12**). La mesure est effectuée en immergeant le disque dans l'eau, la profondeur (D) à laquelle ce dernier disparaît est notée. Le coefficient d'extinction (K) est calculé par la formule de Poole et Atkins (1929) (*Devèze et al., 1963*) :

$$K=1,7/D$$

Avec : 1,7 = Constante

D = Profondeur maximale de la visibilité du disque.

Toutes ces mesures ci-dessus sont réalisées simultanément avec l'échantillonnage du zooplancton. Concernant les données de la chlorophylle-a, elles sont extraites du capteur de couleur de l'océan MODIS-Aqua disponible sur https://oceanwatch.pifsc.noaa.gov/erddap/griddap/OceanWatch_aqua_Chla_monthly.html.

Figure 12: Photos du matériel d'échantillonnage et du trait de filet planctonique en mer (1 : multi-paramètres, 2 : filet planctonique, 3 : disque de Secchi).

II.3. Analyse du zooplancton au laboratoire

II.3.1. Tri et dénombrement du zooplancton

Les échantillons du zooplancton sont divisés en plusieurs sous-échantillons à des fins d'analyse quantitative et qualitative. Le tri est effectué sous stéréo-microscope au grossissement G x 3,2 et G x 10. Le dénombrement est réalisé sur trois sous fractions de 200 ml représentant 20-50% du volume de la récolte, selon la densité du zooplancton.

II.3.2. Identification du zooplancton

Pour l'identification, les spécimens sont isolés, posés sur une goutte de glycérine entre lame et lamelle et observés sous microscope au grossissement G x 40 ou même G x 100. Les taxons de copépodes sont identifiés au niveau de l'espèce ou du genre à l'aide de clés d'identification: Rose (1933) Williams et Wallace (1975) ; Trégouboff et Rose (1978) Boxshall (1979) Bjornberg (1981) ; Malt (1983) ; Bradford-Grieve (1994) ; Boxshall et Halsey (2004).

S'ajoutent à ces ouvrages de base plusieurs publications et plusieurs sites web :

<https://copepodes.obs-banyuls.fr/>

<https://www.imas.utas.edu.au/zooplankton/image-key/copepoda>

<http://sio-legacy.ucsd.edu/zooplanktonguide/taxa>

<https://natureatlas.org/zooplankton/midatlantic/IDcopepod.php>

<http://www.marinespecies.org/index.php>

<https://www.marinebio.org/creatures/zooplankton/>

<http://www.biodiversitylibrary.org/>;

<http://cfb.unh.edu/>

<http://species-identification.org/>

<https://eol.org/docs/discover/crustaceans>

<http://gallery.obs-vlfr.fr/gallery2/v/ZooPart/album325/album343/>

Tous les autres taxons sont identifiés avec les taxa les plus bas possibles.

II.4. Expression des résultats et analyse statistique

II.4.1. Cycle annuel

Les données recueillies sont utilisées pour une estimation de la biodiversité du zooplancton et sa dynamique saisonnière sur un cycle annuel. Les abondances sont exprimées en nombre d'individus par mètre cube (**ind.m⁻³**).

II.4.1.1. Fréquence centésimale (Abondance relative)

C'est le pourcentage des individus de l'espèce (n_i) par rapport au total des individus N toutes espèces confondues (Dajoz, 1971). Elle renseigne sur l'importance de chaque espèce. Sa formule est donnée comme suit :

Où :

$$F_c \% = n_i \times 100 / N$$

F_c : fréquence centésimale ;

n_i : nombre des individus d'une espèce ;

N : nombre total des individus toutes espèces confondues.

II.4.1.2. Richesse spécifique (S)

Ramade (1984) définit la richesse spécifique comme étant le nombre d'espèces que compte un peuplement donné dans un écosystème donné. Elle représente le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon. Cette mesure permet une première évaluation de la diversité du milieu d'un point de vue qualitatif.

II.4.1.3. Fréquences d'occurrence (FO)

La fréquence d'occurrence d'une espèce est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre total de prélèvement où cette espèce est notée et le nombre total de tous les prélèvements effectués (Dajoz, 1985). Elle est calculée par la formule suivante :

$$FO (\%) = P_i \times 100 / P$$

Où :

FO : fréquence d'occurrence ;

P_i : nombre total de prélèvements contenant l'espèce prise en considération ;

P : nombre total de prélèvement effectués.

On considère qu'une espèce est :

-Accidentelle : si $FO\% < 25\%$;

-Accessoire : si $25\% \leq FO\% \leq 50\%$;

-Régulière : si $50\% \leq FO\% \leq 75\%$;

-Constante : si $75\% \leq FO\% \leq 100\%$;

-Omniprésente : si $FO\% = 100\%$.

II.4.1.4. Indice de Jaccard

L'indice de Jaccard est un coefficient d'association connu pour étudier la similarité entre les échantillons pour des données binaires. Il est calculé par l'expression qui suit :

$$J = c / (a+b+c)$$

Où :

- a** : nombre d'espèces présentes uniquement dans la station A ;
- b** : nombre d'espèces présentes uniquement dans la station B ;
- c** : nombre d'espèces communes entre les deux stations.

Cet indice varie de 0 à 1 et ne tient compte que des associations positives (Youness et Saporta, 2004). Il permet de dégager le degré de similitude ou ressemblance dans la composition entre deux habitats, plus sa valeur tend vers 1 plus la biodiversité inter-habitas est faible (conditions environnementales similaires). Dans le cas contraire, si l'indice tend vers 0, les espèces des deux habitats comparés sont totalement différentes et indiquent que les conditions environnementales sont différentes (de Bello et al., 2007).

II.4.1.5. Indice de diversité de Shannon (H')

Cet indice est une mesure de l'entropie combinant les nombres de taxons et d'individus. Sa valeur varie de 0 (une seule espèce) à log S (lorsque toutes les espèces ont la même abondance), S étant la richesse spécifique (Ramade, 1984). Cet indice varie directement en fonction du nombre d'espèces. Il est calculé à partir de la formule suivante :

$$H' = -\sum p_i \text{Log}_2 p_i$$

Où :

- H'** : indice de diversité (en bits);
- p_i** : probabilité de rencontrer l'espèce i.

À partir de cet indice, on calcule la diversité maximale (H'_{max}) appelée aussi diversité fictive, dans laquelle chaque espèce serait représentée par le même nombre d'individus. Elle se calcule par la formule suivante :

$$H'_{max} = \log_2 S$$

- H'_{max}** : indice de diversité maximale (en bits);
- S** : nombre total d'espèces.

II.4.1.6. Indice d'équitabilité de Pielou (E)

L'indice d'équitabilité mesure l'uniformité de la répartition des individus entre les taxons. Bien que partiellement corrélé à la richesse taxonomique, il apporte une information complémentaire qui ne doit pas être négligée. Cet indice correspond au rapport de la diversité atteinte (H') et la diversité maximale ($H'_{\max}$) (Legendre et Legendre, 1984).

Le calcul de l'indice d'équitabilité E a été réalisé selon Pielou (1975), suivant cette formule:

$$E = H' / H'_{\max}$$

Avec :

E : indice d'équitabilité ;

H' : l'indice de diversité spécifique ;

$H'_{\max}$: diversité maximale ($H'_{\max} = \text{Log}_2 S$) ;

S: Nombre des espèces dans l'échantillon.

L'équitabilité (E) varie entre 0 et 1. Elle tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs correspondent à une seule espèce du peuplement, celui-ci est en déséquilibre. Elle tend vers 1 lorsque chacune des espèces est représentée par le même nombre d'individus, le peuplement est alors dit régulier (Dajoz, 2008 ; Gray *et al.*, 1990).

II.4.1.7. Le test de corrélation Pearson

Il permet de mettre en évidence les corrélations deux à deux entre les différents paramètres abiotiques ou biotiques mesurées en utilisant une loi de Pearson. Ce type de test permet de mesurer l'existence d'une relation linéaire entre les deux variables (Gilchrist et Samuels, 2014).

II.4.1.8. L'Analyse en composante principale

L'Analyse en Composantes principales (ACP) fait partie du groupe des méthodes descriptives multidimensionnelles appelées méthodes factorielles. L'ACP propose, à partir d'un tableau rectangulaire de données comportant les valeurs de p variables quantitatives pour n unités (appelées aussi individus), des représentations géométriques de ces unités et de ces variables. Ces données peuvent être issues d'une procédure d'échantillonnage ou bien de l'observation d'une population toute entière. Les représentations des unités permettent de

voir s'il existe une structure, non connue a priori, sur cet ensemble d'unités. De façon analogue, les représentations des variables permettent d'étudier les structures de liaisons linéaires sur l'ensemble des variables considérées. Ainsi, on cherchera si l'on peut distinguer des groupes dans l'ensemble des unités en regardant quelles sont les unités qui se ressemblent, celles qui se distinguent des autres, etc. Pour les variables, on cherchera quelles sont celles qui sont très corrélées entre elles, celles qui, au contraire ne sont pas corrélées aux autres, etc. (Duby et Robin, 2006). Une ACP a été réalisée à l'aide du logiciel R en utilisant le package « FactoMineR » afin de visualiser les relations entre les différents paramètres environnementaux et les abondances du zooplancton.

II.4.1.9. Le dendrogramme

Les dendrogrammes sont des arbres de classification hiérarchique permettant de visualiser les paramètres les plus proches. Il détermine le degré de similarité entre plusieurs variables en fonction des variations des paramètres les caractérisant (Govaert et Nadif, 2006).

II.4.2. Impact de l'eutrophisation sur les assemblages de copépodes en mer Méditerranée

La composition de la communauté des copépodes dans la baie de Jijel aux trois stations étudiées, et sur un cycle annuel a été utilisée dans une analyse de données régionales des eaux côtières de la mer Méditerranée, afin de mesurer l'impact de l'eutrophisation sur les copépodes. Cette étude explore les changements dans l'organisation biologique des assemblages de copépodes en fonction des concentrations en chlorophylle-a.

II.4.2.1. Ensemble des données utilisées

Douze études sur les distributions temporelles et/ou spatiales de la composition des communautés de copépodes ont été utilisées dans l'analyse. Ces études portaient sur les eaux côtières de : la mer d'Alboran (Berraho *et al.*, 2016); les mers Tyrrhénienne et Adriatique (Busatto, 2007 ; Mazzocchi, 2008a, b, c; Ragosta *et al.*, 1995) ; la mer Ligure (Dauby, 1980)

; le Nord-Est de la mer Égée (Siokou Frangou et Papathanassiou, 1991; Isari *et al.*, 2006) ; le golfe d'Annaba (Khelifi Thouami *et al.*, 2007) ; le golfe de Gabès (Drira *et al.*, 2017) ; la baie de Tunis (Ben Lamine *et al.*, 2015) ; le delta du Nil (Eltohamy *et al.*, 2017) et la baie d'Alexandrette (Kurt et Polat, 2013) pour la partie orientale de la Méditerranée (Fig.13).

À ces travaux réalisés en mer Méditerranée s'ajoute notre étude originale réalisée dans la baie de Jijel (Bassin algérien - Méditerranée occidentale) aux trois stations décrite précédemment (**Fig.13**). Ces douze études de terrain ont été sélectionnées selon les critères suivants: (i) les données de la chlorophylle-a doivent avoir été collectées en même temps que les échantillons de copépodes, et à une profondeur inférieure à 50 m (en surface), ou bien obtenues à partir des bases de données satellitaires (ii) les données d'abondance incluent les copépodes adultes et les copépodites, sauf dans le golfe de Gabès où les *nauplii* ont été également pris en compte car les auteurs les ont considérés avec les autres stades de copépodes. Compte tenu de la faible contribution des *nauplii* à ce site (un maximum de 5% de l'abondance totale des copépodes) et du nombre total de points de données (3 points sur un total de 162) utilisés dans l'analyse, il a été considéré qu'ils ont eu une influence insignifiante sur le résultat global.

Figure 13 : Localisation des zones d'échantillonnage méditerranéennes utilisées dans cette étude. (1) Eaux côtières du Maroc, (2) Baie de Jijel (Algérie), (3) Golfe d'Annaba (Algérie), (4) Golfe de Tunis (Tunisie), (5) Golfe de Gabès (Tunisie), (6) Estuaire du Nil / Port de Diametta / Eaux côtières (Égypte), (7) Baie d'Alexandrette (Turquie), (8) NE Mer Égée (Grèce), (9) Baie de Thessalonique / Golfe de Theirmaikos (Grèce), (10) Mer Adriatique Nord (Italie), (11) Eaux côtières en Mer Tyrrhénienne (Italie), et (12) Baie de Calvi (Corse, France). La carte a été construite avec le package «ggmap» (Kahle et Wickham 2013).

Le maillage des filets utilisés dans toutes ces études variait de 54 à 300 μm (**Tab.2**). Le maillage de 300 μm utilisé dans la baie de Jijel pouvait potentiellement sous-estimer l'abondance des plus petites espèces de copépodes ($\leq 300 \mu\text{m}$) comme les espèces *Oncaea minima*, *O. vodjanitskii*, *O. atlantica*, *O. longipes*, *O. mollicula*, *O. tenella* et *O.tregoubovi*, *Spinoncaea humesi* et *S. tenuis* (**Brun et al., 2017 ; Hirst et Kiørboe, 2014 ; Razouls et al., 2005 2019**). Cependant, étant donné que ces espèces se trouvent principalement dans les mers Adriatique et Ionienne et dans la partie orientale de la Méditerranée (**Razouls et al., 2005 2019**), et qu'elles étaient absentes dans les deux zones étudiées adjacentes (eaux côtières du Maroc et d'Annaba), lorsqu'un maillage plus petit (147 et 200 μm) a été utilisé, on a supposé qu'il n'y avait pas eu de sous-estimation des plus petites espèces.

Tableau 2 : Description des jeux de données méditerranéens utilisés (entre parenthèses: nombre de stations échantillonnées, * : Nombre d'échantillons pour lesquels des données sur la température et la salinité de l'eau de mer et la chlorophylle-a sont disponibles).

Code sur la carte	Localisation	Coordonnées	Périodes	Fréquences d'échantillonnage	Nombre d'échantillons *	Maillage (μm)	Références
1	Eaux côtières du Maroc	35.1-35.9°N; 2.2-5.5°W	2013	1 campagne au printemps (61)	1	147	Berraho et al., 2016
2	Baie de Jijel (Algérie)	36.78-36.83°N, 5.57-5.85°E	2016-2017	Mensuel (3)	33	300	Chihoub et al., 2020
3	Golfe d'Annaba (Algérie)	36.9-37°N, 7.9-8°E	2002-2003	5 campagnes saisonnières (3)	5	200	Khelifi-Thouami et al., 2007
4	Golfe de Tunis (Tunisie)	36.7-37.17°N, 10.18-11.08°E	2007-2008	5 campagnes saisonnières (5)	25	220	Ben Lamine et al., 2015
5	Golfe de Gabès (Tunisie)	33-35°N, 10.7-10.8°E	2014	Octobre / novembre (30)	3	100	Drira et al., 2017
6	Estuaire du Nil / Port de Diametta / Eaux côtières (Égypte)	31.47-31.53°N, 31.77-31.85°E	2014	Juin / juillet (16)	3	54	Eltohamy et al., 2017
7	Baie d'Alexandrette (Turquie)	36.82-36.84°N, 35.82-35.91°E	2008	4 campagnes saisonnières (5)	4	200	Kurt et Polat, 2013
8	NE Mer Égée (Grèce)	39-41°N, 24.5-26°E	2003	2 campagnes d'été (32)	2	200	Isari et al., 2006
9	Baie de Thessalonique / Golfe de Theirmaikos (Grèce)	40.37-40.62°N, 22.68-22.9°E	1984-1985	3 campagnes saisonnières (10)	28	200	Siokou-Frangou et Papanthassiou, 1991
10	Mer Adriatique Nord (Italie)	45.2-45.32°N; 12.38-12.72	2006-2007	4 campagnes saisonnières (4)	15	200	Busatto, 2007
11	Eaux côtières en Mer Tyrrhénienne (Italie)	40.25-40.84°N, 13.66-14.88°E	1986-1987	3 campagnes saisonnières (23)	37	200	Ragosta et al., 1995; Mazzocchi, 2008a,b,c
12	Baie de Calvi (Corse, France)	42.58°N, 8.72°E	1978-1979	Journalier (1)	7	180	Dauby, 1980

Chaque étude comprenait plusieurs stations et / ou plusieurs campagnes saisonnières, représentant un total de 162 échantillons avec des données environnementales sur une échelle mensuelle (**Tab.2**). Ces échantillons comprenaient 4 ordres, 73 genres et 217 espèces de copépodes, pour une richesse totale de 561 espèces de copépodes recensées en mer Méditerranée et en mer Noire ([Razouls et al., 2005 2019](#)) ; après la mise à jour de la taxonomie à l'aide du Registre mondial des espèces marines ([WoRMS, <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=webservice>](#)).

II.4.2.2. Traits des copépodes

La plupart des données sur les traits ont été obtenues à partir de la récente base de données des traits des copépodes méditerranéens fournie par [Benedetti et al., \(2016\)](#) et complétée par [Hirst et Kiørboe \(2014\)](#), et [Brun et al., \(2017\)](#). Les traits présentant la couverture la plus complète des espèces de copépodes incluses dans la présente étude ont été choisis, à savoir *la longueur totale du corps* (mm), *le régime trophique* (herbivore, carnivore, détritivore), *le mode d'alimentation* (alimentation passive, active et mixte) et *la stratégie d'alimentation* (filtration, croisière et alimentation active par embuscade) (**Tab.3**). Tous ces traits se sont révélés sensibles aux changements des conditions environnementales, y compris aux concentrations de chlorophylle-a ([McGinty et al., 2018](#)).

Pour chaque espèce, le degré d'herbivorie (ou carnivorie) a été calculé en appliquant un coefficient de 1/3 (ou 1/3) pour l'omnivore, 2/3 (ou 1/8) pour l'omnivore-herbivore, et 1/8 (ou 1/8) pour les espèces omnivores-détritivores, 0 (ou 1) pour les carnivores et 1/8 (2/3) pour les omnivores-carnivores. Lorsque les informations sur les traits des espèces de copépodes étaient manquantes, leurs valeurs ont été complétées en utilisant les informations disponibles au niveau du genre ou plus. Les valeurs finales des traits utilisées comprennent 166 espèces de copépodes avec une couverture complète des valeurs de traits et 52 espèces (26 calanoides, 16 cyclopoïdes, 8 harpacticoides et 2 monstrilloïdes) avec une couverture incomplète des valeurs des caractères trophiques.

Tableau 3: Traits des copépodes utilisés suivant les bases de données : *Benedetti et al., 2016; Brun et al., 2017; Hirst et Kiørboe, 2014*) (a : valeurs attribuées pour le caractère carnivore donné à titre d'exemple).

<u>Trait</u>	<u>Type</u>	<u>Catégories</u>	<u>Sous-catégories</u>
Longueur totale du corps	Continu	0.39–8.5 mm	
Régime trophique	Code : 0.2, 0.5, 0.75, 1	Carnivore (C) Herbivore (H) Détritivore (D)	C ^a Omnivore-C= 0.75 ^a Omnivore = 0.5 ^a Omnivore-H= 0.2 ^a Omnivore-D= 0.2 ^a
Mode d'alimentation	Ordinal	Passive=0 Mixte=0.5 Active =1	
Stratégies d'alimentation	Code : 1, 0	Filtration Croisière Embuscade Particules Parasites	

II.4.2.3. Métriques de la diversité fonctionnelle

II.4.2.3.1. Dominance fonctionnelle

La dominance fonctionnelle est estimée en calculant la moyenne pondérée des valeurs de trait de la communauté (CWM) (*Garnier et al., 2004*) . Pour réduire le nombre d'espèces de copépodes pour lesquelles les données de traits n'étaient pas disponibles (maximum de 14% au port de Damiette dans le delta du Nil en Égypte), les moyennes pondérées ont été calculés par jeux de données et par trait.

II.4.2.3.2. Dispersion fonctionnelle (FDis)

La dispersion fonctionnelle « FDis » est la distance moyenne entre la position de l'espèce dans l'espace de trait multidimensionnel et le centre de gravité de toutes les espèces dans cet espace fonctionnel (*Laliberté et Legendre, 2010*). Seuls les traits répondant à l'environnement (ceux pour lesquels une relation significative entre les moyennes pondérées (CWMs) et la chlorophylle-a, température de l'eau de mer et / ou salinité est trouvée) sont utilisés. Une transformation logarithmique de l'abondance des espèces aux différentes stations / sites d'échantillonnage est effectuée, afin de réduire l'effet des valeurs aberrantes potentielles, ensuite toutes les composantes de la communauté fonctionnelle sont calculées à l'aide du

package «FD» (Laliberté et Legendre, 2010). Les FDis ont été calculés pour chaque paire de traits fonctionnels et pour tous les traits fonctionnels combinés.

Pour calculer l'espace multidimensionnel des traits, une analyse préliminaire en coordonnées principales (PCoA) a été réalisée, avec les traits sur une matrice de distances de Gower (Podani, 1999), qui tiennent compte des différents types de traits (numériques, binaires et ordinaux). Tous les axes de la PCoA ont été conservés. Ensuite, une correction de Lingoes (Lingoes, 1971) a été appliquée pour obtenir des matrices de distance euclidienne.

II.4.2.4. Homogénéisation fonctionnelle

L'homogénéisation fonctionnelle a été calculée selon Mondy et Usseglio Polatera (2014). Compte tenu des informations incomplètes sur la valeur minimale et maximale de la longueur corporelle totale des copépodes, seuls les traits trophiques (régime trophique, mode d'alimentation et stratégie d'alimentation) ont été utilisés pour le calcul de l'homogénéisation fonctionnelle. Pour chaque espèce de copépode et chaque trait trophique, un indice de spécialisation taxonomique (TSI) a d'abord été calculé en utilisant la formule d'indice de Gini-Simpson (Gini, 1912 ; Simpson, 1949). Ensuite, chaque TSI a été mise à l'échelle en fonction de ses valeurs minimales et maximales respectives pour tenir compte du nombre différent de catégories parmi les caractères (Mondy et Usseglio Polatera, 2014). Enfin, l'homogénéisation trophique en tant qu'indice de spécialisation communautaire, qui varie de 0 (vraiment généraliste) à 1 (vraiment spécialiste), a été calculée en tant que moyennes pondérées (CWMs) de chaque un indice de spécialisation taxonomique (TSI).

II.4.2.5. Description du modèle de la communauté des copépodes

Pour évaluer les variations de la composition de la communauté des copépodes entre les stations / sites et les saisons, une analyse multidimensionnelle non métrique (méthode non paramétrique nMDS, Taguchi et Oono, 2005) basée sur la dissemblance de Bray-Curtis a été réalisée en utilisant la matrice des abondances d'espèces avec le package «Vegan» (Oksanen *et al.*, 2011). Auparavant, la matrice d'abondance était soumise à une transformation en racine carrée, suivie d'une double standardisation au Wisconsin. La signification du nMDS a été testée en utilisant Permanova (fonction Adonis dans le package «Vegan») avec 10000 permutations des données brutes, et la qualité de l'ajustement a été évaluée en fonction du stress "S" (S <0,05 comme excellente représentation en dimensions réduites, S <0,1 très bonne, S <0,2 bonne et S >0,3 médiocre). Les relations entre les variables environnementales

et les axes MDS ont été étudiées avec la fonction `bioenv` () (Clarke et Ainsworth, 1993; Oksanen, *et al.*, 2011).

Pour explorer la différence entre les sites, un test de comparaison par paires post-hoc a été effectué à l'aide de la fonction «`pairwise.adonis`» (Martinez Arbizu, 2019). L'effet de la chlorophylle-a, la température et la salinité de l'eau de mer sur la composition de la communauté des copépodes ont été évaluées à l'aide de *modèles mixtes linéaires généralisés* (GLMM, Zuur *et al.*, 2009).

Après identification des valeurs aberrantes potentielles dans les variables de réponse via une analyse en boîte à moustaches, chaque modèle GLMM a été construit séquentiellement avec une sélection de modèle en arrière, et avec le ou les prédicteurs (effet fixe) et leurs interactions potentielles, et en ajoutant un effet aléatoire de sites et de saison (1 / site et 1 / mois), chacun avec 12 niveaux à effet aléatoire (soit 12 sites et 12 mois). Compte tenu des jeux de données fortement déséquilibrés, les interactions potentielles n'ont pas été prises en compte afin de faciliter la convergence des modèles et d'optimiser la stabilité des modèles. La distribution d'erreur de chaque variable de réponse a été choisie après avoir tracé un graphe de Cullen et Frey en utilisant le package «`fidistrplus`» (Delignette Muller et Dutang, 2015) et en ajustant la distribution proposée résultante en utilisant le package «`gamlss`» (Rigby et Stasinopoulos, 2005). Tous les outils ont convergé pour chaque modèle vers l'utilisation d'une distribution bêta.

Logit a été choisi comme fonction de liaison. Avant de choisir le modèle final, c'est-à-dire le modèle ayant les valeurs du critère d'information Akaike (AIC) les plus faibles et étant le plus simplifié possible, la structure des effets aléatoires a été testée, puis simplifiée au maximum en ne conservant que les effets aléatoires significatifs via le test du rapport de vraisemblance en utilisant le package R 'stats'. Tout modèle final choisi a été vérifié pour validation à l'aide du progiciel DHARMA (Hartig, 2018) en examinant le diagramme Q-Q des écarts globaux par rapport à la distribution attendue (avec des tests supplémentaires pour l'uniformité et les valeurs aberrantes), et en examinant les tracés résiduels comprenant les droites de régression quantile (0,25, 0,5 et 0,75).

Bien que le test du signal de phylogénie dans les résidus des GLMM pour corriger une autocorrélation / pseudo-réplication potentielle aurait été intéressant à faire, environ 33% des espèces de copépodes avaient un génome non résolu, empêchant la construction d'un arbre phylogénique précis.

Enfin, la qualité d'ajustement des modèles a été évaluée en calculant le r^2 marginal et conditionnel de Nakagawa (Nakagawa *et al.*, 2017) à l'aide du package «performance» (Lüdecke *et al.*, 2019). Les analyses GLMM ont été réalisées à l'aide du package «glmmTMB» (Brooks *et al.*, 2017). Les intervalles de confiance de l'effet fixe ont été calculés à l'aide du package «ggeffects» (Lüdecke, 2018).

RÉSULTATS

I. CYCLE ANNUEL

I.1. Variabilité spatio-temporelle des paramètres environnementaux

Les variations spatio-temporelles des paramètres environnementaux pendant un cycle annuel (température, oxygène dissous, pH, salinité, conductivité électrique, chlorophylle-a et transparence) ont été étudiées et corrélées aux abondances du zooplancton échantillonné au niveau des trois stations dans la baie de Jijel.

La température présente des fluctuations saisonnières dans les trois stations tout au long de la période de l'analyse ; un maximum de 31°C a été enregistré en août 2016 (station 1) et un minimum de 15,52°C a été enregistré en janvier 2017 (station 3) (**Fig. 14a**). Les gradients de températures entre les stations 1, 2 et 3 sont toujours hétérogènes mais avec des écarts modérés (Kruskal-Wallis chi-squared = 1,15, p-value = 0,5624).

Parmi les paramètres physico-chimiques qui conditionnent la vie dans les milieux aquatiques, il n'en est pas de plus importants que la température évoquée précédemment, et les concentrations en oxygène dissous. L'évaluation spatio-temporelle de la concentration de l'oxygène dissous au niveau de la zone d'étude fait apparaître une variation entre les stations et les saisons, cette différence de concentration a été continue tout au long de la période des prélèvements (Kruskal-Wallis chi-squared = 27,80, p-value = 0). La station 3 présente des concentrations d'oxygène dissous plus élevées avec un maximum de 9,49 mg.L⁻¹ en mars 2016. Les concentrations les plus basses ont été enregistrées à la station 1 avec un minimum de 6,26 mg.L⁻¹ en juillet 2016 (**Fig. 14b**). Selon les résultats obtenus, nous pouvons considérer que les eaux superficielles de la station 3 sont plus oxygénées qu'aux stations 1 et 2, ceci résulte probablement des paramètres physiques (température, salinité, mélange de la masse d'eau, concentration de la matière organique et des nutriments), chimiques et biologiques (échanges à l'interface terre-mer, respiration des organismes). On remarque aussi une diminution mensuelle directement liée à l'augmentation saisonnière de la température. Cette élévation d'oxygène peut être expliquée par la loi de Henry où la solubilité des gaz dans l'eau diminue avec l'augmentation de la température : l'oxygène étant moins soluble à chaud qu'à froid, la concentration en oxygène diminue lorsque la température augmente.

Le pH mesuré aux différentes stations (**Fig. 14c**), varie entre 7,98 (mai 2016 à la station 2) et 8,6 (février 2017 à la station 3), ces valeurs sont proches de la neutralité et ne présentent aucune différence significative (Kruskal-Wallis chi-squared = 0,21, p-value = 0,9025) entre les trois stations échantillonnées.

Les valeurs de salinité enregistrées aux trois stations de prélèvement, sont comprises entre 38,41 (août 2016 à la station 3) et 29,4 (février 2017 à la station 1) (**Fig. 14d**). On trouve une certaine hétérogénéité dans la distribution de la salinité (Kruskal-Wallis chi-squared = 26,43, p-value = 0). La station 1 présente des valeurs plus basses par rapport à celles des autres stations. Ceci peut être expliqué par la proximité de cette station à l'oued Djendjen et ses apports en eau douce.

La conductivité électrique présente aussi une différence significative entre les stations (Kruskal-Wallis chi-squared = 6,6, p-value = 0,037). Les valeurs mesurées aux trois stations (**Fig. 13e**) fluctuent entre 61,82 mS.cm⁻¹ (en août 2016 à la station 3) et 40,03 mS.cm⁻¹ (en janvier 2017 à la station 1). La valeur maximale résulte de l'évaporation de l'eau en saison estivale, celle-ci induisant une augmentation de la concentration des sels dissous. La valeur minimale est probablement liée à la dilution des eaux par les précipitations, et aussi la diminution de la solubilité des sels et de la mobilité des ions (2% /°C) à la suite de la diminution de la température des eaux en saison hivernale.

Les concentrations mensuelles de la chlorophylle-a estimées à partir d'images satellitaires (voir section méthodes), sont nettement plus élevées au printemps 2016 et fin d'hiver-début printemps 2017 dans les trois stations. Les concentrations maximales de la chlorophylle-a ont été observées en février 2017 aux stations 1 et 2 (2 µg/L et 1,9 µg/L, respectivement) et en mars 2016 à la station 3 (1,62 µg/L), en correspondance à un pic de fluorescence. Les concentrations minimales ont été observées en août 2016 (0,14 µg/L à la station 1 et 0,16 µg/L aux stations 2 et 3), relative à la diminution de la quantité des organismes photosynthétiques (**Fig.14f**). Cependant aucune différence significative n'est observée entre les stations (Kruskal-Wallis chi-squared = 2, p-value = 0,3677).

Les mesures de la transparence des eaux aux trois stations sont présentées dans le tableau 4. La transparence est significativement différente entre les trois stations (Kruskal-Wallis chi-squared = 28,49, p-value = 0). L'eau de mer est claire et transparente à la station 3, moins transparente à la station 2 et brunâtre à la station 1. La transparence maximale a été mesurée en octobre 2016 (15,5 m la station 3), correspondant au coefficient d'extinction le plus bas (0,11). La transparence minimale a été mesurée en janvier et février 2017 (1 m à la station 1), relative à un coefficient d'extinction important (1,7) et probablement due à la réduction de la lumière en cette saison ainsi qu'à la couleur brunâtre de l'eau causée par la charge élevée en matières en suspension, indiquant des eaux plutôt turbides (**Tab.4**).

Figure 14 : Variations des paramètres environnementaux dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

Tableau 4 : Transparence de l'eau dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017. D (m) : profondeur maximale de la visibilité du disque ; K : coefficient d'extinction ; rouge : faible transparence, bleu : forte transparence).

			S1	S2	S3
Printemps	mars-16	D	3	8	15
		K	0,57	0,21	0,11
	avr-16	D	3	7	14
		K	0,57	0,24	0,12
	mai-16	D	2,5	7	14
		K	0,68	0,24	0,12
Été	juin-16	D	4	8,5	14,5
		K	0,43	0,2	0,12
	juil-16	D	5	8,5	15
		K	0,34	0,2	0,11
	août-16	D	5	9	15
		K	0,34	0,19	0,11
Automne	sept-16	D	2	7	15
		K	0,85	0,24	0,11
	oct-16	D	2	7,5	15,5
		K	0,85	0,23	0,11
	nov-16	D	2	8	15
		K	0,85	0,21	0,11
Hiver	déc-16	D	/	/	/
		K	/	/	/
	janv-17	D	1	5	14,5
		K	1,7	0,34	0,12
	févr-17	D	1	6	15
		K	1,7	0,28	0,11

1.2. Variabilité spatio-temporelle de la composition et de l'abondance du zooplancton

1.2.1. Composition du zooplancton

La liste qualitative (Tab. 5) présente l'ensemble des espèces zooplanctoniques recensées au cours du cycle annuel dans la baie de Jijel. L'analyse de la composition du peuplement zooplanctonique a conduit à la détermination de 119 individus appartenant à deux groupes différents : (i) l'holoplancton, ce groupe est représenté par les espèces de Protistes (*Noctiluca scintillans*, Acanthaires, Radiolaires, Foraminifères, Tintinnides), des Crustacées (Cladocères, Ostracodes et Copépodes), des Tuniciers (Appendiculaires, Salpes et Doliolles), des Cnidaires (Méduses, Siphonophores) et des Chaetognathes ; (ii) le méroplancton, qui est composé des larves de différents phylums, essentiellement celles des Annélides, des Cirripèdes, des

Mollusques (Bivalves, Gastéropodes et Ptéropodes), des Echinodermes, des Euphausiacés, des Décapodes ainsi que d’Ichtyoplancton (Œufs et larves de poissons).

Tableau 5 : Liste qualitative des espèces zooplanctoniques identifiées aux trois stations de prélèvements entre mars 2016-février 2017. (FO(%) : Fréquence d’occurrence ; rouge : espèce constante, vert : espèce régulière, bleu : espèce accessoire, noir : espèce accidentelle).

			Printemps			Été			Automne			Hiver			FO (%)	
			S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3		
Holoplancton	Dinoflagellés hétérotrophes (n=1)	<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoid and Swezy, 1921	+	+	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	48,5	
	Acanthaires (n=1)	Larves	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+	42,4	
	Radiolaires (n=1)	Larves	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	21,2	
	Foraminifères (n=1)	<i>Globigerina</i> sp.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	39,4	
	Tintinnides (n=3)	<i>Favella</i> sp.	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	18,2	
		<i>Rhabdonella</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,1	
		<i>Eutintinnus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3	
	Cladocères (n=3)	<i>Evadne nordmanni</i> (Lovén, 1836)	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	48,5	
		<i>Podon leuckarti</i> (Sars G. O., 1862)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	9,1	
		<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	24,2	
	Ostracodes (n=1)	Larves	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	39,4	
	Appendiculaires (n=1)	<i>Oikopleura doica</i> (Fol, 1872)	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	36,4	
	Salpes (n=1)	<i>Salpa</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	9,1	
	Méduses (n=4)	<i>Pelagia noctiluca</i> (Forsskål, 1775)	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	27,3
		<i>Hydrozoan planula</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	9,1	
		<i>Phialella quadrata</i> (Forbes, 1848)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	3
		<i>Tiaropsis multicirrata</i> (Sars, 1835)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
	Siphonophores (n=1)	<i>Muggiaea</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	15,2	
	Chaetognathes (n=2)	<i>Sagitta setosa</i> (Müller, 1847)	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	33,3
		<i>Sagitta</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	9,1
Doliolés (n=1)	<i>Doliolum</i> sp.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	18,2		

Copépodes (n=78)	Copépodites	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	39,4
	<i>Nauplii</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	24,2
	<i>Acartia clausi</i> (Giesbrecht, 1889)	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	78,8
	<i>Acartia discaudata</i> (Giesbrecht, 1881)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	27,3
	<i>Acartia fossae</i> (Gurney, 1927)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	12,1
	<i>Acartia italica</i> (Steuer, 1910)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3
	<i>Acartia longiremis</i> (Lilljebord, 1835)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
	<i>Acrocalanus gibber</i> (Giesbrecht, 1888)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,1
	<i>Aetideus armatus</i> (Boeck, 1872)	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	12,1
	<i>Aetus limbatus</i> (Brady, 1883)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3
	<i>Aetus typicus</i> (Krøyer, 1849)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3
	<i>Anomalocera patersoni</i> (Templeton, 1837)	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	12,1
	<i>Augaptilus longicaudatus</i> (Claus, 1863)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3
	<i>Calanopia elliptica</i> (Dana, 1849)	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	18,2
	<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus, 1863)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	27,3
	<i>Calocalanus contractus</i> (Farran, 1926)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	18,2
	<i>Calocalanus elegans</i> (Shmeleva, 1965)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	15,2
	<i>Calocalanus gracilis</i> (Tanaka, 1956)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3
	<i>Calocalanus neptunus</i> (Shmeleva, 1965)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	12,1
	<i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1849)	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	9,1
	<i>Calocalanus plumatus</i> (Shmeleva, 1965)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
	<i>Calocalanus styliremis</i> (Giesbrecht, 1888)	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	15,2
	<i>Calocalanus tenuis</i> (Farran, 1926)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
	<i>Candacia armata</i> (Boeck, 1872)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	12,1
	<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889)	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	18,2
	<i>Candacia discaudata</i> (A.Scott 1909)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3
	<i>Candacia longimana</i> (Claus, 1863)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	12,1

<i>Candacia simplex</i> (Giesbrecht, 1889)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3
<i>Canthocalanus pauper</i> (Giesbrecht 1888)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	18,2
<i>Centropages chierchiae</i> (Giesbrecht, 1889)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	12,1
<i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg, 1853)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	6,1
<i>Centropages kroyeri</i> (Giesbrecht, 1893)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	12,1
<i>Centropages ponticus</i> (Karavaev, 1984)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,1
<i>Centropages typicus</i> (Krøyer, 1849)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	54,5
<i>Chiridius gracilis</i> (Farran, 1908)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	6,1
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	27,3
<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-	24,2
<i>Clausocalanus lividus</i> (Frost & Fleminger, 1968)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Copilia mediterranea</i> (Claus, 1863)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	9,1
<i>Copilia quadrata</i> (Dana, 1849)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	9,1
<i>Corycaeus</i> spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3
<i>Ctenocalanus vanus</i> (Giesbrecht 1888)	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	21,2
<i>Diaixis pygmaea</i> (T. Scott, 1896)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	9,1
<i>Ditrichocorycaeus brehmi</i> (Steuer, 1910)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	12,1
<i>Eucalanus californicus</i> (Johnson, 1938)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	6,1
<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana, 1849)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,1
<i>Euchaeta acuta</i> (Giesbrecht, 1892)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	9,1
<i>Euchaeta spinosa</i> (Giesbrecht 1892)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	12,1
<i>Euchirella messinensis</i> (Claus, 1863)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9,1
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1847)	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	27,3
<i>Farranula rostrata</i> (Claus, 1863)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	9,1
<i>Isias clavipes</i> (Boeck, 1864)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	12,1

<i>Labidocera madurae</i> (T.Scott, 1909)	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	15,2
<i>Labidocera pavo</i> (Giesbrecht, 1889)	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	9,1
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1848)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	6,1
<i>Mecynocera clausi</i> (Thompson I.C., 1888)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	9,1
<i>Monstrilla gracilicauda</i> (Giesbrecht, 1892)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	6,1
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	9,1
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	12,1
<i>Oithona linearis</i> (Giesbrecht, 1891)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3
<i>Oithona nana</i> (Giesbrecht, 1892)	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	18,2
<i>Oithona setigera</i> (Dana, 1849)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	3
<i>Oncaea media</i> (Giesbrecht, 1891)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3
<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Oncaea venusta</i> (Phillipi, 1843)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	12,1
<i>Paracalanus campaneri</i> (Björnberg, 1980)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	9,1
<i>Paracalanus indicus</i> (Wolfenden, 1905)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	15,2
<i>Paracalanus nanus</i> (Sars, 1907)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	15,2
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	66,7
<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus, 1863)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3
<i>Pontella atlantica</i> (Milne Edwards, 1840)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	9,1
<i>Pontella mediterranea</i> (Claus, 1863)	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	12,1
<i>Sapphirina opalina</i> (Dana, 1849)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	9,1
<i>Scolecithricella dentata</i> (Giesbrecht, 1892)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	6,1
<i>Scolecithricella minor</i> (Brady, 1883)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	15,2
<i>Scolecithricella vittata</i> (Giesbrecht, 1892)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	12,1
<i>Scolecithrix bradyi</i> (Giesbrecht, 1888)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	6,1
<i>Spinocalanus abyssalis</i> (Giesbrecht, 1888)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	3

Méropplancton		<i>Spinocalanus magnus</i> (Wolfenden, 1904)	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	9,1	
		<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	57,6	
	Annélides (n=4)		<i>Anaitides</i> sp.	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	+	27,3
			<i>Nereis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	6,1
			<i>Polydora</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	6,1
			<i>Spio martinensis</i> (Mesnil, 1896)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	6,1
	Cirripèdes (n=2)		<i>Balanus</i> (<i>Nauplius</i>)	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	15,2
			<i>Balanus</i> (<i>Cypris</i>)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	9,1
	Echinodermes (n=2)		<i>Ophiopluteus</i>	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	27,3
			<i>Echinozoa</i> (<i>Pluteus</i>)	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	6,1
	Bivalves (n=1)		Larves	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	36,4
	Gastéropodes (n=1)		Larves	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	51,5
	Ptéropodes (n=1)		<i>Gymnosomata</i> (Larves)	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	9,1
	Décapodes (n=3)		<i>Nauplii</i>	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	9,1
			<i>Protozoa</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	39,4
			<i>Carcinus maenas</i> <i>Zoea</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	3
	Euphausiacés (n=2)		<i>Nauplii</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	30,3
			<i>Zoea</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	6,1
	Ichtyoplancton (n=2)		Œufs	+	+	+	-	-	+	-	-	+	-	+	54,5
			Larves	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	21,2

La fréquence d'occurrence a été calculée pour chaque espèce zooplanctonique (**Tab.5**). Les résultats obtenus révèlent la présence d'une seule espèce constante (*Acartia clausi*), 5 espèces régulières (*Paracalanus parvus*, *Centropages typicus*, *Temora stylifera*, larves de Gastéropodes et Œufs de Poissons) et 18 espèces accessoires (*Noctiluca scintillans*, *Evadne nordmanni*, *Globigerina* sp., *Oikopleura doica*, *Pelagia noctiluca*, *Sagitta setosa*, *Acartia discaudata*, *Calanus helgolandicus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Euterpina acutifrons*, copépodites, larves d'Acanthaires, larves d'Ostracodes, *Anaitides* sp., *Ophiopluteus*, *Nauplii* d'Euphausiacés, larves de Bivalves et larves de Décapodes. Le reste des espèces (95) sont considérées comme accidentelles (**Tab.5**).

Les richesses spécifiques des groupes zooplanctoniques sont illustrées dans la figure 15. Les copépodes prédominent en nombre d'espèce (78 espèces), suivis des Annélides (4 espèces) et des Méduses (4 espèces), les Tintinnides et les Cladocères viennent en troisième position (3 espèces) (**Fig.15**).

Figure 15 : Représentation de la richesse spécifique des groupes zooplanctoniques dans les trois stations de prélèvements (S1, S2 et S3) de baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

I.2.2. Variation générale de la communauté zooplanctonique

I.2.2.1. Zooplancton total

L'abondance du zooplancton total a fortement fluctué au cours des saisons, des mois et des stations, comme on peut le constater sur la figure 16. En moyenne annuelle l'abondance zooplanctonique est plus élevée à la station 3 (12 469 ind.m⁻³), intermédiaire à la station 2 (2222 ind.m⁻³) et plus faible à la station 1 (276 ind.m⁻³). Deux pics d'abondance zooplanctoniques ont été enregistrés aux trois stations. Cependant ils sont plus développés à la station 3 : (i) au printemps (30240 ind.m⁻³ en mars 2016), dû à une augmentation des Copépodes et de *Noctiluca scintillans*; (ii) en automne (24420 ind.m⁻³ en octobre 2016) relatif à la dominance des Copépodes et des espèces méroplanctoniques principalement les Cirripèdes. L'abondance du zooplancton total dans la baie de Jijel diminue en été (juin-août 2016) et au début d'hiver (novembre 2016-janvier 2017), pour augmenter dès la fin d'hiver-début printemps (février 2017) (**Fig.16**).

Figure 16 : Variations des abondances zooplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

1.2.2.2. Noctiluca scintillans

Noctiluca scintillans est classée parmi les végétaux flagellés (Dinophyta) mais dépourvus de pigments photosynthétiques. En effet l'espèce est hétérotrophe en se nourrissant par prédation phagotrophique. Dans la baie de Jijel, *N. scintillans* est principalement présent au printemps 2016, et dans une moindre mesure à la fin de l'hiver-début printemps 2017 (Fig. 17). À la station 3, un maximum d'abondance a été enregistré en mars 2016 (15 860 ind.m⁻³), représentant 52,4% du zooplancton total. À la station 2 l'abondance maximale de *N. scintillans* a été enregistrée en février 2017 (680 ind.m⁻³), il contribue à 21% du zooplancton total en juillet 2016. Cette espèce est plutôt rare à la station 1.

Figure 17 : Variations de l'abondance de *Noctiluca scintillans* dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

1.2.2.3. Copépodes, copépodites et nauplii

En excluant *Noctiluca scintillans*, les Copépodes constituent le groupe le plus dominant du zooplancton dans la baie de Jijel durant la période d'échantillonnage (moyenne annuelle : 63% à la station 1, 55,7% à la station 2 et 52,6% à la station 3). La contribution des Copépodes au zooplancton total augmente pendant l'hiver parce que l'abondance des autres groupes zooplanctoniques diminue à cette période de l'année. Ce groupe présente deux pics principaux d'abondance, l'un au printemps et l'autre en automne. Ce cycle apparaît plus marqué à la station 3 (8080 ind.m⁻³ en mars 2016, 8220 ind.m⁻³ en octobre 2016) où les Copépodes sont deux à trois fois plus abondants qu'aux autres stations (**Fig. 18**).

Figure 18: Variations de l'abondance des copépodes dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

À la station 3, les copépodites présentent deux pics saisonniers, le premier au printemps (1100 ind.m⁻³ en mai 2016) et le second en automne (760 ind.m⁻³ en octobre 2016). Ils sont totalement absents en saison estivale et hivernale et leur abondance augmente dès le début de printemps 2017. Les copépodites sont moins abondants aux deux autres stations : à la station 2 une abondance maximale a été enregistrée en mai 2016 (240 ind.m⁻³) alors qu'à la station 1 un maximum de 20 ind.m⁻³ seulement a été enregistré en octobre 2016 (**Fig.19**).

Figure 19: Variations de l'abondance des copépodites dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

L'abondance saisonnière des *nauplii* suit la même évolution saisonnière que les copépodes et les copépodites. Ainsi, les valeurs maximales ont été enregistrées à la station 3 au printemps (mai 2016), en automne (octobre 2016) et fin d'hiver-début printemps (février 2017) avec 1220, 1320, 1240 ind.m⁻³, respectivement. À la station 2 la valeur maximale a été enregistrée en février 2017 (1060 ind.m⁻³). Les *nauplii* sont totalement absents à la station 1 (**Fig.20**).

Figure 20: Variations des abondances des nauplii dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

La figure 21 présente l'évolution saisonnière des fréquences centésimales (abondances relatives) des différents stades de développement des copépodes. Elle montre une nette dominance des adultes par rapport aux stades copépodites et *nauplii* pendant tout le cycle annuel dans les trois stations.

Figure 21: Variations des abondances relatives des différents stades de développement des copépodes (nauplii (NAUP), copépodites (COPDI) et adultes (COP)) dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

À la station 1 (**Fig.21a**), les copépodes adultes dominent pendant toute l'année, sauf en novembre 2016, les copépodites contribuent à 80 % du groupe copépodien. À la station 2 (**Fig.21b**), les *nauplii* atteignent une proportion maximale de 37,8 % en d'avril 2016, quant aux copépodites, ils représentent 21,8 % des copépodes en mai 2016. À la station 3 (**Fig.21c**), les *nauplii* et les copépodites sont plus fréquents qu'aux stations précédentes mais avec des proportions moins importantes (17,3% en avril 2016 et 16% en novembre 2016, respectivement).

I.2.2.4. Variation des espèces représentatives de copépodes

Dans la période étudiée, sur l'ensemble des 78 espèces composant le peuplement des copépodes, seulement 11 espèces sont dominantes dans la baie de Jijel. Il s'agit des espèces *Acartia clausi* (12,4-25,8% des copépodes), *A. discaudata* (5,5-7,8%), *Calanus helgolandicus* (8,2-11,9%), *Centropages typicus* (9-13,3%), *Clausocalanus arcuicornis* (2,6-9,3%), *Cl. furcatus* (1,6-6,5%), *Euterpina acutifrons* (1-6%), *Labidocera madurae* (8%), *Oithona nana* (9,8%), *Paracalanus parvus* (13,9-25,1%) et *Temora stylifera* (4,6-15,9%). Bien que ces espèces sont présentes tout au long de l'année, leur contribution à l'abondance totale des copépodes est très variable selon la période échantillonnée et la station.

Nos résultats de l'évolution saisonnière des abondances relatives des espèces représentatives des copépodes à la station 1 (**Fig.22a**) montrent une dominance d'un nombre restreint d'espèces (4 espèces). *Paracalanus parvus* (100% en mai 2016) et *Acartia discaudata* (47% en mars 2016) dominent en saison printanière. En saison estivale, trois espèces dominent dans cette station, *Centropages typicus* (77,8% en juin 2016), *Acartia clausi* et *Paracalanus parvus* (une proportion maximale de 40% pour les deux espèces en juillet 2016). Durant la période automnale de l'année 2016, *Acartia clausi* et *Centropages typicus* représentent les proportions les plus importantes (100% en novembre et 50% en septembre, respectivement). En hiver, la station 1 est marquée par la dominance de *Calanus helgolandicus* (60% en janvier 2017) (**Fig.22a**).

Durant la période printanière, la station 2 (**Fig.22b**) est marquée par la présence de 5 espèces de copépodes dont les plus dominants sont *Paracalanus parvus* (45,9% en avril 2016), *Acartia discaudata* (24,1% en mars 2016), *Calanus helgolandicus* (19,5% en mars 2016) et

Acartia clausi (18,7% en mai 2016). En période estivale, *Acartia clausi* (58,8 % en juin 2016), *Centropages typicus* (33,3% en juin 2016) et *Paracalanus parvus* (29,4% en juillet 2016) dominent dans cette station. En période automnale (**Fig.22b**), *Temora stylifera* domine (67,7% en octobre 2016) avec des proportions importantes également d'*Acartia clausi* (54,5% en novembre 2016) et *Centropages typicus* (37,7% en septembre 2016). L'hiver est caractérisé par la dominance de *Calanus helgolandicus* et *Clausocalanus arcuicornis* (36,8% et 63,1% en janvier 2017, respectivement).

La station 3 expose un schéma différent par rapport aux deux premières stations. Les proportions sont en effet, réparties sur plusieurs espèces (7-9 espèces). Au printemps, les espèces qui dominent sont : *Acartia discaudata*, *A. clausi* et *Paracalanus parvus* (31,4%, 20,6% et 30,4% respectivement, en avril 2016), (**Fig.22c**). En été certaines espèces réapparaissent avec des proportions relativement importantes, il s'agit de : *Euterpina acutifron* (24% en juin 2016), *Clausocalanus furcatus* (19,1% en juillet 2016), *Temora stylifera* (18,3% en août 2016) et *Oithona nana* (18,3% en août 2016), d'autres apparaissent durant l'été comme *Labidocera madurae* (21,3% en juillet 2016) (**Fig.22c**). En automne, les proportions les plus importantes sont partagées entre 6 principales espèces de copépodes : *Oithona nana* (36,5% en septembre 2016), *Clausocalanus arcuicornis* (24,7% en novembre 2016), *Centropages typicus* (20,6% en septembre 2016), *Clausocalanus furcatus* (19,5% novembre 2016), *Acartia clausi* (18,5% en octobre 2016), *Labidocera madurae* (17,5% en septembre) (**Fig.22c**). En hiver, la station 3 est marquée comme les deux premières stations par une proportion importante de *Calanus helgolandicus* (79,4% en janvier 2017), suivi de *Centropages typicus* et de *Paracalanus parvus* (28 % et 26% en février 2017, respectivement) (**Fig.22c**).

Figure 22 : Variations des abondances relatives des espèces représentatives des copépodes dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

I.2.2.5. Holoplancton

L'hologlancton présente en termes d'abondance des variations entre les différentes stations (**Fig.23**). En moyenne annuelle l'abondance de l'hologlancton est plus élevée à la station 3 (2898 ind.m⁻³), intermédiaire à la station 2 (300 ind.m⁻³) et plus faible à la station 1 (18 ind.m⁻³). Le cycle annuel présente deux pics successifs bien représentés à la station 3, le premier au printemps (5060 ind.m⁻³ en mars 2016) et l'autre en automne (6920 ind.m⁻³ en octobre 2016). L'abondance maximale est de 900 ind.m⁻³ en mars 2016 à la station 2, et de 60 ind.m⁻³ en septembre 2016 à la station 1 (**Fig.23**). L'hologlancton représente des abondances relatives maximales en automne dans les trois stations (28,6% du zooplancton total en novembre 2016 à la station 1, 32,3% et 31,1% en septembre 2016 aux stations 2 et 3, respectivement).

Figure 23 : Variations des abondances hologlanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

I.2.2.6. Variation des différents groupes hologlanctoniques

La figure 24 présente l'évolution saisonnière des abondances relatives des espèces hologlanctoniques. À la station 1 (**Fig.24a**), 4 groupes hologlanctoniques seulement ont été échantillonnés. En saison printanière, plus particulièrement en mars 2016, les Acanthaires représentent le seul groupe présent, alors qu'en avril ce sont les Cladocères qui dominent. En saison automnale, les Acanthaires (66,6% en septembre 2016), les Foraminifères (100% en novembre 2016) et les Appendiculaires (50% en octobre 2016) dominent, alors qu'en saison estivale et hivernale l'hologlancton est absent à cette station (**Fig.24a**).

La station 2 (**Fig.24b**) est marquée par la présence de 5 espèces holoplanctoniques au printemps. Les plus dominantes sont les Radiolaires et les Tintinnides (57,8%, 24,4%, respectivement, en mars 2016) et les Méduses (37,9% en avril 2016). Dès le début d'été (mai-juin 2016) les Cladocères représentent la fraction la plus importante de l'holoplancton, à côté des Chaetognathes (30 % en juillet 2016) et des Ostracodes (37,5 % en août 2016). En automne, les Appendiculaires (95,2% en septembre 2016), les Foraminifères (93,7 % en octobre) et les Ostracodes (50 % en novembre) dominent alors qu'en hiver ce sont les Méduses (janvier 2017) et les Acanthaires (février 2017) qui dominent à la station 2 (**Fig.24b**).

Contrairement aux stations précédentes, la station 3 montre une diversité holoplanctonique plus importante. Plusieurs espèces sont rencontrées à cette station (6-10 espèces). Au printemps, les espèces qui dominent sont : les Radiolaires (23% en mars 2016), les Cladocères (16,9 % en avril 2016), les Tintinnides et les Appendiculaires (17%, 15,6% en mai 2016, respectivement) (**Fig.24c**). La saison estivale est représentée par les Cladocères (46% en juin, 29,8% en juillet et 54,83 % en août 2016), les Chaetognathes (24 % en juillet 2016) et les Ostracodes (25,8% en août 2016) (**Fig.24c**). En automne, les proportions les plus importantes sont partagées entre 5 principales espèces de l'holoplancton : les Appendiculaires (32,4 % en septembre 2016), les Chaetognathes (31,7% en novembre 2016), les Cladocères (16,2% en septembre 2016), les Ostracodes (15,8% en novembre 2016) et les Radiolaires (15,5% en octobre 2016) (**Fig. 24c**). En hiver, les Méduses (50% en janvier 2017), les Siphonophores (28,6 % en janvier 2017) et les Appendiculaires (25% en février 2017) dominent à cette station (**Fig.24c**).

Figure 24: Variations des abondances relatives des groupes holoplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

I.2.2.7. Méroplancton

Le méroplancton présente des abondances élevées en automne (**Fig.25**), 6380 ind.m⁻³ en octobre 2016 à la station 3, 600 ind.m⁻³ en septembre 2016 à la station 2, alors qu'à la station 1, l'abondance la plus importante est enregistrée en mars 2016 avec un effectif de 260 ind.m⁻³. En effet, à la station 1, le méroplancton présente un maximum d'abondance relative au printemps (37,1% du zooplancton total en mars 2016), alors qu'aux autres stations c'est en automne que celle-ci a été enregistrée (46,1% à la station 2 en septembre 2016 et 26,1% à la station 3 en octobre 2016).

Figure 25: Variations des abondances méroplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

I.2.2.8. Variation des différents groupes méroplanctoniques

La station 1 se caractérise par trois espèces méroplanctoniques en saison printanière (**Fig.26a**). Ces espèces sont : les larves d'Euphausiacés et les larves de Décapode (46,1%, 15,4% en mars 2016, respectivement). Les Œufs de poissons, représentent quant à eux le seul groupe présent en avril et mai. Le méroplancton est totalement absent au reste de saisons en cette station.

La station 2, présente la dominance de six espèces méroplanctoniques en saison printanière (**Fig.26b**), les plus dominantes sont : les larves de Décapodes (41,4% en avril 2016), les Œufs de poissons (37,9% en avril 2016), les larves d'Annélides (34,3% en mai 2016), et larves d'Euphausiacés (20,7% en avril 2016). En saison estivale, les larves de Gastéropodes sont fortement présentes à cette station, elles représentent 85,7% du méroplancton en juillet 2016

et 100% en août 2016. En automne, plusieurs espèces au stade larvaire sont présentes. Les larves de poissons (55,2% en octobre 2016) et les larves de Gastéropodes (33,3% septembre 2016) sont les plus dominantes suivies des larves d'Euphausiacés (30% en septembre 2016), les larves d'Echinodermes (24% novembre 2016) et les larves de Décapodes (20% en septembre 2016). Les larves d'Annélides sont présentes avec une proportion réduite (6,6% en septembre 2016) (**Fig.26b**). L'hiver est caractérisé par la dominance des larves de Bivalves (34,4% février 2017) et des Gastéropodes (21,9% février 2017). Les Œufs et les larves de poisson (ichtyoplancton) représentent 18,7% et 12,5% du méroplancton en février 2017, respectivement, à cette station (**Fig.26b**).

La station 3 est caractérisée par la présence de 11 espèces méroplanctoniques. Au printemps, les espèces qui dominent sont les Œufs de poisson (47,8% avril 2016) et les larves d'Annélides (29% en mai 2016) (**Fig.26c**). En été trois espèces du méroplancton dominent, il s'agit des larves de Gastéropodes (50% en juin 2016), des larves de Bivalves (37,5% en juillet et août 2016) et des Œufs de poissons (50% en juillet 2016) (**Fig.26c**). La saison automnale est marquée par la présence de dix espèces mais seulement deux espèces sont dominantes : les cypris de Cirripèdes (57,7% en octobre 2016) et les larves d'Annélides (34,37% en novembre 2016), les huit autres espèces sont : les Œufs de poissons (24,1% en septembre 2016), les larves de Bivalves (18,7% en novembre 2016), les larves de Gastéropodes (13,8% en septembre 2016), les larves de Ptéropodes (9,7% en octobre 2016), les larves d'Echinodermes (3% en novembre 2016), les larves de Décapodes (4,3% en octobre 2016) et les larves de poissons (1,9% en octobre 2016) (**Fig.26c**). En saison hivernale, les larves de Bivalves (35,3%), les larves d'Annélides (23,5%), les larves de Décapodes (23,5%) dominent en janvier 2017. Les Œufs de poisson (39,1%) sont les plus dominants en février 2017 (**Fig.26c**).

Figure 26: Variations des abondances relatives des groupes méroplanctoniques dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

1.2.3. Similitude spatiale et structure des communautés zooplanctoniques
1.2.3.1. Indice de similitude de Jaccard

Le tableau 6 présente l'indice de similitude de Jaccard calculé pour les communautés zooplanctoniques échantillonnées dans les trois stations de la baie de Jijel. Les valeurs obtenues montrent que les communautés des trois stations sont très peu semblables entre elles. La valeur de l'indice de Jaccard la plus élevée a été enregistrée entre la station 2 et 3 (0,406 en mars 2016) avec 28 espèces communes. À l'opposé, la plus basse valeur de similitude a été enregistrée entre la station 1 et 3 (0,043 en janvier 2017). Une seule espèce commune a été trouvée entre les communautés des deux stations (**Tab.6**). Cette variation de la composition zooplanctonique entre les stations peut être attribuée aux variations des caractéristiques environnementales, de la proximité ou l'éloignement de la station aux activités anthropiques.

Tableau 6 : Variations de l'indice de similitude de Jaccard entre les trois stations de prélèvements S1, S2 et S3. ((n) : nombre d'espèces zooplanctoniques en commun dans les deux stations).

INDICE DE JACCARD						
	S1		S2		S3	
S1	mars-16		(9)	0,3	(10)	0,147
	avr-16		(6)	0,375	(6)	0,128
	mai-16		(2)	0,111	(2)	0,044
	juin-16		(2)	0,286	(3)	0,111
	juil-16		(3)	0,375	(3)	0,088
	août-16		(0)	0	(0)	0
	sept-16		(3)	0,2	(6)	0,207
	oct-16		(4)	0,364	(5)	0,088
	nov-16		(2)	0,222	(3)	0,088
	déc-16			/		/
	janv-17		(2)	0,25	(1)	0,043
	févr-17		(7)	0,269	(4)	0,071
	S1		S2		S3	
S2	mars-16				(28)	0,406
	avr-16				(15)	0,313
	mai-16				(17)	0,386
	juin-16				(4)	0,148
	juil-16				(7)	0,2
	août-16				(6)	0,286
	sept-16				(7)	0,206
	oct-16				(9)	0,155
	nov-16				(6)	0,167
	déc-16					/
	janv-17				(2)	0,077
	févr-17				(13)	0,197

I.2.3.2. Variabilité de la richesse spécifique et des indices de diversité

La richesse spécifique (S), l'indice de Shannon (H') et l'indice d'équitabilité (E) mesurés sur un cycle annuel dans la baie de Jijel présentent généralement des valeurs élevées à la station 3, moyennes à la station 2 et faibles à la station 1 (**Fig.27**).

À la station 1, la valeur maximale de l'indice de diversité de Shannon (H') a été enregistrée au cours de la période printanière (2,99 bits en mars 2016) due à la présence de 11 espèces dont les plus dominantes sont *Acartia discaudata*, *Paracalanus parvus*, les larves d'Acanthaires, les œufs de poisson et les larves d'Euphausiacés. L'indice H' baisse au cours de la saison estivale, sa valeur est alors de 0,99 bits en juin 2016 et de 0 bits en août 2016 car aucune espèce n'a été échantillonnée à cette station. H' augmente en saison automnale (2,46 bit en septembre 2016) puis diminue de plus en plus en saison hivernale (1,37 bit en janvier 2017) (**Fig.27a**). Les valeurs de l'indice d'équitabilité (E) des quatre saisons varie de 0,13 à 0,32 seulement. Elles traduisent une mauvaise équi-répartition des individus entre les différentes espèces et témoignent de la présence de peuplement irrégulier à cette station (**Fig.27a**).

À la station 2, la valeur maximale de H' a été enregistrée au printemps (4,5 bits en mars 2016), 29 espèces sont présentes dont les plus dominantes sont *Acartia discaudata*, les larves de Radiolaires, les Tintinnides les œufs de poisson et les larves d'Euphausiacés. Comme pour la station 1, l'indice de diversité H' baisse en été, sa valeur est de 2,02 bits en juin 2016 indiquant la présence de 5 espèces seulement (**Fig.27b**). Les valeurs de l'indice d'équitabilité sont synchrones avec celle de l'indice de Shannon (0,36 en mars 2016 et 0,2 en juin 2016) et la communauté zooplanctonique de la station 2 est irrégulière.

À la station 3, la valeur la plus élevée de H' a été enregistrée en automne (5,22 bits en octobre 2016) correspondant à la présence de 57 espèces. Les plus dominantes sont *Acartia clausi*, *Oithona nana*, les Cirripèdes (*nauplii* et *cypris*) les larves de Radiolaires, les larves d'Ostracode (**Fig.27c**). En avril 2016 la valeur la plus basse de l'indice de diversité de Shannon et de l'indice d'équitabilité ont été enregistrées (3,02 bits, 0,21, respectivement) alors que la richesse spécifique est de 47 espèces. Ces valeurs obtenues s'expliquent par la dominance d'une seule espèce (*Noctiluca scintillans*) pendant ce mois (**Fig.27c**). Comme pour les stations précédentes les indices de diversité diminuent en saison estivale (H' = 3,97 bits, E= 0,33 en août 2016) et hivernale (H' = 3,82 bits et E= 0,35 en janvier 2017).

Figure 27 : Variations de la richesse spécifique (S), de l'indice de Shannon (H') et de l'indice d'équitabilité (E) dans les trois stations de prélèvement (S1, S2 et S3) de la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

I.3. Analyse du zooplancton en fonction des paramètres environnementaux dans les trois stations de la baie de Jijel

Les résultats obtenus des abondances du zooplancton total, de l'holoplancton, du méroplancton, de *Noctiluca scintillans*, des copépodes et de ses espèces les plus représentatives ont été utilisés dans un test de corrélation Pearson ainsi qu'une analyse en composante principale (ACP) afin de déduire leur relation avec les différents paramètres environnementaux mesurés dans les trois stations de la baie de Jijel.

Le résultat fait ressortir le plan de projection constitué de deux axes qui expriment 60,15% de la variabilité totale (Dim 1 : 43,07% et Dim 2 : 17,08%) (**Fig.28b**). On remarque que le zooplancton total, les copépodes, l'holoplancton, le méroplancton, la richesse spécifique (S), l'indice de Shannon (H') et l'indice d'Équitabilité (E) sont associés aux paramètres environnementaux mesurés (**Fig.28b**). Ces variables biotiques présentent une corrélation hautement significative à l'oxygène dissous ($r=0,650$; $p < 0,0001$), ($r=0,701$; $p < 0,0001$), ($r=0,642$; $p < 0,0001$), ($r=0,414$; $p < 0,05$), ($r=0,772$; $p < 0,0001$), ($r=0,818$; $p < 0,0001$), ($r=0,627$; $p < 0,0001$), respectivement (**Tab.7**) ainsi qu'à la salinité ($r=0,495$; $p < 0,01$), ($r=0,635$; $p < 0,0001$), ($r=0,552$; $p < 0,01$), ($r=0,364$; $p < 0,05$), ($r=0,636$; $p < 0,0001$), ($r=0,667$; $p < 0,0001$), ($r=0,431$; $p < 0,05$), respectivement (**Tab.7**).

La transparence de l'eau représente aussi un paramètre contrôlant la variation du zooplancton total ($r=0,663$; $p < 0,0001$), des copépodes ($r=0,776$; $p < 0,0001$), de l'holoplancton ($r=0,694$; $p < 0,0001$), du méroplancton ($r=0,462$; $p < 0,01$), de la richesse spécifique ($r=0,799$; $p < 0,0001$), de l'indice de Shannon (H') ($r=0,772$; $p < 0,0001$) et de l'indice de l'équitabilité (E) ($r=0,529$; $p < 0,01$) (**Tab.7**). *Noctiluca scintillans* est corrélé positivement aussi à l'oxygène dissous ($r=0,419$; $p < 0,05$) et à la transparence de l'eau ($r=0,361$; $p < 0,05$).

Les espèces *Calanus helgolandicus*, *Acartia discaudata*, *Paracalanus parvus* sont associées à la concentration en chlorophylle-a (**Fig.28b**), expliquant respectivement les corrélations suivantes ($r=0,584$; $p < 0,05$), ($r=0,390$; $p < 0,05$), ($r=0,356$; $p < 0,05$) (**Tab.7**). Ceci est probablement dû au régime trophique « herbivore » de ces espèces. *Clausocalanus arcuicornis*, *Calanus helgolandicus* et *Paracalanus parvus*, sont corrélés négativement à la température ($r=-0,344$; $p < 0,0001$), ($r=-0,662$; $p < 0,0001$), ($r=-0,349$; $p < 0,05$) respectivement (**Tab.7**). Ces espèces sont plutôt présentes en saison hivernale ou la température de l'eau est plus froide.

Figure 28: L'analyse en composante principale (ACP) réalisée en se basant sur l'abondance du zooplancton total, des copépodes représentatifs, de l'holoplancton, du méroplancton et de *Noctiluca scintillans* et des paramètres environnementaux au niveau de la baie de Jijel (mars2016-février2017). (a) représentation des individus (Station/mois) et (b) représentation des variables (Groupes zooplanctoniques et paramètres environnementaux) sur le plan de projection.

Tableau 7 : Test de corrélation Pearson entre les paramètres environnementaux et le zooplancton total, les copépodes, l'holoplancton, le méroplancton, *Noctiluca scintillans*, les espèces représentatives des copépodes la richesse spécifique (S) et les indices de Shannon (H') et d'équitabilité (E) dans la baie de Jijel durant la période d'échantillonnage (mars 2016-février 2017). (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,0001$).

	Chlorophylle-a	Oxygène dissous	pH	Conductivité électrique	Salinité	Température de surface	Transparence
Zooplancton total	0,082	***0,650	0,136	0,131	**0,495	-0,262	***0,663
Copépodes	0,038	***0,701	0,187	0,214	***0,635	-0,283	***0,767
Holoplancton	-0,079	***0,642	0,218	0,158	**0,552	-0,211	***0,694
Méroplancton	-0,080	*0,414	0,124	0,137	*0,364	-0,100	**0,462
<i>Noctiluca scintillans</i>	0,230	*0,419	0,000	0,001	0,201	-0,223	*0,361
<i>Acartia clausi</i>	-0,324	**0,608	-0,008	**0,504	**0,577	0,108	***0,626
<i>Acartia discaudata</i>	*0,390	*0,423	0,046	-0,148	0,139	-0,318	0,257
<i>Calanus helgolandicus</i>	**0,584	0,306	0,297	*-0,348	0,191	***-0,662	0,224
<i>Centropages typicus</i>	-0,262	**0,502	0,110	0,311	**0,551	0,039	***0,661
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	0,236	*0,424	0,055	0,034	0,253	*-0,344	*0,306
<i>Clausocalanus furcatus</i>	-0,010	**0,443	0,113	0,307	**0,476	-0,074	**0,454
<i>Euterpina acutifrons</i>	-0,259	*0,439	-0,201	*0,37	**0,455	0,161	**0,508
<i>Labidocera madurae</i>	0,311	*0,347	0,092	**0,473	**0,487	0,130	**0,518
<i>Oithona nana</i>	-0,335	*0,409	0,003	0,334	**0,464	0,152	**0,530
<i>Paracalanus parvus</i>	*0,356	*0,586	0,110	-0,559	*0,378	*-0,349	**0,530
<i>Temora stylifera</i>	*-0,391	*0,367	-0,033	0,322	*0,434	0,121	**0,468
Richesse spécifique (S)	0,088	***0,772	0,165	0,158	***0,636	-0,330	***0,799
Indice de Shannon (H')	0,065	***0,818	0,107	0,175	***0,667	-0,285	***0,772
Indice d'Equitabilité (E)	0,116	***0,627	0,030	0,001	*0,431	-0,284	**0,529

Figure 29 : L'analyse en dendrogramme effectué sur les coordonnées mois-stations (individus dans l'ACP) et discriminant 5 groupes des différents périodes d'échantillonnage dans la baie de Jijel entre mars 2016 et février 2017.

Nos résultats d'analyse des coordonnées mois-stations (**Fig.29**) font ressortir 5 groupes différents : **(1, noir)** les coordonnées mois des stations 1 et 2, qui sont caractérisées par des valeurs de température de surface de l'eau élevées ainsi que des valeurs de transparence, de salinité, d'abondance de zooplancton total, de richesse spécifique et d'indices de Shannon faibles ; **(2, rouge)** la période printanière à la station 2 et la période hivernale à la stations 3 caractérisées par des concentrations en chlorophylle-a relativement élevées et de fortes abondances des espèces *Calanus helgolandicus* et *Acartia discaudata* ; **(3, vert)** la période (été-automne) à la station 3 caractérisée par de fortes abondances du méroplancton, *Acartia clausi*, *Euterpina acutifrons*, *Centropages typicus*, *Clausocalanus furcatus* et *Temora stylifera*; **(4, bleu)** la période printanière (mars-avril 2016) à la station 3 caractérisée par de fortes abondances des espèces *Noctiluca scintillans* et *Paracalanus parvus* et **(5, jaune)** le mois d'octobre à la station 3 caractérisé par une forte abondance de l'espèce *Oithona nana* (**Fig. 29**).

II. IMPACT DE L'EUTROPHISATION SUR LES ASSEMBLAGES DE COPÉPODES EN MER MÉDITERRANÉE

II.1. Contexte environnemental et structure de la communauté des copépodes

II.1.1. Variation des paramètres environnementaux en Mer Méditerranée

Les valeurs de concentration en chlorophylle-a enregistrées par satellite dans les eaux côtières de la mer Méditerranée ont varié de 0,11 à 17,3 $\mu\text{g/L}$. Les régions côtières examinées incluent certains points d'eutrophisation bien connus tels que le delta du Nil, le golfe de Gabès et le nord de la mer Adriatique (Micheli *et al.*, 2013). La salinité et la température ont varié de 29,4 à 41,5 et de 9,5 à 30,3°C, respectivement.

II.1.2. Variation de l'abondance des copépodes

L'abondance totale des copépodes était significativement différente d'un site à l'autre (Kruskal-Wallis chi-squared = 68.25, p-value = 0). Cependant, ces différences d'abondance ne peuvent être expliquées par les variations en chlorophylle-a. Par exemple, les concentrations en chlorophylle-a les plus élevées enregistrées dans les eaux côtières d'Égypte étaient accompagnées d'abondances de copépodes inférieures d'un à deux ordres de grandeur à celles enregistrées dans des sites d'eutrophisation (Nord de la mer Adriatique et golfe de Gabès).

II.1.3. Structure de la communauté des copépodes

Les résultats de l'analyse multidimensionnelle non métrique (nMDS, stress = 0,23 p = 0,001) ont montré que la structure de la communauté des copépodes était différente entre les sites côtiers méditerranéens étudiés. Le test adonis post-hoc a permis de discriminer cinq groupes de sites différents : (1) Mer Tyrrhénienne et Côte marocaine, (2) Baie de Jijel, Golfe d'Annaba, Côte égyptienne, Baie d'Alexandrette, Mer Égée et Baie de Calvi, (3) Golfe de Gabès et Golfe de Tunis, (4) Baie de Thessalonique/Golfe de Theirmaikos, et (5) Mer Adriatique Nord (**Fig.30**).

À l'exception du groupe 3, les sites n'étaient pas associés en fonction de leur proximité géographique (**Fig.30**). Ainsi, la composition des communautés de copépodes de la baie de Jijel est similaire à celle du golfe d'Annaba, de la côte égyptienne, de la baie d'Alexandrette, de la mer Égée et de la baie de Calvi. Néanmoins, on observe une forte variabilité dans la baie de Jijel, avec la station 1 proche en termes de composition de la côte égyptienne et mer

Egée, qui sont des points importants d'eutrophisation, et la composition de la station 3 proche des eaux de la baie d'Alexandrette et du golfe d'Annaba.

Les différences de composition des communautés de copépodes étaient principalement expliquées par des différences de température, salinité et concentrations en chlorophylle-a ($r^2 = 0,11$, $p = 0,001$, $r^2 = 0,16$, $p = 0,001$ et $r^2 = 0,09$, $p = 0,001$, respectivement). Ainsi, la composition des copépodes dans le nord de la mer Adriatique était associée à des eaux chargées en chlorophylle-a et à une faible salinité, tandis que les eaux côtières marocaines et celles de la mer Tyrrhénienne, étaient associées à de faibles concentrations en chlorophylle-a et une salinité élevée. Enfin, pour le groupe 2, la composition des espèces de copépodes n'était pas toujours associée à la concentration en chlorophylle-a, salinité et / ou température. Pour la baie de Jijel, cela a été vu précédemment, la variabilité de la composition des copépodes entre les stations était associée à la salinité.

Figure 30: Positionnement multidimensionnel non métrique basée sur la similitude de Bray-Curtis (stress: 0,23) effectuée sur l'abondance des espèces de copépodes des 162 communautés échantillonnées dans les eaux côtières de la mer Méditerranée. Les cinq groupes discriminant les différents sites (G1-G5) identifiés par le test post-hoc ADONIS sont entre parenthèses.

II.2. Identité fonctionnelle, homogénéisation trophique et diversité fonctionnelle de la communauté des copépodes

Les moyennes pondérées (CWMs) du mode d'alimentation (*Feeding mode*), de la stratégie alimentaire (*Ambush feeding*) et l'indice de spécialisation trophique (*CSI-trophic regime*) des copépodes en zone côtière méditerranéenne dépendent des teneurs en chlorophylle-a (**Tab.8**). La modélisation « GLMM » a montré des relations significatives entre la chlorophylle-a et les moyennes pondérées du mode d'alimentation, de la stratégie en embuscade et l'indice de spécialisation communautaire du régime trophique (**Fig.31, Tab.8**). Ainsi, les copépodes présentaient principalement un mode passif et une stratégie de prédation en embuscade aux sites riches en chlorophylle-a (groupe 5, certains du groupe 2 incluant le delta du Nil et à certaines saisons dans le groupe 4) et des filtreurs avec un mode actif aux sites pauvres en chlorophylle-a (groupe 1, la moitié du groupe 2 : le golfe d'Annaba, la côte marocaine et le nord-est de la mer Egée), le groupe 3 présentant des valeurs intermédiaires. Plus les eaux sont riches en chlorophylle-a plus les copépodes sont omnivores (**Fig.31**).

Tableau 8 : Modèles mixtes linéaires généralisés significatifs pour les moyennes pondérées par la communauté (CWMs) des valeurs de traits pour le mode d'alimentation (feeding mode), la stratégie d'alimentation en embuscade (Ambush feeding) et l'indice de spécialisation communautaire du régime trophique (CSI-trophic regime). Les valeurs en gras indiquant des relations significatives ($p < 0,05$).

	Estimate	SE	z value	p
CWM-Feeding mode				
(Intercept)	0.32	1	0.32	ns
Chla	-0.08	0.02	-3.94	8.27E-05
Sal	0.02	0.02	0.77	ns
SST	-0.005	0.01	-0.33	ns
Net mesh size	0.004	0.002	2.39	0.0167
random effect		variance	SD	
Site		0.06	0.25	
Season		0.06	0.24	
CWM-Ambush feeding				
(Intercept)	-0.64	1.05	-0.61	ns
Chla	0.08	0.02	4.19	2.78E-05
Sal	-0.01	0.03	-0.53	ns
SST	0.002	0.01	0.17	ns
Net mesh size	-0.003	0.002	-1.98	0.0478
random effect		variance	SD	
Site		0.05	0.23	
Season		0.05	0.23	
CWM-CSI-trophic regime				
(Intercept)	-0.15	0.58	-0.26	ns
Chla	-0.06	0.01	-5.09	3.61E-07
Sal	-0.01	0.01	-0.74	ns
SST	-0.002	0.009	-0.22	ns
Net mesh size	0.002	0.001	1.38	ns
random effect		variance	SD	
Site		0.03	0.16	
Season		0.02	0.13	

Compte tenu de la relation significative du mode d'alimentation, de la stratégie en embuscade et l'indice de spécialisation communautaire du régime trophique avec la chlorophylle-a, ces traits ont été considérés comme fonctionnels. Ils ont été utilisés pour le calcul de la dispersion fonctionnelle (FDis). Cependant, les résultats ont montré que la dispersion fonctionnelle ne suivait pas les variations des concentrations de la chlorophylle-a pour tous les traits fonctionnels utilisés.

Figure 31: Relations significatives entre les moyennes pondérées des valeurs de trait de la communauté (CWMs) et la Chl-a selon les analyses GLMM, en tenant compte de l'effet aléatoire. (A) Mode d'alimentation (actif vs passif), (B) Stratégie d'alimentation en embuscade et (C) indice de spécialisation trophique communautaire. La dispersion fonctionnelle (D) est également affichée, alors qu'aucune relation significative n'a été trouvée avec Chl-a. La ligne bleue représente la tendance générale. La zone remplie représente une estimation de l'intervalle de confiance à 95% pour la pente de la régression. R2m et R2c sont les R2 marginaux et conditionnels, respectivement.

The image features four identical illustrations of jellyfish, arranged in a 2x2 grid. Each jellyfish has a bell-shaped, translucent body with a pattern of small, dark spots. It has a prominent, ruffled oral arm and several long, thin tentacles hanging from the bottom. The background is a light, pale blue. The word "DISCUSSION" is centered in the middle of the grid.

DISCUSSION

❖ Zooplancton de la baie de Jijel

○ *Succession saisonnière*

Notre étude fournit la première taxonomie détaillée des communautés zooplanctoniques dans la « *baie de Jijel* » et étudie le rôle de certains paramètres environnementaux dans leur structuration et distribution spatio-temporelle.

Le cycle annuel de la chlorophylle-a est caractérisé par une première phase de croissance en printemps (mars-mai 2016) et une seconde en hiver (janvier-février 2017). La première floraison annuelle se produit généralement en février-mars avant la stratification thermique qui est supposée être la condition préalable à la floraison printanière « classique » des régions tempérées (Gran, 1931 ; Sverdrup, 1953). En Méditerranée, une prolifération hivernale de phytoplancton semble assez répandue, en raison de périodes récurrentes de temps calme dans la saison, généralement associées à la présence d'un système anticyclonique, fournissant une colonne d'eau stable ce qui permet la croissance du phytoplancton (Duarte *et al.*, 1999). En effet, le bloom hivernal a été défini comme la caractéristique unificatrice du phytoplancton en mer Méditerranée (Travers, 1974 ; Duarte *et al.*, 1999), où il a été enregistré tout le long des côtes (Margalef et Castellví, 1967 ; Becacos Kontos, 1968 ; Lenzi Grillini et Lazzara, 1978 ; Dowidar, 1984 ; Mura *et al.*, 1996 ; Caroppo *et al.*, 1999 ; Psarra *et al.*, 2000).

Le cycle annuel effectué durant la période mars 2016-février 2017 dans la baie de Jijel a mis en évidence deux pics saisonniers du zooplancton. Un premier pic a été enregistré au printemps (mars 2016) et un second pic en automne (octobre 2016). Ceci corrobore avec d'autres travaux effectués dans la Méditerranée qui ont également signalé des pics de printemps et d'automne. Certaines études ont mis en évidence qu'un pic zooplanctonique printemps-été apparaissait à la suite d'une floraison phytoplanctonique (Dauby, 1980 ; Seguin, 1981 ; Scotto di Carlo *et al.*, 1985 ; Lakkis, 1990 ; Mazzocchi et Ribera d'Alcalà, 1995 ; Fernandez de Puellas *et al.*, 1997 ; Siokou Frangou, 1996). D'autres ont montré des pics d'abondance à certaines saisons sans relation directe avec la production phytoplanctonique: été-automne (Sampaio de Souza *et al.*, 2005), automne-hiver (Gotsis Skretas *et al.*, 1999), été (Mercado *et al.*, 2007). Enfin, certaines études n'ont montré aucune saisonnalité marquée du zooplancton (Christou, 1998 ; Calbet *et al.*, 2001). Dans la baie de Jijel aucune corrélation significative n'a été trouvée entre l'abondance du zooplancton et la chlorophylle-a, ce qui signifie son indépendance aux floraisons phytoplanctoniques.

L'espèce *Noctiluca scintillans* atteint des valeurs maximales pendant la fin de l'hiver-début printemps, mais après ce pic printanier, son abondance retombe très vite à des valeurs faibles durant l'été-automne. Dans la baie d'Annaba, [Ounissi et al. \(1998\)](#) ont enregistré un bloom (près de 1 million ind.m⁻³) en avril 1992 et un bloom moins prononcé en février 1992. Plus récemment, [Laskri et al. \(2016\)](#) ont rapporté les mêmes pics saisonniers au même site. Dans la mer de Marmara (bassin oriental de la mer Méditerranée) deux pics d'abondance de *N. scintillans* ont été signalés au printemps (avril-juin) et en novembre ([Yilmaz et al., 2005](#)). *N. scintillans* est un dinoflagellé phagotrophe possédant un grand spectre de nourriture et se nourrit en effet de phytoplancton, détritus, protozoaires, copépodes et même des œufs de poisson ([Nakamura, 1998](#) ; [Quevedo et al., 1999](#)). Ces facultés trophiques lui permettent de se développer en masse et provoquer des blooms dans de nombreuses régions de l'océan mondial ([Mikaelyan et al., 2014](#)).

L'étude quantitative du zooplancton a montré que les copépodes est le groupe le plus dominant dans la baie de Jijel durant la période d'étude. Des résultats similaires ont été rapportés dans le bassin Algérien ([Ramdane et Sameur, 1999](#) , [Riandey et al., 2005](#)), dans la lagune Nord de Tunis ([Annabi Trabelsi et al., 2005](#)), dans la Baie de Tunis ([Daly Yahia et al., 2004](#)), dans la mer d'Alborane (bassin occidental de la mer Méditerranée) ([Gaudy et Youssara, 2003](#)), et dans la mer des Baléares ([Fernandez de Puelles et al., 2004](#)). De même, les copépodes sont aussi très répandus dans d'autres écosystèmes marins tels que la mer Adriatique ([Krsinc et al., 2007](#)), dans les eaux temporaires provençales ([Champeau, 1970](#)) et dans l'estuaire de Mondego (Ouest de la Portugal ; [Vieira et al., 2003](#)).

Dans la baie de Jijel, les copépodes sont composés de 78 espèces dont les plus dominantes sont *Acartia clausi*, *A. discaudata*, *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Cl. furcatus*, *Euterpina acutifrons*, *Labidocera madurae*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus* et *Temora stylifera*. Ces espèces de copépodes recensées lors de la présente étude étaient déjà citées dans les eaux algériennes par d'autres auteurs ([Scotto di Carlo et al., 1991](#) ; [Riandey et al., 2005](#) ; [Hafferssas et Seridji, 2010](#)). Cette composition est comparable à d'autres régions de la mer de Méditerranée. [Khelifi Touhami et al. \(2007\)](#) dans le golfe d'Annaba et El Kala (côte est de l'Algérie) ont montré que la diversité des copépodes dans cette zone du sud-ouest de la mer Méditerranée était très élevée avec une richesse

spécifique atteignant 143 espèces de copépodes. [Laskri et al. \(2016\)](#) ont rajouté 10 nouvelles espèces pour la baie d'Annaba, parmi eux *Farranula curta* et *Centropages ponticus* et deux nouvelles espèces pour la mer Méditerranée : *Pseudodiaptomus australiensis* et *Pseudodiaptomus arabicus*. [Siokou Frangou et al. \(1996\)](#), travaillant sur la communauté océanique de copépodes pélagiques d'automne du détroit de Tunisie-Sicile à Chypre ont montré l'existence d'une communauté comprenant 141 espèces dont 126 espèces étaient trouvées dans le détroit Tunisie-Sicile, 104 dans la mer Ionienne et 95 dans la mer Levantine centrale près de Chypre. Les espèces les plus abondantes étaient *Clausocalanus furcatus* et *Oithona plumifera*. Dans la baie de Villefranche-sur-Mer, [Seguin \(1981\)](#) a montré que la richesse spécifique en copépodes atteignait 95 espèces dominées par des espèces communes appartenant à la famille des Acartidae, Clausocalanidae, Trachydiidae, Temoridae, Centropagidae, Oithonidae, Paracalanidae, Oncaidae et Corycaidae. Dans la partie centrale de la mer Ligurienne, pendant la période été-automne, [Raybaud et al. \(2008\)](#) ont découvert que la communauté de copépodes comprenait 60 espèces dominées à 90 % par cinq genres, Clausocalanus, Oithona, Pleuromamma, Calocalanus et Néocalanus. Dans la baie de Tunis, [Daly Yahia et al. \(2004\)](#) ont identifié 52 espèces de copépodes dominées par la famille des Acartiidae, Paracalanidae, Centropagidae, Oithonidae et Corycaidae, tandis que [\(Drira et al., 2009, 2014\)](#) ont trouvé respectivement 31 et 47 espèces de copépodes dans le golfe de Gabès dont, les Acartiidae, les Centropagidae, les Oithonidae et les Corycaidae étaient aussi les familles de copépodes les plus diversifiées et les plus abondantes du golfe de Gabès.

En mer Méditerranée, il y a beaucoup de régularité dans les modèles saisonniers, et une succession saisonnière d'assemblages d'espèces zooplanctoniques, qui apparaissent récurrentes et persistantes chaque année, bien que des variations dans le calendrier puissent être trouvées entre les sites ([Mazzocchi et Ribera d'Alcalá, 1995](#) ; [Mazzocchi et al., 2011](#)). Dans la baie de Jijel le zooplancton présente des fluctuations très importantes entre les stations, les saisons et les mois échantillonnés. Premièrement, *Acartia discaudata*, *A. clausi* et *Paracalanus parvus*, les larves de Radiolaires et les Tintinnides culminent au printemps. *Acartia clausi* était omniprésente tout au long de notre étude. Ce copépode a montré un large spectre de distribution en mer Méditerranée, elle peut être néritique dans la mer des Baléares ([Fernandez de Puelles et al., 2003](#)) ou bien localisé au large dans le bassin occidental de la mer Méditerranée ([Vives, 1978](#)). [Rodriguez et Vives \(1984\)](#) ont montré que *Acartia*

discaudata et *A. clausi* disparaissent de la colonne d'eau pendant une partie de l'année et réapparaît lorsque les conditions sont favorables. [Mazzocchi et Ribera d'Alcala \(1995\)](#) ont montré que *Paracalanus parvus* était l'une des espèces les plus abondantes dans les eaux méditerranéennes. Concernant les Tintinnides, leur nourriture peut être très diversifiée allant des particules aux Radiolaires en passant par les Diatomées et les Dinophycées ([Capriulo, 1982](#)). Néanmoins, une corrélation positive a été mise en évidence entre l'abondance du phytoplancton et l'abondance des Tintinnides ([Kimor et Golandsky, 1977](#)), mais les schémas saisonniers ne sont pas toujours aussi clairs et peuvent différer selon les sites, par exemple des stocks plus élevés sont signalés en hiver dans la baie de Blanes (Espagne) ([Vaqué et al., 1997](#)), et Ville franche sur-Mer (France) ([Bernard et Rassoulzadegan, 1994](#)), alors qu'à Naples (Italie) leur biomasse minimale se trouve en hiver ([Ribera d'Alcalà et al., 2004](#)).

Ensuite durant l'été (juin-août), la thermocline est bien installée et constitue une barrière empêchant la remontée des sels nutritifs ou les flux verticaux. Dans de telles conditions oligotrophiques, la communauté estivale du zooplancton de la baie de Jijel est caractérisée par la dominance des cladocères. L'importance des cladocères en été est un trait commun aux régions méditerranéennes néritiques ([Della Croce et Bettanin, 1965](#) ; [Thiriot, 1972 73](#) ; [Fonda Umani, 1996](#) ; [Siokou Frangou, 1996](#) ; [Calbet et al., 2001](#)). Ils représentent 10 à 20% du stock permanent de mésozooplancton sur une base annuelle, et sont principalement présents dans les eaux de surface à la fin du printemps et, en particulier, en été ([Vives, 1966](#) ; [Alcaraz 1970](#) ; [Mazzocchi et al., 2011](#)) où ces crustacés se développent rapidement en raison de leur reproduction parthénogénétique ([Egloff et al., 1997](#)). Le copépode *Euterpina acutifron* domine à cette saison. Cette espèce est eurythermie et euryhaline, d'où on peut dire qu'elle est opportuniste et cosmopolite ([Moreira et al., 1982](#)), présente un large spectre trophique (phytoplancton, microplancton et détritus) ([Yamashida et Moreira, 1980](#)) qui lui permet d'occuper tous les environnements marins côtiers ([Delia Vinas et Gaudy, 1996](#)).

En automne (septembre-novembre), la dernière phase annuelle de croissance du zooplancton est enregistrée, il est caractérisé par la dominance de *Oithona nana* qui est une espèce carnivore qui se nourrit préférentiellement de *nauplii* de Copépodes ([Lampitt, 1978](#)). Les larves méroplanctoniques dominent aussi à cette saison, elles présentent des pics d'occurrence liés à leur cycle de reproduction ([Vives, 1966](#) ; [Calbet et al., 2001](#) ; [Almeda et al., 2011](#)) Les chaetognathes abondent aussi en automne dans la baie de Jijel. Des densités maximale de cette espèce ont été enregistrées au nord-ouest de la Méditerranée en août et septembre

(Vives, 1966 ; Andréu, 1990). Les appendiculaires sont également une composante importante du zooplancton automnal. Bien qu'ils sont présents toute l'année en mer Méditerranée (Calbet *et al.*, 2001 ; Ribera d'Alcalà *et al.*, 2004), ils semblent plus abondants en été et en automne (Vives 1966 ; Fenaux 1968).

En hiver, l'abondance du zooplancton diminue dans la baie de Jijel. *Calanus helgolandicus* domine à cette saison. La période d'intrusion de *C. helgolandicus* coïncide avec une plus forte concentration de chlorophylle-a. *C. helgolandicus*, qui appartient à un genre essentiellement herbivore (Mauchline, 1998), semble trouver alors des conditions trophiques plus favorables à son développement. Les larves de Bivalves, les larves d'Annélides les larves de Décapodes contribuent à la communauté hivernale aussi. Il a été avancé que plusieurs organismes benthiques ont leur saison de reproduction pendant cette prolifération phytoplanctonique anticipée probablement en relation avec la disponibilité du phytoplancton descendant de la colonne d'eau (Duarte *et al.*, 1999; Calbet *et al.*, 2001). Concernant les Méduses et les Siphonophores, des pics saisonniers ont été décrit au printemps et au début de l'été (Goy *et al.*, 1989 ; Ianora et Scotto di Carlo, 1981 ; Gamulin et Kršinic, 1993 ; Batistić *et al.*, 2007). Ces espèces présentent un pic hivernal dans la baie de Jijel, ceci étant en accord avec les résultats de Furnestin (1968). Non seulement les pics de productivité locaux (Gili *et al.*, 1988) mais aussi les facteurs physiques favorisant l'agrégation peuvent être impliqués dans de tels schémas saisonniers (Graham *et al.*, 2001).

La communauté du zooplancton de la baie de Jijel était plus diversifiée pendant la période printanière et automnale avec des indices de diversité atteignant 3,7 bits en mars 2016 et 3,4 bits en septembre 2016 par rapport aux valeurs relatives les plus faibles observées en juin 2016 ($H' = 2,4$ bits) et janvier 2016 ($H' = 2,5$ bits). Daly Yahia *et al.* (2004) ont observé le même schéma dans la baie de Tunis avec la valeur la plus élevée en février 1995 atteignant 3,83 bits, tandis que la plus faible s'est produite pendant l'été ($H' = 0,24$ en juillet 1995). De même, en mer Ionienne, Siokou Frangou *et al.* (1995) ont montré que dans le golfe de Saronikos (station Metopi) la diversité maximale a été observée au début de printemps (février 1985) et en automne (décembre 1984 et novembre 1985), tandis que les valeurs minimales étaient observées en juin, juillet et septembre 1984 et 1985. En mer Ligurienne, Raybaud *et al.* (2008) ont montré que la diversité maximale du zooplancton, principalement des copépodes, a été atteinte lors de l'échantillonnage nocturne du 20 septembre 2004 ($H' = 2,9$ bits) et du 5 octobre 2004 ($H' = 3,0$ bits).

○ *La distribution du zooplancton en relation avec les paramètres environnementaux*

L'étude de la variation spatio-temporelle de la communauté zooplanctonique en relation avec les paramètres environnementaux est très recommandée dans les écosystèmes marins (Fernandez de Puelles *et al.*, 2003). Différents paramètres environnementaux jouent un rôle important dans le développement et l'abondance du zooplancton (Suresh *et al.*, 2011).

En général, il est connu que la répartition du zooplancton, est trop dépendante de la qualité hydrologique de l'eau (c'est-à-dire l'état de stratification thermique, le brassage hydrologique et la transition entre ces deux états) (Fernandez de Puelles *et al.*, 2003, 2007 ; Souissi *et al.*, 2008 ; Molinero *et al.*, 2008). Ces mouvements hydrologiques sont essentiellement gérés par des facteurs physiques tels que la température et la salinité qui sont les facteurs principaux affectant la répartition et la dynamique du zooplancton (Sioukou Frangou, 1996; Christou, 1998; Calbet *et al.*, 2001; Youssara et Gaudy, 2001 ; Fernandez de Puelles *et al.*, 2003 ; Riandey, *et al.*, 2005).

Au sein de la présente étude, la distribution spatio-temporelle des paramètres biotiques et abiotiques mesurés (température, salinité, oxygène dissous, conductivité électrique, pH, chlorophylle-a et transparence) a montré que l'oxygène dissous, la salinité et la transparence sont les paramètres présentant une relation étroite avec la fluctuation de l'abondance et de la composition du zooplancton par comparaison aux autres paramètres. Ceci est cohérent avec les études montrant que la structure de la communauté zooplanctonique est affectée par de multiples facteurs environnementaux (Sioukou Frangou *et al.*, 1998; Branco *et al.*, 2000; Mageed, 2006). Le rôle de la salinité dans la répartition du zooplancton a clairement été identifiée, par exemple en mer Baltique (Mollmann *et al.*, 2000) et dans le golf de Tunis (Ben Lamine *et al.*, 2015).

L'oxygène dissous est l'un des éléments clés des processus métaboliques des animaux aquatiques. L'adaptation aux concentrations d'oxygène dans l'environnement est cruciale pour la survie dans différents habitats et dans le maintien de différentes stratégies de vie (Ekau *et al.*, 2010, Decker *et al.*, 2004). Chez de nombreuses espèces, la concentration d'oxygène dissous fixe les limites de leur distribution horizontale et verticale. Sa diminution provoque des changements physiologiques et altère les performances du cycle de vie, la capacité de croissance, le succès de reproduction et la vulnérabilité aux maladies (Miller *et al.*, 2002). Ces altérations affectent l'écologie spatiale et peuvent entraîner des changements taxonomiques et

de taille dans la communauté zooplanctonique, affectant l'alimentation et la croissance des poissons (Roman *et al.*, 2019)

La transparence est inversement proportionnelle à la turbidité de l'eau qui est fonction de la quantité, de la taille et de la forme des particules en suspension. Elle permet notamment de renseigner quant à la disponibilité en lumière pour le développement du phytoplancton. Elle conditionne la transmission de l'énergie lumineuse aux producteurs primaires et influe donc sur la production des organismes photosynthétiques dans la colonne d'eau et par conséquent, sur toute la chaîne trophique de l'écosystème marin (contrôle « *bottum up* ») (Utne Palm 2002 ; Sandström, 2004). L'atténuation de la lumière ou la transparence de l'eau est souvent considérée parmi les facteurs les plus importants affectant le taux de croissances des larves de poissons (Brett et Müller Navarra, 1997 ; Utne Palm, 2002).

Une situation analogue a été observée pour la température. Il n'y avait pas de relation significative entre ce paramètre et l'abondance du zooplancton aux trois stations étudiées. Ce qui contraste avec des données de la littérature qui mettent l'accent sur l'impact de la température sur la faune planctonique, et explique que la température constitue un paramètre physique crucial vu son influence et sa relation étroite avec la dynamique et la distribution du zooplancton, particulièrement sur les copépodes agissant sur le taux de leur reproduction et leur prolifération (Kovalev *et al.*, 2003; Fernandez de Puellas *et al.*, 2003 ; Souissi *et al.*, 2008) et aussi dans la régulation de leur métabolisme (Hirche *et al.*, 1997).

De plus, les valeurs de similitude de Jaccard calculé pour les communautés zooplanctoniques échantillonnées dans les trois stations de la baie de Jijel ont montré que les communautés des trois stations sont très peu semblables entre elles durant la période d'échantillonnage. Des valeurs de similitude faibles ont été enregistrées entre la station 1 et les deux stations 2 et 3. Cela indique une hétérogénéité spéciale des espèces qui serait dépendante des variables environnementales.

L'indice de diversité des espèces est un outil pertinent pour l'évaluation de la qualité de l'eau et une base pour la biosurveillance en évaluant la complexité structurelle des assemblages de zooplancton (Jafari *et al.* 2011 ; Patra *et al.* 2011). Selon Wilhm (1975) et Mukhopadhyay *et al.* (2007), un indice de diversité de Shannon (H') élevé suggère une diversité riche et donc un écosystème sain (moins pollué), alors qu'un indice H' faible indique une faible diversité et un

écosystème perturbé. L'indice H' présente une diversité élevée à la station 3 « **Cap Cavallo** » (4,3 bits), moyenne à la station 2 « **Kotama** » (3 bits) et faibles (1,7 bits) à la station 1 « **Djen-djen** ». Ces résultats nous permettent de considérer que la qualité de l'eau dans les stations 1 et 2 est dégradée par rapport à celle de la station 3. En effet la station 2 est située en plein centre-ville, est caractérisée par une fréquence de pêche, de tourisme intensifs et de déversement des déchets, et des ruissellements des eaux usées, ce qui entraîne une perturbation de la diversité zooplanctonique. La perturbation existante dans la station 1 serait due aux apports de Oued Djen-djen et Oued el Kébir. En plus des rejets urbains (effluents domestiques) et agricoles (l'utilisation massive des fertilisants des sols, l'usage des pesticides et l'épandage excessif des engrais chimiques), la basse plaine de l'oued Djen-djen connaît un développement industriel considérable mais la mauvaise gestion a créé des points de pollution au niveau des eaux souterraines et superficielles de l'oued qui reçoit des rejets des zones industrielles SOGEDIA, AFRICAVERRE, LA BRIQUETRIE et la zone industrielle de Ouled Salah (Boucenna, 2009). Le bassin versant de l'Oued el Kébir est considéré fortement anthropisé à plusieurs titres : fortes teneurs en azote et en phosphate, réduction des teneurs en silicate, déséquilibre des rapports Si/N/P, faibles débits à l'aval des barrages, fortes érosions des sols, ce qui permet d'introduire à la mer d'importantes masses de sédiments en suspension correspondant à un taux d'érosion des sols de bassins de 64 à 374/km²/an. Ces multiples modifications peuvent avoir de sévères impacts sur le fonctionnement et la productivité de l'ensemble du système continent-mer (Bouchareb, 2013).

❖ Impact de l'eutrophisation sur les assemblages de copépodes en mer Méditerranée

L'analyse des données des eaux côtières en mer Méditerranée a été réalisée afin d'explorer les tendances fonctionnelles des assemblages de copépodes en fonction des concentrations en chlorophylles-a. Nos résultats ont montré que l'eutrophisation peut conduire à des changements directionnels dans la structure fonctionnelle des communautés de copépodes, ainsi qu'à une homogénéisation trophique en favorisant les généralistes par rapport aux spécialistes. Il s'agit de la première étude qui traite l'homogénéisation biotique au sein de la communauté des copépodes comme réponse à l'eutrophisation.

Les copépodes jouent un rôle central dans les réseaux trophiques, le suivi de la structure et la dynamique de ces espèces au sein d'un écosystème marin pourrait être d'une grande importance dans l'évaluation de son état écologique. L'approche basée sur les « *traits* » des

copépodes représente un outil efficace pour détecter un signal précoce d'eutrophisation. Les résultats obtenus ont montré que les copépodes omnivores qui utilisent un mode passif et une stratégie d'alimentation en embuscade étaient favorisés lorsque la concentration en chlorophylle-a augmentait. Étant donné que ces traits caractérisent généralement les Cyclopoïdes du genre *Oithona* (Benedetti *et al.*, 2016), nos résultats sont en accord avec des études antérieures qui se sont concentrées sur l'identité des espèces (Chang *et al.*, 2009; Gao *et al.*, 2019 ; Serranito *et al.*, 2016 ; Sriwoon *et al.*, 2008 ; Uye, 1994).

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer pourquoi le genre *Oithona* est favorisé dans un milieu eutrophe (Uye, 1994 ; Sriwoon *et al.*, 2008). Compte tenu de la relation significativement négative que nous avons trouvée entre l'indice de la spécialisation trophique de la communauté des copépodes et la chlorophylle-a, nos résultats suggèrent une différente hypothèse, c'est-à-dire que le succès d'*Oithona* en milieu eutrophe est principalement dû à sa capacité à mieux s'adapter à un environnement modifié que d'autres copépodes. Les généralistes se nourrissent de nombreux types de proies et sont par conséquent moins affectés par les variations temporelles des sources de nourriture. *Oithona* sp. sont des généralistes écologiques typiques (Paffenhöfer, 1993; Benedetti *et al.*, 2016), et donc capables de s'adapter aux environnements perturbés, aux sites d'eutrophisation et aux conditions environnementales instables (Hautier *et al.*, 2009; Hautier *et al.*, 2015; Blüthgen *et al.*, 2016; Pálffy et Vörös, 2019). *Oithona* sp. sont de mauvais compétiteurs en raison de leur inefficacité relative à capturer à la fois des proies non mobiles et mobiles par rapport aux consommateurs actifs (Kjørboe, 2011 ; van Someren Greve *et al.*, 2017). Cependant, ils sont capables de passer des proies mobiles aux proies non mobile, comme les diatomées, lorsque leurs proies préférées comme les ciliés et les dinoflagellés sont rares (Castellani *et al.*, 2005; Pond et Ward, 2011).

La taille est considérée comme le «trait principal» pour l'acquisition des sources de nourriture, la reproduction et l'évitement des prédateurs (Litchman et Klausmeier, 2008). Cependant, elle peut ne pas être sensible à l'eutrophisation en raison d'une connaissance insuffisante de la taille des espèces de copépodes. Plusieurs études utilisées ici ont rapporté un changement de direction dans la taille de la communauté de copépodes (Intxausti *et al.*, 2012; Siokou Frangou et Papathanassiou, 1991; Uye et Sano, 1998), mais elles n'ont donné aucune preuve statistique. Des études complémentaires sont nécessaires pour clarifier ce point.

Aucune relation significative n'a été trouvée entre la dispersion fonctionnelle (FDis) et la chlorophylle -a. Un déclin de la diversité fonctionnelle sous eutrophisation a été observé dans diverses communautés écologiques, comme les plantes aquatiques (Arthaud *et al.*, 2012) et les macroinvertébrés benthiques (Zhang *et al.*, 2019). Cela peut résulter soit (i) du filtrage environnemental, qui, sous le stress environnemental, sélectionne les espèces avec les caractères les mieux adaptés à la survie (Weiher *et al.*, 1998 ; Grime, 2006) ; soit (ii) d'une forte compétition résultant de la dominance d'espèces à haute capacité compétitive (Mayfield *et Levine*, 2010); et / ou (iii) la prédation par les généralistes, qui devraient regrouper les communautés de proies en espèces ayant des traits de défense (Cavender Bares *et al.*, 2009)

Dans notre étude, il est possible que des mécanismes opposés contrôlant l'assemblage des copépodes agissent simultanément le long du gradient d'eutrophisation ; par conséquent, cette compensation entraîne l'absence globale de changement de FDis en fonction d'eutrophisation.

Ainsi, contrairement aux différents mécanismes cités ci-dessus, la compétition basée sur le principe de la similarité limitante (MacArthur *et Levins*, 1967) et la prédation par les spécialistes peuvent conduire à une sur-dispersion des traits (Cavender Bares *et al.*, 2009 , Cornwell *et Ackerly* , 2009).

Nos résultats ont également montré que les spécialistes, c'est-à-dire les espèces aux niches écologiques étroites, ne sont pas nécessairement fonctionnellement différents des autres. Cela a également été observé par différents auteurs chez des invertébrés benthiques, des papillons et des oiseaux forestiers (Larsen *et al.*, 2018). Ces auteurs suggèrent que si les spécialistes et les généralistes courent le même risque de disparaître, les spécialistes rencontrent des difficultés pour recoloniser un site.

Dans notre étude, trois indices sur un total de six ont montré des relations significatives avec les concentrations en chlorophylle-a soulignant la nécessité d'utiliser plusieurs indices pour donner une chance de détecter l'effet des perturbations sur les communautés de copépodes.

Pourtant, nos résultats ont clairement montré que la composition de la communauté a changé entre les sites, ce qui a conduit à des changements à la fois dans la composition des traits fonctionnels et dans le degré de spécialisation des ressources de la communauté des copépodes.

Bien que les indices de diversité basés sur la taxonomie soient largement utilisés dans le contexte de la directive européenne sur l'eau et de la directive-cadre sur la stratégie marine (EU MSFD) pour évaluer l'état écologique des eaux marines (Birk *et al.*, 2012), la présente étude a montré que les indices de diversité fonctionnelle peuvent donner des informations pertinentes dans la détection de l'effet du changement environnemental sur la biodiversité.

**CONCLUSION
ET PERSPECTIVES**

Ce travail a présenté et pour la première fois la diversité zooplanctonique de la baie de Jijel (est algérien), il a permis de mettre en évidence (i) d'une part la variabilité saisonnière de la communauté zooplanctonique à travers un cycle annuel effectué durant la période mars 2016-février 2017, à la station 1 « **Djen-djen** » (36.831974°N 5.852304°E), la station 2 « **Kotama** » (36.831358°N 5.793123°E) et la station 3 « **Cap Cavallo** » (36.77884°N 5.57295°E) (ii) d'autre part, la distribution du zooplancton en relation avec les paramètres environnementaux (iii) l'impact du phénomène d'eutrophisation sur les assemblages de copépodes dans les eaux côtières de la mer Méditerranée.

Notre étude a permis la détermination de plusieurs espèces zooplanctoniques appartenant à différents phylums : Protistes (*Noctiluca scintillans*, Acanthaires, Radiolaires, Foraminifères, Tintinnides), Crustacées (Cladocères, Ostracodes et Copépodes), Tuniciers (Appendiculaires, Salpes et Doliolles), Cnidaires (Méduses, Siphonophores) et Chaetognathes. Certaines espèces étaient présentes au stade larvaire comme les Annélides, Cirripèdes, Mollusques (Bivalves, Gastéropodes et Ptéropodes), Echinodermes, Euphausiacés, Décapodes, et enfin les œufs et les larves de poissons représentant l'ichtyoplancton. Les résultats ont montré que les copépodes est le groupe le plus dominant dans la baie de Jijel avec une richesse spécifique de 78 espèces. Les plus fortes abondances ont été attribuées aux deux espèces *Oithona nana* et *Acartia clausi*.

Dans de futures études, une fréquence d'échantillonnage bimensuelle ou hebdomadaire nous permettrait de mettre en évidence la phénologie correspondante aux populations zooplanctoniques et améliorer les concepts de leur succession. Il serait intéressant aussi d'utiliser parallèlement un deuxième filet de vide de maille plus petit afin d'avoir une idée plus importante sur l'ensemble des populations zooplanctoniques présentes qui sont de tailles plus petites et réaliser un répertoire d'espèces zooplanctoniques autochtones d'origine méditerranéenne et allochtones d'origine atlantique en déterminant les espèces invasives. La construction d'une banque de donnée sera utile pour réaliser une modélisation des communautés zooplanctoniques de l'est algérien, mettant en évidence les différentes relations écologiques entre les différents groupes zooplanctoniques.

L'étude de la distribution spatiotemporelle de la communauté zooplanctonique en relation avec les paramètres environnementaux a montré l'existence d'une étroite relation entre ces peuplements et les caractéristiques physicochimiques. La croissance et la diversité du zooplancton semble être dépendante de la salinité, de l'oxygène dissous et de la transparence de l'eau.

Les résultats suggèrent que le zooplancton aux trois stations étudiées répond aux variations saisonnières conditionnées par les apports continentaux d'origine anthropiques. La pression anthropique caractérisant les stations « **Djen-djen** » et « **Kotama** » de la baie de Jijel contribue à une dégradation de la qualité de l'eau. Cette dégradation présente plusieurs effets directs et indirects sur la répartition hétérogène du zooplancton en agissant sur leur composition et leur abondance.

L'effet de la perturbation des communautés zooplanctoniques des écosystèmes marins peut entraîner une sérieuse diminution de la production halieutique. Pour cela, il est indispensable de diminuer les sources de pollution issues des activités urbaines et anthropiques étant donné la dépendance du zooplancton aux conditions environnementales. La compréhension du système zooplanctonique et des futurs changements nécessite des études à plus long terme d'où l'importance de continuer l'échantillonnage pour avoir une série plus longue. Le travail doit être poursuivi aux mêmes points d'échantillonnage pour évaluer les conséquences à long terme de l'effet de la pression anthropique.

La mer Méditerranée abrite une flore et une faune uniques au monde. Cependant cette biodiversité est menacée par l'eutrophisation induite par la littoralisation et l'industrialisation et dont les effets s'accroissent sous un changement climatique. Ce phénomène est un déséquilibre de fonctionnement, déclenché par un changement dans les quantités, les proportions relatives ou les formes d'azote et de phosphore entrant dans les systèmes, et provoquant une augmentation de la production primaire et l'accumulation de la matière organique. La nature et l'intensité des réponses dépendent de facteurs environnementaux tels que la lumière, le temps de résidence de l'eau et la température.

Malgré cette situation alarmante, notre compréhension des effets de l'activité anthropique sur la Biodiversité méditerranéenne et les fonctions écosystémiques associées demeure très parcellaire. Ceci est d'autant plus vrai pour le zooplancton. Peu d'études ont cherché à estimer la diversité fonctionnelle du zooplancton en Mer Méditerranée, et à explorer les impacts de l'eutrophisation sur cette composante de la biodiversité. Au-delà des problématiques posées à l'échelle régionale, la mer Méditerranée présente une variété de conditions physico-chimiques et de régimes trophiques qui en font un site d'étude intéressant pour étudier les réponses des écosystèmes pélagiques aux changements environnementaux.

L'étude de l'impact de l'eutrophisation sur les copépodes a montré qu'outre les changements dans la composition de la communauté, ce phénomène peut entraîner des changements dans la composition des traits fonctionnels de la communauté des copépodes marins et modifier le rapport entre spécialistes et généralistes. Par conséquent, l'utilisation d'indices basés sur les traits, est nécessaire pour donner une chance de détecter les conséquences de l'eutrophisation sur l'organisation biologique de la communauté des copépodes et, en général, sur les changements environnementaux dans les écosystèmes marins. Cette étude a montré que l'approche basée sur les traits est un outil efficace pour aider à explorer l'organisation biologique des communautés de copépodes en réponse au stress anthropique et à utiliser ces espèces comme bioindicatrices de la qualité de l'environnement.

Les méthodes utilisées dans cette thèse ont permis la description de la diversité zooplanctonique intégrant les multiples dimensions de la Biodiversité (taxinomique et fonctionnelle). Ces méthodes ne sont pas juste complémentaires mais elles sont nécessaires pour comprendre, prévoir, et gérer efficacement les multiples effets de la pollution sur la Biodiversité.

Des études complémentaires sur la surveillance des copépodes et des expériences en laboratoire pour mieux définir les traits des espèces de copépodes nous aideront à mieux comprendre l'effet des activités anthropiques sur les écosystèmes marins.

Enfin, il serait un peu ambitieux mais idéal que plusieurs laboratoires se réunissent pour choisir des points fixes en Méditerranée et effectuer en parallèle des échantillonnages à long

terme et couvrant toute l'année afin d'observer l'évolution de la dynamique et le fonctionnement de ce maillon clé dans la chaîne trophique des écosystèmes marin.

**RÉFÉRENCES
BIBLIOGRAPHIQUES**

A

- .Ahmad, U., Parveen, S., Khan, A.A., Kabir, H.A., Mola, H.R.A., Ganai, A.H., 2011. Zooplankton population in relation to physicochemical factors of a sewage-fed pond of Aligarh (UP), India. *BLM 3 (SI2)*, 336–34.
- .Albouy, C., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Mouillot, D., Leprieur, F., 2012. Combining projected changes in species richness and composition reveals climate change impacts on coastal Mediterranean fish assemblages, *Global Change Biology* 18 (10), 2995-3003.
- .Alcaraz, M., 1970. The annual cycle of the cladocera in the water of Castellón (Western Mediterranean). *Fisheries Research* 34 (2): 281-290.
- .Alcaraz, M., Saiz, E., Estrada, M., 1994. Excretion of ammonia by zooplankton and its potential contribution to nitrogen requirements for primary production in the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Mar. Biol.* 119, 69–76.
- .Alcaraz, M., Saiz, E., Calbet, A., Trepát, I., Broglio, E., 2003. Estimating zooplankton biomass through image analysis. *Mar Biol.* 143, 307–315.
- .Alcaraz, M., Calbet, A., Estrada, M., Marrase, C., Saiz, E., Trepát, I., 2007. Physical control of zooplankton communities in the Catalan Sea. *Prog. Oceanogr.* 74, 294–312.
- .Alexander, R., 2012. Interactions of zooplankton and phytoplankton with cyanobacteria. *Univ. Nebraska*, 69 pp.
- .Almeda, R., Calbet, A., Alcaraz, M., Saiz, E., Trepát, I., Arin, L., Movilla, J., Saló, V., 2011. Trophic role and carbon budget of metazoan microplankton in northwest Mediterranean coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 56:415–430.
- .Anderson, D.M., Andersen, P., Bricelj, V.M., Cullen, J.J., Rensel, J.E., 2001. Monitoring and Management Strategies for Harmful Algal Blooms in Coastal Waters, APEC #201-MR-01.1, Asia Pacific Economic Program, Singapore, and Intergovernmental Oceanographic Commission Technical Series 59, Paris.
- .Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful Algal Blooms and Eutrophication: Nutrient Sources, Composition and Consequences. *Estuaries* 25, 704–726.
- .Andersen, J.H., Schlüter L., Ærtebjerg, G., 2006. Coastal eutrophication: recent developments in definitions and implications for monitoring strategies. *Journal of Plankton Research* 28, 621–628.
- .Andrulewicz, E., Szymelfenig, M., Urbański, J., Węslawski, J.M., 2008. The Baltic Sea- what is Worth Knowing. *Astra Print Shop, Gdynia*, 113 pp.
- .Andréu, P., 1990. Los Quetognatos de las costas de la Península Ibérica. PhD thesis, University of Barcelona.

.Angel, M.V., 1984. Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. In: M.J.R. Fasham (ed.) *Flows of energy and materials in marine ecosystems*, pp. 475-516.

.Annabi-Trabelsi, N., Daly Yahia, M.N., Romdhane, M.S., Ben Maiz, N., 2005. Seasonal variability of planktonic copepods in Tunis North lagoon (Tunisia, North Africa). *Cahier de Biologie Marine* 46: 325-333.

.Arthaud, F., Vallod, D., Robin, J., et al., 2012. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes. *Aquat. Sci.* 74, 471–481. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0241-4>.

.Atkinson, A., Schmidt, K., Fielding, S., Kawaguchi, S., Geissler, P.A., 2012. Variable food absorption by Antarctic krill: relationships between diet, egestion rate and the composition and sinking rates of their fecal pellets. *Deep Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.* 59–60, 147–158.

.Azam, F., Malfatti, F., 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology* 5, 782–791.

B

.Banse, K., 1994. Grazing and zooplankton production as key controls of phytoplankton production in the open ocean. *Oceanography* 7(1), 13–20.

.Barange, M., Merino, G., Blanchard, J.L., Scholtens, J., Harle, J., Allison, E.H., Allen, J.I., Holt, J., Jennings, S., 2014. Impacts of climate change on marine ecosystem production in societies dependent on fisheries. *Nat. Clim. Change* 4, 211–216.

.Barnett, A. J., Finlay, K. and Beisner, B. E., 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshw. Biol.* 52, 796–813.

.Barton, A.D., Pershing, A.J., Litchman, E., Record, N. R., Edwards, K. F., Finkel, Z.V., Kiørboe, T., Ward, B. A., 2013. The biogeography of marine plankton traits, *Ecol. Lett.* 16, 522–534, doi:10.1111/ele.12063.

.Batistić, M., Jasprica, N., Carić, M., Lučić, D., 2007. Annual cycle of the gelatinous invertebrate zooplankton of the eastern south Adriatic coast (NE Mediterranean). *J. Plankton Res.* 29:671–686.

.Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of north Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296, 1692–1694.

.Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S., Reid, P.C., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426, 661–664.

.Beaugrand, G., Edwards, M., Legendre, L., 2010. Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 10120-10124.

- .Becacos-Kontos, T., 1968. The annual cycle of primary production in the Saronikos Gulf (Aegean Sea) for the period November 1963-October 1964. *Limnol. Oceanogr.*, 13: 485-489.**
- .Bednarz, T., Starzecka, A., Mazurkiewicz-Boroń, G., 2002. Microbio-logical processes accompanying the blooming of algae and cya-nobacteria. *Wiad. Botan.* 46 (1-2), 45-55.**
- .Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., McClain, C.R., Feldman, G.C., Los, S.O. Tucker, C.J., 2001. Biospheric Primary Production During an ENSO Transition. *Science* 291, 2594-2597.**
- .Belcher, A., Iversen, M., Manno, C., Henson, S. A., Tarling, G. A., Sanders, R., 2016. The role of particle associated microbes in remineralization of fecal pellets in the upper mesopelagic of the Scotia Sea, Antarctica. *Limnol. Oceanogr.* 61, 1049–1064.**
- .Bendtsen, J., Hilligsøe, K.M., Hansen, J.L.S., Richardson, K., 2015. Analysis of remineralisation, lability, temperature sensitivity and structural composition of organic matter from the upper ocean. *Prog. Oceanogr.* 130, 125–145.**
- .Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.D., 2016. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *J. Plankton Res.* 38, 159–166.**
- .Ben Lamine, Y., Pringault, O., Aissi, M., Ensibi, C., Mahmoudii, E., Daly, O., Kefi, Y., Néjib, M., Daly, T., 2015. Environmental controlling factors of copepod communities in the Gulf of Tunis (south western Mediterranean Sea). *Cah. Biol. Mar.* 56, 213–229. <https://doi.org/10.1017/S0025315409990403>.**
- .Ben Rais Lasram F., Guilhaumon, F., Albouy, C., Somot, S., Thuiller, W., Mouillot, D., 2010. The Mediterranean Sea as a “cul-de-sac” for endemic fishes facing climate change, *Global Change Biology* 16(12), 3233-3245.**
- .Breitburg, D., Seitzinger, S., and Sanders, J., 1999. The effects of multiple stressors on freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 44: 739–972.**
- .Bergamasco, A. Malanotte-Rizzoli, P., 2010. The circulation of the Mediterranean Sea: a historical review of experimental investigations. *Advances in Oceanography and Limnology* 1(1), 11-28.**
- .Berline, L., Siokou-Frangou, I., Marasović, I., Vidjak, O., Fernández de Puellas, M.L., Mazzocchi, M.G., Assimakopoulou, G., Zervoudaki, S., Fonda-Umani, S., Conversi, A., Garcia Comas, C., Ibanez, F., Gasparini, S., Stemann, L., Gorsky, G., 2012. Intercomparison of six Mediterranean zooplankton time series. *Progress in Oceanography* 97, 76-91.**
- .Bernard, M.F., 1955. Etude préliminaire quantitative de la répartition saisonnière du zooplancton de la baie d’Alger. I. Année 1950-1951. *Bulletin de l’Institut océanographique, Monaco*, 52 (1065), 1-28.**
- .Bernard, C., Rassoulzadegan, F., 1994. Seasonal variations of mixotrophic ciliates in the northwest Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 108:295–301.**

- .Berraho, A., Abdelouahab, H., Charib, S., Essaraj, S., Larissi, J., Abdellaoui, B., Christou, E., 2016. Copepod community along the Mediterranean coast of Morocco (Southwestern Alboran Sea) during spring. *Mediterr. Mar. Sci.* 17, 661–665.
- .Béthoux, J., 1979. Budgets of the Mediterranean Sea – their dependence on the local climate and on the characteristics of the Atlantic waters. *Oceanol. Acta* 2, 157–163.
- .Béthoux, J., 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. *Prog. Oceanogr.* 44, 131–146.
- .Béthoux, J.P., Morin, P., Ruiz-Pino, D.P., 2002. Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 2007–2016.
- .Bianchi, C., Morri, C., 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 367–376.
- .Bianchi, D., Stock, C., Galbraith, E.D., Sarmiento, J.L., 2013. Diel vertical migration: ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. *Glob. Biogeochem. Cycles* 27, 487–91.
- .Birk, S., Bonne, W., Borja, Á., Brucet, S., Courrat, A., Poikane, S., Solimini, A., de Bund, W., Zampoukas, N., Heringa, D., 2012. Three hundred ways to assess Europe's surface waters: an almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecol. Indic.* 18, 31–41.
- .Bjornberg, T. K. S., 1981. Copepoda. In Boltovskoy, D. (ed.), *Atlas del Zooplankton del Atlantico Sudoccidental*, INIDEP, Mar del Plata, 587–679.
- .Blüthgen, N., Simons, N.K., Jung, K., Prati, D., Renner, S.C., Boch, S., Fischer, M., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Tschapka, M., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2016. Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity. *Nat. Commun.* 12 (7), 10697. <https://doi.org/10.1038/ncomms10697>.
- .Borum, J., 1996. Shallow waters and land/sea boundaries, in: *Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems*. Ed. the American Geophysical Union, pp. 179–203.
- .Bosc, E., Bricaud, A., Antoine, D., 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations: Mediterranean Sea biomass and production. *Global Biogeochemical Cycles* 18, 1–17.
- .Boucenna, F., 2009. Cartographie par les différentes méthodes de vulnérabilité à la pollution d'une nappe côtière cas de la plaine alluviale de l'oued Djen-djen (Jijel, Nord-Est Algérien). *Hydrogéologie environnemental et modélisation*, Université Badji Mokhtar-Annaba. 114p.

- .Bouchareb, N., 2013. Transferts et géochimie de l'azote, du phosphore et du silicium des bassins des oueds Kébir-Rhumel, Kébir ouest et Saf-Saf au littoral. Thèse Doc : Environnement littoral. Université Badji Mokhtar-Annaba. 91p.
- .Boudjedjou L., 2010. Etude de la flore adventice des cultures de la région de Jijel. Option : Valorisation des ressources végétales. Université Ferhat Abbas, Sétif.
- .Bougis, P., 1974. Ecologie du plancton marin. I - Le phytoplancton. Masson et Cie, Paris, 196 p.
- .Boxshall, G. A., 1979. The Planktonic Copepods of the Northeastern Atlantic Ocean, Harpacticoida, Siphonostomatoida and Mormonilloida. British Museum (Natural History).
- .Boxshall GA, Halsey SH. 2004. An Introduction to Copepod Diversity. Ray Society, London, Publication No. 166, 2 vols., 966 pp.
- .Bradford-Grieve, J.M., 1994. The marine fauna of New Zealand: Pelagic Calanoid Copepoda: Families Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Mecynoceridae, Eucalanidae, Spinocalanidae, Clausocalanidae. New Zealand Oceanogr. 102, 1-160.
- .Branco, C.W.C., Esteves, F.D., Kozłowsky, S.B., 2000. The zooplankton and other limnological features of a humic coastal lagoon (Lagoa Comprida, Mace, RJ) in Brazil. Hydrobiologia 437: 71–81.
- .Brander, K., 2010. Impacts of climate change on fisheries. J. Mar. Syst. 79, 389–402.
- .Brett, M.T., Müller-Navarra, D.C., 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. Freshwat. Biol. 38: 483–499.
- .Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M., Bolker, B.M., 2017. glmmTMB Balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. R J. 9, 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.
- .Brown, C. J., Fulton, E. A., Hobday, A. J., Matear, R. J., Possingham, H. P., Bulman, C., Christensen, V., Forrest, R. E., Gehrke, P. C., Gribble, N. A., Griffiths, S. P., Lozano-Montes, H., Martin, J. M., Metcalf, S., Okey, T. A., Watson, R., Richardson, A. J., 2010. Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: Implications for fisheries and conservation. Global Change Biology 16 (4), 1194-1212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02046.x>
- .Brucet, S., Poikane, S., Lyche-Solheim, A., Birk, S., 2013. Biological assessment of European lakes: ecological rationale and human impacts. Freshw. Biol. 58, 1106–1115.
- .Brun, P., Mark, Payne, R., Kiørboe, T., 2017. A trait database for marine copepods Earth Syst. Sci. Data 9, 99–113.
- .Busatto, E., 2007. Mesozooplancton dell'area dellz tegnue di Chioggia (maggio 2006 - febbraio 2007). Università degli studi di Padova, Facoltà di scienze MM.FF.NN. 62 pp.

C

- .Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48, 1079–1087.
- .Calbet, A., 2001. Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 46, 1824–1830.
- .Calbet, A., Garrido, S., Saiz, E., Alcaraz, M., Duarte, C.M., 2001. Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. *J. Plankton Res.* 23, 319–331.
- .Calbet, A., Landry, M.R., 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*. 49, 51-57.
- .Calbet, A., Saiz, E., 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*. 38, 157-167.
- .Calbet, A., 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES, J. Mar. Sci.* 65(3), 325–331. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn013>.
- .Canepa, A., Fuentes, V., Sabatés, A., Piraino, S., Boero, F., Gili, J.M., 2014. *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean Sea. In: *Jellyfish Blooms*. Springer, p 237–266.
- .Capriulo G.M. 1982. Feeding of field collected Tintinnids micro-zooplankton on natural food. *Mar. Biol.* 71: 73-86.
- .Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67.
- .Caroppo, C., A. Fiocca, P., Sammarco, G., Magazzù., 1999. Seasonal variations of nutrients and phytoplankton in the coastal SW Adriatic Sea (1995-1997). *Bot. Mar.*, 42: 389-400.
- .Carstensen, J., Daniel J. C., Andersen, J.H., Ærtebjerg, G., 2006. Coastal eutrophication and trend reversal: A Danish case study. *Limnol. Oceanogr.* 51, 398–408.
- .Castellani, C., Robinson, C., Smith, T., Lampitt, R.S., 2005. Temperature affects respiration rate of *Oithona similis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 285, 129–135. <https://doi.org/10.3354/meps285129>.
- .Cavan, E. L., Trimmer, M., Shelley, F., Sanders, R., 2017. Remineralization of particulate organic carbon in an ocean oxygen minimum zone. *Nat. Commun.* 8, 14847. DOI: 10.1038/ncomms14847.

- .Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12, 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>.
- .CGDD-SOeS (Commissariat général au développement durable - Service de l'observation et des statistiques), 2011. Environnement littoral et marin. Monographie, Edition 2011, p. 164.
- .Champalbert, G., 1996. Characteristics of zooplankton standing stock and communities in the Western Mediterranean Sea: relations to hydrology. *Sci. Mar.* 60, 97–113.
- .Champeau, A., 1970. Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des copépodes des eaux temporaires provençales et corses. Thèse Doctorat des Sciences, Université Aix- Marseille. 360 pp.
- .Chang, K. H., Atsuko, A., Miller, T. W., Isobe, T., Maneja, R., Siringan, F. P., Imai, H., Nakano, S., 2009. Pollution Study in Manila Bay: Eutrophication and Its Impact on Plankton Community Interdisciplinary Studies on Environmental Chemistry. *Environmental Research in Asia*, Eds., Y. Obayashi, T. Isobe, A. Subramanian, S. Suzuki and S. Tanabe, pp. 261–267.
- .Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., Pauly, D., 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology* 16, 24-35. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01995.x.
- .Cheung, W.W.L., Dunne, J., Sarmiento, J.L., Pauly, D., 2011. Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES, J. Mar. Sci.* 68 (6), 1008-1018. DOI:10.1093/icesjms/fsr012.
- .Christou, E.D., 1998. Interannual variability of copepods in a Mediterranean coastal area (Saronik Gulf, Aegean Sea). *Journal of Marine Systems* 15: 523-532.
- .CIESM, 2007. Impact of mariculture on coastal ecosystems. CIESM Workshop Monographs n°32, Monaco, p. 118. www.ciesm.org/online/monographs/lisboa07.pdf.
- .Civitaresse, G., Gačić, M., Lipizer, M., Eusebi Borzelli, G. L., 2010. On the impact of the Bimodal Oscillating System (BiOS) on the biogeochemistry and biology of the Adriatic and Ionian Seas (Eastern Mediterranean), *Biogeosciences*, 7, 3987–3997, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3987-2010>.
- .Clarke, K.R., Ainsworth, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92, 205–219. <https://doi.org/10.3354/meps092205>.
- .Claussen U., Zevenboom W., Brockmann U., Topcu D., Bot P., 2009. Assessment of the eutrophication status of transitional, coastal and marine waters within OSPAR. *Hydrobiologia*, 629 (1), 49-58.

- .Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Marine Ecology Progress* 210, 223–253.
- .Cloern, J.E., Dufford, R., 2005. Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress* 285, 11–28.
- .Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F.B.R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., *et al.*, 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE* 5(8): e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.
- .Conley, D.J., Schelske, C.L., Stoermer, E.F., 1993. Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 101, 179–192.
- .Conversi, A., Peluso, T., Fonda-Umani, S., 2009. Gulf of Trieste: A changing ecosystem, *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978-2012), 114(C3).
- .Cornwell, W.K., Ackerly, D.D., 2009. Community assembly and shifts in the distribution of trait values across an environmental gradient in coastal California. *Ecol. Monogr.* 79, 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>.
- .Costalago, D., 2015. Review on the links between the distribution of larvae and juveniles of Anchovy and Sardine with their ecological dynamic in the Northwestern Mediterranean. *Vie et milieu* 65, 101-113.
- .Cottenie, K., Nuytten, N., Michels, E., De Meester, L., 2001. Zoo-plankton community structure and environmental conditions in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia* 442 (1-3), 339-350.
- .Cushing, D.H., 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/ mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26, 249–293.
- .Cury, P., Shannon, L., Shin, Y.J., 2001. The functioning of marine ecosystems, Reykjavik. Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem, 1-4 October, Reykjavik, Iceland.
- .Curry, R., Dickson, B. & Yashayaev, I. , 2003. A change in the freshwater balance of the Atlantic Ocean over the past four decades. *Nature*, 426, 826-829.

D

- .Dagg, M. J., Jackson, G. A., Checkley, D. M., 2014. The distribution and vertical flux of fecal pellets from large zooplankton in Monterey Bay and coastal California. *Deep Sea Res. I Oceanogr. Res. Pap.* 94, 72–86.
- .Dajoz, R., 1971. *Précis d'Ecologie*. Ed. Bordas, Paris ,434 p.
- .Dajoz, R., 1985. *Précis d'Ecologie*. Ed. Dunod, Paris, 505p.

- .Dajoz, R., 2008. La biodiversité « l'avenir de la planète et de l'homme ». Ed. Ellipses, Paris, 302 p.
- .Daly-Yahia, M.N., Souissi, O.S. et Daly Yahia-Kéfi, O., 2004. Spatial and Temporal Structure of Planktonic Copepods in the Bay of Tunis (Southwestern Mediterranean Sea). *Zoological studies* 43(2): 366-375.
- .Delia Vinas, M. & Gaudy, R., 1996. Annual cycle of *Euterpina acutifrons* (Copepoda, Harpacticoida) in the Gulf of San Matias (Argentina) and in the Gulf of Marseilles (France). *Scientia Marina* 60: 307-318.
- .Della Croce, N., 1964. Distribuzione e biologia del cladocero marino *Penilia avirostris* Dana. *Bull Inst Océanogr Monaco* 62:1-16.
- .Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Polunin, N.V.C., Harmelin-Vivien, M.L., 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138, 325-332.
- .Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S., Mihneva, V., 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104(25), 10518-10523.
- .Dauby, P., 1980. Cycle annuel du zooplancton de surface de la baie de Calvi (Corse). Biomasse totale et plancton copépodien. *Oceanol. Acta* 3 (4), 403-407.
- .Davis, A. D., Weatherby, T. M., Hartline, D. K., Lenz, P.H., 1999. Myelin-like sheaths in copepod axons. *Nature*, 398, 571.
- .de Bello, F., Lepš, J., Sebastià, M-T., 2007. Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34 p.
- .Decker, M.B., Breitburg, D.L., Purcell, J.E., 2004. Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 280, 163-172.
- .Dehui, Z., 1995. Effects of low pH on zooplankton in some suburban waterbodies of Chongqing City. *J. Environ. Sci.* 7 (1), 31-35.
- .Delignette-Muller, M.L., Dutang, C., 2015. *fitdistrplus*: an R package for fitting distributions. *J. Stat. Softw.* 64, 1-34. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>.
- .Devèze, L., Pérès, J.M., Caullery, M., 1963. Océanographie biologique et biologie marine: La vie pélagique. Presses universitaires de France.
- .Dias, B.B., Hart, M.B., Smart, C.W., Hall-Spencer, J.M., 2010. Modern seawater acidification: the response of foraminifera to high-CO₂ conditions in the Mediterranean Sea. *J. Geol. Soc.* 167, 843-846.

- .Díaz, R.J., Rosenberg, R., 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. Science 321, 926–929, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1156401>.**
- .Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A. Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate change impacts on marine ecosystems. Marine Science 4, 11-37.**
- .Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., Magurran, A.E., 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. Science 344, 296-299. <https://doi.org/10.1126/science.1248484>.**
- .d’Ortenzio, F., Ribera d’Alcalà, M., 2009. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. Biogeosciences 6, 139-148.**
- .d’Ovidio, F., Isern-Fontanet, J., López, C., Hernandez-García, E., García-Ladona, E., 2009. Comparison between Eulerian diagnostics and finite-size Lyapunov exponents computed from altimetry in the Algerian Basin. Mar. Ecol.-Prog. Ser. 56, 15-31.**
- .Dowidar, N.M. – 1984. Phytoplankton biomass and primary productivity of the South-Eastern Mediterranean. Deep-Sea Res., 31: 983-1000.**
- .Drira Z., Belhassen M., Ayadi H., Hamza A., Zarrad R., Bouain A. & Aleya L. 2009. Spatial and temporal variations of microphytoplankton composition related to hydrographic conditions in the Gulf of Gabes. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 89: 1559-1569.**
- .Drira Z., Bel Hassen M., Ayadi H., Aleya L. 2014. What factors drive copepod community distribution in the Gulf of Gabes, Eastern Mediterranean Sea? Environmental Science and Pollution Research, 21: 2919-2934.**
- .Drira, Z., Kmiha-Megdiche, S., Sahnoun, H., Tedetti, M., Pagano, M., Ayadi, H., 2017. Copepod assemblages as a bioindicator of environmental quality in three coastal areas under contrasted anthropogenic inputs (Gulf of Gabes, Tunisia). J. Mar. 98, 1889–1905. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001515>.**
- .Duarte, C.M., S. Agustí, H. Kennedy and D. Vaqué., 1999. The ecosystems: the example of the northeast Spanish littoral. Prog. Oceanogr., 44: 245-270.**
- .Duby, C., Robin, S., 2006. Analyse en Composantes Principales, Institut National Agronomique Paris-Grignon.**
- .Ducklow, H., Steinberg, D.K., Buesseler, K.O., 2001. Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump, Oceanography, 14, 50-54. DOI:10.5670/oceanog.2001.06.**

.Dunne, J.P., Armstrong, R.A., Gnanadesikan, A., Sarmiento, J.L., 2005. Empirical and 711 mechanistic models for the particle export ratio. *Global Biogeochemical Cycles* 19 (4), GB4026.

.Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean by 'The MERMEX Group'. *Prog. Oceanogr.* 91, 97-166.

E

.Edwards, M., Richardson, A.J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 881-884.

.Edwards, K.F., Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2013. Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology Letters* 16, 56-63.

.EEA, 2006. Priority issues in the Mediterranean environment. European Environment Agency Report No 4/2006, Copenhagen, p. 88.

.Egloff, D.A., Fofonoff, P.W., Onbé, T., 1997. Reproductive biology of marine Cladocerans. *Adv Mar Biol* 31:79–167.

.Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H.O., Gilbert, D., 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macroinvertebrates and fish). *Biogeosciences* 7, 1669–1699. doi: 10.5194/bg-7-1669- 2010.

.Eltohamy, W.S., Alzeny, A., Azab, Y.A.M., 2017. Zooplankton of a stressed area in the Damietta coast of the Mediterranean Sea. *Acta. adriatica* 58, 245–260. <https://doi.org/10.32582/aa.58.2.5>.

F

.Falkowski, P.G., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research* 39, 235–258.

.Falkowski, P.G., Barber, R., Smetacek, V., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary productivity. *Science* 281, 200–206.

.Falkowski, P.G., Scholes, R.J., Boyle, E., Canadell, J., Canfield, D., Elser, J., Gruber, N., Hibbard, K., Högberg, P., Linder, S., F. T. Mackenzie, F.T., Moore III, B., Pedersen, T., Rosenthal, Y., Seitzinger, S., Smetacek, V., Steffen, W., 2000. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290, 291–296.

.Falkowski, P.G., Laws, E.A., Barber, R.T., Murray, J.W., 2003. Phytoplankton and Their Role in Primary, New, and Export Production in Ocean Biogeochemistry: a JGOFS Synthesis (ed. Fasham, M.), 99–122.

- .Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O., Taylor, F.J.R., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, 305, 354-360.
- .Falkowski, J.P., 2012. Ocean Science: The power of plankton. *Nature* 483, S17–S20.
- .Fenaux, R., 1968. Quelques aspects de la distribution verticale chez les appendiculaires en Méditerranée. *Cah Biol Mar* 9:23–29.
- .Fernández de Puellas, M.L., Jausa, J., Gomis, G., Gras, D., Amengual, B., 1997. Variación anual de las principales variables oceanograficas y planctónicas en una estación nerítica del mar Balear. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 13: 13-33.
- .Fernández de Puellas, M.-L., Pinot, J.-M., Valencia, J., 2003. Seasonal and interannual variability of zooplankton community in waters off Mallorca island (Balearic Sea, Western Mediterranean): 1994–1999, *Oceanol. Acta*, 26, 673–686.
- .Fernández de Puellas, M.L., Valencia, J., Jansa, J., Morillas, A., 2004. Hydrographical characteristics and zooplankton distribution in the Mallorca channel (Western Mediterranean): spring 2001. *ICES Journal of Marine Science* 61, 654-666.
- .Fernández de Puellas ML, Alemany F, Jansá J, 2007. Zooplankton time-series in the Balearic Sea (western Mediterranean): variability during the decade 1994–2003. *Prog. Oceanogr.* 74, 329–354.
- .FFEM, 2015. Les écosystèmes marins dans la régulation du climat. Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Paris, 80 pages.
- .Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281, 237-240.
- .Flynn, K.J., Stoecker, D.K., Mitra, A., Raven, J.A., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Granéli, E., Burkholder, J.M., 2013. Misuse of the phytoplankton– zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophes within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35, 3-11. doi:10.1093/plankt/fbs062.
- .Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Grant, S. Chisholm, S.W., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science*, 315, 1843–1846.
- .Fonda Umani, S., Conversi, A., 2008. Possible climate impacts on the northern Adriatic pelagic ecosystem. In: Briand F (ed) *Climate warming and related changes in Mediterranean marine biota*, CIESM workshop monographs 35, Monaco.
- .Francois, R., Honjo, S., Krishfield, R., Manganini, S., 2002. Factors controlling the flux of organic carbon to the bathypelagic zone of the ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* 16(4), 34-1–34-20.
- .Frangoulis, C., Belkhiria, S., Goffart, A., Hecq, J.H., 2001. Dynamics of copepod faecal pellets in relation to a *Phaeocystis* dominated phytoplankton bloom: characteristics, production and flux. *J. Plankton Res.* 23, 75–88.

.Frangoulis, C., Christou, E. D., Hecq, J. H., 2005. Comparison of marine copepod outfluxes: nature, rate, fate and role in the carbon, and nitrogen cycles. *Adv. Mar. Biol.* 47, 251-307.

.Furnestin, M-L, 1968. Le zooplancton de la Méditerranée (Bassin occidental). Essai de synthèse. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 32:25–69.

G

.Gamulin, T., Kršinic, F., 1993. On the occurrence of Calycophorae (Siphonophora) in the southern Adriatic and Tyrrhenian Sea: a comparison of the annual cycles off Dubrovnik and Naples. *J. Plankton Res.*, 15:855.

.Gao, Y., Yang, Q., Li, H., *et al.*, 2019. Anthropogenic pollutant-driven geographical distribution of mesozooplankton communities in estuarine areas of the Bohai Sea, China. *Sci. Rep.* 9, 9668. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46047-5>.

.García-Olivares, A., Isern-Fontane, J., García-Ladona, E., 2007. Dispersion of passive tracers and finite-scale Lyapunov exponents in the western Mediterranean Sea. *Deep Sea Res.* 54, 253-268.

.Garmendia, M., Borja, Á., Franco, J., Revilla, M., 2013. Phytoplankton composition indicators for the assessment of eutrophication in marine waters: Present state and challenges within the European directives. *Marine Pollution Bulletin* 66, 7–16. [doi:10.1016/j.marpolbul.2012.10.005](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.10.005).

.Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>.

.Gaudy, R., Youssara, F., Diaz, F., Raimbault, P. 2003. Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean), *Oceanol. Acta.* 26, 357–372.

.Gilchrist, M. et Samuels, P., 2014. Pearson correlation, Report number: step-gilchristsamuels-3. Project: Statistics teaching resources, Birmingham City University.

.Gili, J., Pagès, F., Sabatés, A., Ros, J., 1988. Small-scale distribution of a cnidarian population in the western Mediterranean. *J Plankton Res* 10:385–401.

.Gill, C., 1986. Suspected mechano-and chemosensory structures of *Temora longicornis* (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.* 93, 449–457.

.Gini, C., 1912. «Variabilità e Mutabilità», *Studi Economico-Giuridici dell'Univ. Di Cagliari* 3, 1–158. <https://doi.org/10.2307/2340052>.

- .Glibert, P. M., Seitzinger, S., Heil, C. A., Burkholder, J. M., Parrow, M. W., Codispoti, L. A., Kelly, V. 2005. The role of eutrophication in the global proliferation of harmful algal blooms. *Oceanography* 18, 198–209.
- .Goffart, A., Hecq, J.H., 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.
- .González, E.J., Matos, M.L., Peñaherrera, C., Merayo, S., 2011. Zooplankton abundance, biomass and trophic state in some Venezuelan Reservoirs. In: Atazadeh, I. (Ed.), *Biomass and Remote Sensing of Biomass*. InTech, Rijeka, 57-74.
- .Gotsis-Skretas, O., Pagou, K., Moraitou-Apostolopoulou, M., Ignatiades, L., 1999. Seasonal variability in primary production and standing stocks of phytoplankton and zooplankton in the Cretan Sea and the Straits of the Cretan Arc (March 1994-January 1995). *Progress in Oceanography* 44: 625-649.
- .Govaert, G. Nadif, M., 2006. Clustering of contingency table and mixture model. *European Journal of Operational Research* .183: 1055 - 1066.
- .Goy, J., Morand, P., Etienne, M., 1989. Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the Western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. *Deep-Sea Res.*, 36: 269-279.
- .Graham, W.M., Pages, F., Hamner, W.M., 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* 451:199–212.
- .Gran, H.H., 1931. On the conditions for the production of plankton in the sea. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer*, 75: 37-46.
- .Gray, L.J., Martha, L.F., Ingrassia, A.R., 1990. Hypersingular integrals in boundary element fracture analysis. *Ingrassia, International Journal for Numerical Methods in Engineering* 29, 1135-1158.
- .Gregg, W.W., Conkright, M.E., Ginoux. P., O'Reilly, J.E., Casey, N.W., 2003. Ocean primary production and climate: Global decadal changes. *Geophysical Research Letters*, 30 (15), 1809.
- .Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>.
- .Gros, P., 2011. Ecosystèmes marins (Chapitre 5). In: *Connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité en France métropolitaine synthèse de la bibliographie*.

H

- .Hafferssas, A., Seridji, R., 2010. Relationships between the hydrodynamics and changes in copepod structure on the Algerian coast. *Zoological Studies* 49 (3), 353-366.**
- .Hall, C.J., Burns, C.W., 2001. Effects of salinity and temperature on survival and reproduction of *Boeckella hamata* (Copepoda: Calanoida) from a periodically brackish lake. *J. Plankton Res.* 23 (1), 97-103.**
- .Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H., Madin, E.M., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319, 946–948. doi:10.1126/science.1151084.**
- .Hansen, A.N., Visser, A.W., 2016. Carbon export by vertically migrating zooplankton: an optimal behavior model. *Limnology and Oceanography* 61, 701–710. doi:10.1002/lno.10249.**
- .Harris, R.P., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M., 2000. ICES zooplankton methodology manual. Academic Press, San Diego.**
- .Hartig, F., 2018. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models. R package version (2).**
- .Hautier, Y., Niklaus, P.A., Hector, A., 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324, 636–638. <https://doi.org/10.1126/science.1169640>.**
- .Hautier, Y., Tilman, D., Forest, I., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Reich, P.B., 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science* 348, 336–340. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1788>.**
- .Hays, G.C., 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503, 163–170.**
- .Hays, G.C., Richardson, A.J., Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 337-344.**
- .Henson, S.A., Sanders, R., Madsen, E., Morris, P.J., Le Moigne, F., Quartly, G.D., 2011. A 737 reduced estimate of the strength of the ocean's biological carbon pump. *Geophysical Research Letters* 38.**
- .Herrmann, M., Estournel, C., Adloff, F., Diaz, F., 2014. Impact of climate change on the northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle, *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119(9), 5815-5836.**

.Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E.T., Chase, J.M., Downing, J.A., Eriksson, B.K., Filstrup, C.T., Harpole, W.S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A.M., Seabloom, E.W., Van de Waal, D.B., Ryabo, A.B., 2017. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *J.Appl.Ecol.*2018, 55, 169-184.

.Hirche, H.J., Meyer, U., Niehoff, B., 1997. Egg production of *Calanus finmarchicus* effect of food, temperature and season. *Marine Biology* 127: 609–620.

.Hirst, A.G., Kiørboe, T., 2014. Macroevolutionary patterns of sexual size dimorphism in copepods. *Proc. R. Soc. B* 281, 20140739. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0739>.

.Högländer, H., Karlson, B., Johansen, M., Walve, J., Andersson, A., 2013. Overview of coastal phytoplankton indicators and their potential use in Swedish waters. *WATER Reports* 5, pp. 84.

.Hopkins, T., 1985. Physics of the sea. In: Margalef, R. (ed) *Key environment: Western Mediterranean*. Pergamon Press, Oxford.

.Howarth, R.W., Billen, G., Swaney, D., Townsend, D., Jaworski, N., Lajtha, K., Downing, J.A., Elmgren, R., Caraco, N., Jordan, T., Berendse, E., Freney, J., Kudryavtsov, V., Murdoch, P., Zhao-Liang, Z., 1996. Regional nitrogen budgets and riverine N & P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences. *Biogeochemistry* 35: 75-139.

.Howarth, R.W., Marino, R., 2006. Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnol. Oceanogr.* 51, 364–376.

.Humborg, C., Ittekkot, V., Cociasu, A., van Bodungen, B., 1997. Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure. *Nature* 386, 385-388.

.Humes, A.G., 1994. How many copepods? *Hydrobiologia* 292, 1-7.

I

.Janora, A., Scotto di Carlo, B., 1981. The distribution and annual cycles of Siphonophora Calycophora in the Gulf of Naples and adjacent waters. *Arch Oceanogr Limnol* 20:51–65.

.Ignatiades, L., Gotsis-Skretas, O., Pagou, K., Krasakpoulou, E., 2009. Diversification of phytoplankton community structure and related parameters along a large-scale longitudinal east–west transect of the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 31, 411-428.

.Intxausti, L., Villate, F., Uriarte, I., Iriarte, A., Amezttoy, I., 2012. Size-related response of zooplankton to hydroclimatic variability and water-quality in an organically polluted estuary of the Basque coast (Bay of Biscay). *J. Mar. Syst.* 94, 87–96.

.IPCC, 2007, *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Sous la dir. de Parry, M. ; Canziani, O. ; Palutikof, J. ; van der Linden, P. & Hanson, C. Cambridge University, Press. Cambridge, Ed. UK. International Council for the Exploration of the Sea, Harris, R. pp. 976.

.IPCC, 2013: *climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*.

.Isari, S., Ramfos, A., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Kallianiotis, A., Fragopoulou, N., 2006. Mesozooplankton distribution in relation to hydrology of the Northeastern Aegean Sea, Eastern Mediterranean. *J. Plankton Res.* 28, 241–255. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi058>.

.Ivanova, M.B., Kazantseva, T.I., 2006. Effect of water pH and total dissolved solids on the species diversity of pelagic zooplankton in lakes: a statistical analysis. *Russ. J. Ecol.* 37 (4), 264-270.

.Iversen, M. H., Poulsen, L. K., 2007. Coprorhexy, coprophagy, and coprochaly in the copepods *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, and *Oithona similis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 350, 79–89.

J

.Jafari, N., Nabavi, S. M., Akhavan, M., 2011. Ecological investigation of zooplankton abundance in the river Haraz, northeast Iran: impact of environmental variables. *Archives of Biological Sciences* 63, 785–798. doi:10.2298/ABS1103785J.

.Jaspers, C., Acuña, J.L., Brodeur, R.D., 2015. Contribution to the ICES/PICES Theme Session: Interactions of Gelatinous Zooplankton within Marine FoodWebs. *J. Plankton Res.* 37(5), 985–988. doi:10.1093/plankt/fbv068.

.Jiang, H. S., Paffenhöfer, G. A., 2008. Hydrodynamic signal perception by the copepod *Oithona plumifera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373, 37–52.

.Jonasdottir, S.H., Kiorboe T., Tang, K.W., St John, M., Visse, A.W., Saiz, E., Dam, H.G., 1998. Role of diatoms in copepod production: good, harmless or toxic?. *Mar. Ecol. prog. Ser.* 172, 305-308.

.Jonsson, P. R. Tiselius, P., 1990. Feeding behavior, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60, 35–44.

.Jørgensen, B.B., Richardson, K., 1996. Eutrophication in coastal marine ecosystems. *Coastal and Estuarine Studies* 52. American Geophysical Union, Washington, DC.

K

Kahle, D., Wickham, H., 2013. ggmap: spatial visualization with ggplot2. *R J.* 5, 144–161.

- .Karydis, M., Kitsiou, D., 2012. Eutrophication and environmental policy in the Mediterranean Sea: A review. *Environmental Monitoring and Assessment*. 184(8), 4931-84. DOI: 10.1007/s10661-011-2313-2.
- .Katona, S., 1973. Evidence for sex pheromones in planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.* 18, 574–583.
- .Khélifi-Touhami, M., Semroud, R., Hamdi, H., Ounissi, M., Haridi, A., Néjib Daly, M., Aissa, P., 2007. The planktonic copepod communities from the southern Mediterranean Sea (Algeria, Tunisia) with a re-description of *Paracalanus indicus* Wolfenden 1905 (Copepoda: Calanoida). *Cahiers de Biologie Marine* 48, 327-337.
- .Kimor, B. et Golandsky, B., 1977. Microplankton of the Gulf of Elat: Aspects of seasonal and bathymetric distribution. *Mar. Biol.* 42: 55-67.
- .Kiørboe, T., Visser, A.W., 1999. Predator and prey perception in copepods due to hydromechanical signals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 179, 81–95.
- .Kiørboe, T., 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biol. Rev.* 86, 311–339. doi:10.1111/j.1469–185X.2010.00148.x.
- .Kiørboe, T., Hirst, A. G., 2014. Shifts in Mass Scaling of Respiration, Feeding, and Growth Rates across Life-Form Transitions in Marine Pelagic Organisms, *Am. Nat.* 183, E118–E130, doi: 10.1086/675241.
- .Kovalev, A.V., Mazzocchi, M.G., Kideys A.E. & Toklu, B., 2003. Seasonal changes in the composition and abundance of zooplankton in the Seas of the Mediterranean Basin. *Turkish Journal of Zoology* 27: 205-219.
- .Kruse, S., Brey, T., Bathmann, U., 2010. Role of midwater chaetognaths in Southern Ocean pelagic energy flow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 416, 105–113. doi: 10.3354/meps08773.
- .Krsinic, F., Musin, D., Rudenjak-Lukenda, M., 1988. Microzooplankton and eutrophication of the Northern Adriatic. *Pomorski Zbornik* 26: 601-612 (in Croatian).
- .Kudari, V.A., Kanadami, R.D., 2008. Impact of changed trophic status on the zooplankton composition in six water bodies of Dharwad district, Karnataka state (South India). *Environ. Monit. Assess.* 144 (1–3), 301–313.
- .Kurt, T., Polat, S., 2013. Seasonal distribution of coastal mesozooplankton community in relation to the environmental factors in İskenderun Bay (north-east Levantine, Mediterranean Sea). *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 93, 1163–1174. <https://doi.org/10.1017/S0025315412001713>.

L

- .Lacombe, H., Gascard, J., Gonella, J., Bethoux J., 1981. Response of the Mediterranean to the water and energy fluxes across its surface, on seasonal and interannual scales. *Oceanol. Acta.* 4, 247–255.
- .Lakkis, S., 1990. Composition, diversité et successions des copépodes planctoniques des eaux libanaises (Méditerranée Orientale). *Oceanologica Acta* 13: 489-501.
- .Lakkis, S., 2011. Le zooplancton marin du Liban (Méditerranée orientale) Biologie, Biodiversité, Biogéographie. Université Libanaise Beyrouth, Liban, 561p.
- .Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>.
- .Lampitt, R.S. et Gamble, J.C., 1982. Diet and respiration of the small planktonic marine Copepod *Oithona nana*. *Marine Biology* 66: 185-190.
- .Lampitt, R. S., Noji, T., von Bodungen, B., 1990. What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. *Marine Biology* 104, 15–23.
- .Landry, M.R., 1981. Switching between herbivory and carnivory by the planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.* 65, 77–82.
- .Larink, O., Westheide, W., 2011. Coastal plankton, photo guide for European seas, 2nd edition, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 191p.
- .Larsen, S., Chase, J.M., Durance, I., Ormerod, S.J., 2018. Lifting the veil: richness measurements fail to detect systematic biodiversity change over three decades. *Ecology* 99, 1316–1326. <https://doi.org/10.1002/ecy.2213>.
- .Laskri, H., 2016. Le zooplancton du golf d’Annaba. Biomasse et biodiversité. Thèse doc. Université Badji Mokhtar-Annaba, 61p.
- .Laws, E.A., D'Sa, E., Naik, P., 2011. Simple equations to estimate ratios of new or export 787 production to total production from satellite-derived estimates of sea surface temperature and 788 primary production. *Limnology and Oceanography-Methods* 9, 593-601.
- .Lazzari, P., Mattia, G., Solidoro, C., Salon, S., Crise A., Zavatarelli, M., Oddo P., Vichi, M., 2013. The impacts of climate change and environmental management policies on the trophic regimes in the Mediterranean Sea: Scenario analyses, *Journal of Marine Systems* 135, 137-149.
- .Legender L. et Legender P., 1984. *Ecologie numérique – Le traitement multiple des données écologiques*. Tome I, Ed. Masson, Paris, 218 p.

- .Legendre, L., Rivkin, R.B., 2002. Fluxes of carbon in the upper ocean: regulation by food-web control nodes. *Marine Ecology Progress* 242, 95–109.
- .Lehman, J.T., 1988. Ecological principles affecting community structure and secondary production by zooplankton in marine and freshwater environments. *Limnol. Oceanogr.* 33(2), 931-945.
- .Lejeusne, C., Pergent-Martini, C., Boudouresque C., Chevaldonné, P., 2010. Climate change effects on a miniature ocean: The highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea April 2010 *Trends in Ecology & Evolution* 25(4), 250-260 DOI:10.1016/j.tree.2009.10.009.
- .Lenz, P.H., Hartline, D. K., Davis, A. D., 2000. The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods, *J. Comp. Physiol. A.* 186, 337–345, doi:10.1007/s003590050434, 2000.
- .Lenz, P.H., Hower, A.E., Hartline, D.K., 2005. Temperature compensation in the escape response of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* (Crustacea). *Biol. Bull.* 209, 75–85.
- .Lenzi Grillini, C. et L. Lazzara., 1978. Ciclo annuale del fitoplancton nelle acque costiere del Parco Naturale della Maremma. I. Variazioni quantitative. *G. Bot. Ital.*, 112: 157-173.
- .Licandro, P., Icardi, P., 2009. Basin scale distribution of zooplankton in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean) in late autumn. *Hydrobiologia* 617, 17-40.
- .Licandro, P., Conway, D.V.P., Yahia, M.D., De Puelles, M.F., Gasparini, S., Hecq, J.H, Tranter, P., Kirby, R.R., 2010. A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Biol. Lett.* 6, 688–691 doi:10.1098/rsbl.2010.0150.
- .Lindenmayer, D., Blanchard, W., Tennant, P., Barton, P., Ikin, K., Mortelliti, A., Okada, S., Crane, M., Michael, D., 2015. Richness is not all: How changes in avian functional diversity reflect major landscape modification caused by pine plantations. *Divers. Distrib.* 21, 836–847.
- .Lingoes, J.C., 1971. Some boundary conditions for a monotone analysis of symmetric matrices. *Psychometrika* 36, 195–203. <https://doi.org/10.1007/BF02291398>.
- .Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M., Falkowski, P.G., 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters* 10, 1170–1181.
- .Litchman, E., Klausmeier, C. A., 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton, *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 39, 615–639, doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549.
- .Litchman, E., Ohman, M. D., Kiørboe, T., 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *J. Plankton Res.* 35, 473–484.

.Lizard S., 2013. Littoralisation de la façade nord-méditerranéenne: Analyse spatiale et prospective dans le contexte du Changement Climatique. Thèse de Doctorat en Géographie et Aménagement, Université de Nice-Sophia Antipolis. p. 390.

.Longhurst AR, Bedo AW, Harrison WG, Head EJH, Sameoto DD. 1990. Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res. A* 37:685–94.

.López-Moreno, J.I., Vicente-Serrano, S.M., Moran-Tejeda, E., Zabalza, J., Lorenzo-Lacruz, J., García-Ruiz, J.M., 2011. Impact of climate evolution and land use changes on water yield in the ebro basin. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15, 311–322.

.Lüdtke, D., 2018. ggeffects: tidy data frames of marginal effects from regression models. *J. Open Source Softw.* 3, 772. <https://doi.org/10.21105/joss.00772>.

.Lüdtke, D., Makowski, D., Waggoner P., Patil I., 2019. Performance: Assessment of Regression Models Performance. R package version 0.4.5.

M

.MacArthur, R., Levins, 1967. Limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting Species. *Am Nat.* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>.

.Mageded, A. A., 2006. Spatio-temporal variations of zooplankton community in the hypersaline lagoon of Bardawil, north Sinai, Egypt. *Egyptian journal of aquatic research* 32: 168–183.

.Magnan, A., Garnaud, B., Billé, R., Gemenne, F., Hallegatte, S., 2009. La Méditerranée au futur: Des impacts du changement climatique aux enjeux de l'adaptation. Rapport de l'Institut du Développement Durable et des Relations Internationales. pp. 43.

.Malanotte-Rizzoli, P., Artale, V., Borzelli-Eusebi, G. L., Brenner, S., Crise, A., Gacic, M., *al.*, 2014. Physical forcing and physical/biochemical variability of the Mediterranean Sea: a review of unresolved issues and directions for future research. *Ocean. Sci.*, 10, 281–322.

.Malt, S.J., 1983. Polymorphism and pore signature patterns in the copepod genus *Oncaea* (Cyclopoida). *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, 63(02), 449-466.

.Marbà, N., Jordà, G., Agustí, S., Girard, C., Duarte, C.M., 2015. Footprints of climate change on Mediterranean Sea biota. *Front. Mar. Sci.*, <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00056>.

.Margalef, R. and Castellví, J.: Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de julio de 1966 a julio de 1967, *Investigación Pesquera*, 31, 491–502, 1967.

.Marsay, C. M., Sanders, R. J., Henson, S. A., Pabortsava, K., Achterberg, E. P., Lampitt, R.S., 2015. Attenuation of sinking particulate organic carbon flux through the mesopelagic ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 1089–1094.

- .Martinez Arbizu, P., 2019. pairwise Adonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 3.
- .Martiny, A.C., Vrugt, J.A., Lomas, M.W., 2014. Concentrations and ratios of particulate organic carbon, nitrogen, and phosphorus in the global ocean. *Scientific Data* 1, 1-7. doi:10.1038/sdata.2014.48.
- .Marty, J. C., Chiaverini, J., Pizay, M., and Avril, B., 2002. Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991–1999), *Deep-Sea Res. Pt. II*, 49, 1965–1985.
- .Marty, J., Chiavérini, J., 2010. Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995- 2007 and biogeochemical consequences, *Biogeosciences*, 7(7).
- .Mauchline, J., 1998. *The biology of calanoid copepods*. Academic Press, San Diego, CA.
- .Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.* 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>.
- .Mazzocchi, M.G., Ribera d’Alcalà, M., 1995. Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. *ICES, J. Mar. Sci.* 52, 679–691.
- .Mazzocchi, M. G., Nervegna, D., D’Elia, G., Di Capua, I., Aguzzi, L., Boldrin, A., 2003. Spring mesozooplankton communities in the epipelagic Ionian Sea in relation to the Eastern Mediterranean Transient, *J. Geophys. Res.*, 108, 8114. doi:8110.1029/2002JC001640.
- .Mazzocchi, M.G., 2008a. Mesozooplankton abundance and species composition in the Gulf of Naples and the Gulf of Salerno in June 1987. *Stazione Zoologica Anton Dohrn, Pangaea*. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.704222>.
- .Mazzocchi, M. G., 2008b. Mesozooplankton abundance and species composition in the Gulf of Naples and the Gulf of Salerno in June 1987. Part 2. *Stazione Zoologica Anton Dohrn, Pangaea*. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.703977>.
- .Mazzocchi, M.G., 2008c. Mesozooplankton abundance and species composition in the Gulf of Naples and the Gulf of Salerno in November 1986. *Stazione Zoologica Anton Dohrn, Pangaea*. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.703974>.
- .Mazzocchi, M.G., Licandro, P., Dubroca, L., Di Capua, I., Saggiomo, V., 2011. Zooplankton associations in a Mediterranean long-term time-series. *Journal of Plankton Research*, 33, 1163-1181.
- .McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.

- .McGinty, N., Barton, A.D., Record, N.R., Finkel, Z.V., Irwin, A.J., 2018. Traits structure copepod niches in the North Atlantic and Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 601, 109–126. <https://doi.org/10.3354/meps12660>.
- .Mercado, J.M., Cortés, D., Garcia, A., Ramirez, T., 2007. Seasonal and inter-annual changes in the planktonic communities of the northwest Alboran Sea (Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography* 74: 273-293.
- .Moreira, G.S., Jillet, J.B., Vernberg, W.B., Weinrich, M., 1982. The combined effects of temperature and salinity on the survival of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) from the New Zealand and Brazilian coasts. *Journal of Plankton Research* 4: 85-91.
- .Merico, A., Bruggeman, J. and Wirtz, K., 2009. A trait-based approach for downscaling complexity in plankton ecosystem models. *Ecol. Model.*, 220, 3001–3010.
- .Micheli, F., Halpern, B.S., Walbridge, S., Ciriaco, S., Ferretti, F., Fraschetti, S., Lewison, R., Nykjaer, L., Rosenberg, A.A., 2013. Cumulative Human Impacts on Mediterranean and Black Sea Marine Ecosystems: Assessing Current Pressures and Opportunities. *PLoS ONE* 8, e79889. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079889>.
- .Mikaelyan, A.S., Malej, A., Shiganova, T.A., Turk, V., Sivkovitch, A.E. et al., 2014. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): A comparison between the Black Sea and the northern Adriatic Sea. *Harmful Algae*, 33, 29-40.
- .Miller, D., Poucher, S., and Coiro, L. L.: Determination of lethal dissolved oxygen levels for selected marine and estuarine fishes, crustaceans, and a bivalve, *Mar. Biol.*, 140, 287–296, 2002.
- .Millot, C., Taupier-Letage, I., 2005. Additional evidence of LIW entrainment across the Algerian subbasin by mesoscale eddies and not by a permanent westward flow. *Prog. Oceanogr.* 66, 231–250.
- .Molinero, J.C., Ibanez, F., Nival, P., Buecher, E., Souissi, S., 2005. North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. *Limnol. Oceanogr.* 50, 1213–1220.
- .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.
- .Møller, E.F., 2005. Sloppy feeding in marine copepods: prey-size-dependent production of dissolved organic carbon. *J. Plankton Res.* 27, 341–56.
- .Mollmann, C., Kornilovs, G., Sidrevics, L. 2000. Long-term dynamics of main mesozooplankton species in the central Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 22: 2015-2038.

.Mondy, C.P., Usseglio-Polatera, P., 2014. Using fuzzy-coded traits to elucidate the nonrandom role of anthropogenic stress in the functional homogenisation of invertebrate assemblages. *Fresh. Biol.* 59, 584–600. <https://doi.org/10.1111/fwb.12289>.

.Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177.

.Mukhopadhyay, S. K., Chattopadhyay, B., Goswami, A. R., and Chatterjee, A., 2007. Spatial variations in zooplankton diversity in waters contaminated with composite effluents. *Journal of Limnology* 66, 97–106. doi:10.4081/JLIMNOL.2007.97.

.Mura, M.P., Agustí, S., Cebrián, J., Satta, M.P., 1996. Seasonal variability of phytoplankton biomass and community composition in Blanes Bay (1992-1994). *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.*, 22: 23-29.

.Mustapha, M.K., 2009. Zooplankton assemblage of Oyun Reservoir, Offa, Nigeria. *Rev. Biol. Trop.* 57 (4), 1027—1047.

N

.Nakagawa, S., Johnson, P.C.D., Schielzeth, H., 2017. The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed effects models revisited and expanded. *J. R. Soc. Interface* 14, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.

.Nakamura, Y., 1998. Biomass, feeding and production of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. *Journal of Plankton Research*, 20, 2213-2222.

.Newell, G.E., Newell, R.C., 1970. “Plankton” a practical guide. Hutchinson Educational, London. 221p.

.Nishida, S., Ohtsuka, S., 1996. Specialized feeding mechanism in the pelagic copepod genus *Heterorhabdus* (Calanoida: Heterorhabdidae), with special reference to the mandibular tooth and labral glands. *Marine Biology* 126, 619-632.

.Nixon, S.W., 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41, 199–219. doi:10.1080/00785236.1995.10422044.

.Nixon, S.W., 2009. Eutrophication and the macroscope. *Hydrobiologia* 629, 5–19.

.Noji, T. T., Estep, K.W., Macintyre, F., Norrbin, F., 1991. Image analysis of faecal material grazed upon by three species of copepods: evidence for coprophagy, coprophagy and coprochaly. *J. Mar. Biol. Assoc.* 71, 465–480.

.Nowaczyk, A., Carlotti, F., Thibault-Botha, D., Pagano, M., 2011. Distribution of epipelagic metazooplankton across the Mediterranean Sea during the summer BOUM cruise. *Biogeosciences* 8, 2159–2177.

Q

- .Officer, C.B., Ryther, J.H., 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 3, 83–91.
- .Ohman, M.D., Hirche, H.J., 2001. Density-dependent mortality in an oceanic copepod population. *Nature* 412, 638–641.
- .Ojaveer, H., Jaanus, A., MacKenzie, B., Martin, G., Olenin, S., Radziejewska, T., Telesh, I., Zettler, M.L., Zaiko, A., 2010. Status of biodiversity in the Baltic Sea. *PLoS One* 5 (9).doi.org/10.1371/journal.pone.0012467.
- .Oksanen, J., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., and others, 2011. Vegan: community ecology package. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- .OPECST (Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques), 2011. La pollution de la Méditerranée : état et perspectives à l'horizon 2030. Rapport n° 652. p. 188.
- .Ounissi, M., Frehi, H., Khelifi-Touhami, M., 1998. Composition et abondance du zooplancton en situation d'eutrophisation dans un secteur côtier du golfe d'Annaba (Algérie). *Annales de l'Institut Océanographique*, 74, 13-28.

P

- .Paine, R. T., Tegner, M.J., Johnson, E. A. 1998. Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems*, 1: 535–545.
- .Paffenhöfer, G.A., Strickland, J.D.H., 1970. A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus. *Marine Biology* 5, 97-99.
- .Paffenhöfer, G.A., Knowles, S.C., 1979. Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. Mar. Res.* 37, 35–49.
- .Paffenhofer, G.A., Strickler, J.R., Alcaraz, M., 1982. Suspension-feeding by herbivorous calanoid copepods. A cinematographic study. *Mar. Biol.*, 67, 193–199.
- .Paffenhöfer, G.A., 1993. On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). *J. Plankton Res.* 15, 37–55. <https://doi.org/10.1093/plankt/15.1.37>.
- .Pálffy, K., Vörös, L., 2019. Phytoplankton functional composition shows higher seasonal variability in a large shallow lake after a eutrophic past. *Ecosphere* 10, e02684. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2684>.
- .Passow, U., Carlson, C.A., 2012. The biological pump in a high CO₂ world. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 470:249–71.

- .Patra, A., Santra, K.B., Manna, C.K., 2011. Ecology and diversity of zooplankton in relation to physico-chemical characteristics of water of Santragachi Jheel, West Bengal, India. *Journal of Wetlands Ecology* 5, 20–39. doi:10.3126/JOWE.V5I0.4595.
- .Paturej, E., 2005. Zooplankton of seaside lakes in the coastal region of the Baltic Sea. *Wyd. UWM, Olsztyn*, 129 pp., (in Polish).
- .Perumal, V., Rajkumar, M., Perumal, P., Rajasekar, T.K., 2009. Seasonal variations of plankton diversity in the Kaduviyar estuary, Nagapattinam, southeast coast of India. *J. Environ. Biol.* 30 (6), 1035–1046.
- .Pielou, E.C., 1975. *Ecological diversity*. Wiley Interscience, New York.
- .Pinto-Coelho, R., Pinel-Alloul, B., Méthot, G., Havens, K.E., 2005. Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62 (2), 348–361.
- .Plan Bleu, 2010. *Les transports maritimes de marchandises en Méditerranée : perspectives 2025*. Plan Bleu,
- .Ploug, H., Iversen, M., Fischer, G., 2008. Ballast, sinking velocity and apparent diffusivity in marine snow and zooplankton fecal pellets: implications for substrate turnover by attached bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 53, 1878–1886. doi: 10.4319/lo.2008.53.5.1878.
- .Podani, J., 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48, 331–340. <https://doi.org/10.2307/1224438>.
- .Pomerleau, C., Sastri, A.R. Beisner, B.E., 2015. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* 37, 712–726.
- .Pond, D.W., Ward, P., 2011. Importance of diatoms for *Oithona* in Antarctic waters. *J. Plankton Res.* 33, 105–118. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq089>.
- .Pondaven P., Ruiz-Pino D., Druon J.N., Fravallo C. et Treguer P. 1999. Factors controlling silicon and nitrogen biogeochemical cycles in high nutrient, low chlorophyll systems (the Southern Ocean and the North Pacific): Comparison with a mesotrophic system (the North Atlantic). *Deep-Sea Res. Part I.* 46: 1923-1968.
- .Psarra, S., Tselepides, A., Ignatiades, L., 2000. Primary productivity in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean): seasonal and interannual variability. *Prog. Oceanogr.*, 46: 187-204.
- .Psarra, S., Zohary, T., Krom, M. D., Mantoura, R. F.C., Polychronaki, T., Stambler, N., Tanaka, T., Tselepides, A., Thingstad, F.T., 2005. Phytoplankton response to a Lagrangian phosphate addition in the Levantine Sea (Eastern Mediterranean), *Deep-Sea Res. Pt. II*, 52, 2944–2960.

Q

.Quevedo, M., Gonzalez-Quiros, R., Anadon, R., 1999. Evidence of heavy predation by *Noctiluca scintillans* on *Acartia clausi* (Copepoda) eggs off the central Cantabrian coast (NW Spain). *Oceanologica Acta*, 22 (1), 127-131.

R

.Rabalais, N.N., Smith, L.E., Harper, D.E., Justic', D., 2001. Effects of seasonal hypoxia on continental shelf benthos. In *Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems*, pp. 211–240. Ed. by N. N. Rabalais, and R. E. Turner. *Coastal and Estuarine Studies*, 58. American Geophysical Union, Washington, DC. 454 pp.

.Rabalais, N.N., 2004. Eutrophication, Chapter 21. In *The Global Coastal Ocean: Multiscale Interdisciplinary Processes. The Sea*, 13, pp. 819–865. Ed. by A. R. Robinson, J. McCarthy, and B. J. Rothschild. Harvard University Press, Cambridge, MA.

.Rabalais, N.N., W.-J. Cai, J. Carstensen, D.J. Conley, B. Fry, X. Hu, Z. Quiñones-Rivera, R. Rosenberg, C.P. Slomp, R.E. Turner, M. Voss, B. Wissel, and J. Zhang. 2014. Eutrophication-driven deoxygenation in the coastal ocean. *Oceanography* 27(1), 172–183, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2014.21>.

.Ragosta, M., Mazzocchi, M.G., Macchiato, M., 1995. Differentiation of copepod assemblages in coastal waters of the Tyrrhenian Sea. *Oceanologica Acta* 18 (4), 479–491.

.Rajagopal, T., Thangamani, A., Sevarkodiyone, S.P., Sekar, M., Arch-unan, G., 2010. Zooplankton diversity and physico-chemical conditions in three perennial ponds of Virudhunagar district, Tamilnadu. *J. Environ. Biol.* 31 (3), 265-272.

.Ramade, S., 1984. *Eléments d'écologie : écologie fondamentale*. Mc Graw Hill, Paris, 397 p.

.Ramdane, Z., Sameur, D., 1999. Contribution à l'étude du zooplancton et de la production secondaire dans la région de Sidi-Fredj. *Mémoire d'ingénieur*, I.S.M.A.L. 119 pp.

.Raybaud, V., Nival, P., Mousseau, L., Gubanova, A., Altukhov, D. et al., 2008. Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity. *Biogeosciences*, 5, 1765-1782.

.Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J., Desreumaux, N., 2005–2019. *Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods*. Sorbonne University, CNRS. Available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en> [Last accessed: 2019].

.Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater, Ed. *The Sea*. Hill MN. pp 26-77.

.Reeve, M.R., Walter, M. A., 1972. Observations and experiments on methods of fertilization in the chaetognath *Sagitta hispida*. *Biol. Bull.*, 143, 207–214.

- .Regier, J.C., Shultz, J.W., Kambic, R.E., 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 395-401.
- .Riandey, V., 2005. Etude de la structure de taille des populations zooplanctoniques dans différents écosystèmes marins. Apports des nouveaux appareils automatisés d'observation. Université de la Méditerranée. Université Aix Marseille II, Marseille. pp 372.
- .Riandey, V., Champalbert, G., Carlotti, F., Taupier-Letage, I., *et al.*, 2005. Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2005, 52(11), 2029- 2048.
- .Ribera D'Alcala, M., Conversano, F., Corato, F., Licandro, P., Mangoni, O., Marino, D., Mazzocchi, M., Modigh, M., Montresor, M., Nardella, M., 2004. Seasonal patterns in plankton communities in a pluriannual time series at a coastal Mediterranean site (Gulf of Naples): an attempt to discern recurrences and trends, *Scientia Marina (Barcelona)*, 68(Suppl. 1).
- .Richardson, A.J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65, 279-295.
- .Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C., Gibbons, M. J., 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evol.*, 24, 312–322.
- .Rigby, R.A., Stasinopoulos, D.M., 2005. Generalized additive models for location, scale and shape. *Appl. Statist.* 54, 507–554. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9876.2005.00510.x>.
- .Robinson, C., Steinberg, D.K., Anderson, T.R., Arístegui, J., Carlson, C.A., Frost, J.R., Ghiglione, J.-F., Hernández-León, S., Jackson, G.A., Koppelman, R., 2010. Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry –a synthesis. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1504–1518.
- .Robinson, R.A., Wayne G. L., Theocharis, A., Lascaratos, A., 2001. Ocean currents, Mediterranean Sea Circulation .doi:10.1006/rwos.2001.0376.
- .Rodriguez, V., Vives, J.F., 1984. Copepodos de las aguas portuarias de Malaga. *Invest. Pesq.*, 48 , 235-254.
- .Roman, MR., Brandt, SB., Houde, ED., Pierson, JJ., 2019. Interactive Effects of Hypoxia and Temperature on Coastal Pelagic Zooplankton and Fish. *Front. Mar. Sci.* 6:139. doi: 10.3389/fmars.2019.00139.
- .Rose, M., 1925. Le plancton de la baie d'Alger. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord*, 16, 8-304.
- .Rose, M., 1933. Copépodes pélagiques, Faune de France, Paris, 377p.

.Rossi, N., Jamet, J.L., 2008. In situ heavy metals (copper, lead and cadmium) in different plankton compartments and suspended particulate matter in two coupled Mediterranean coastal ecosystems (Toulon Bay, France). *Marine Pollution Bulletin* 56, 1862–1870.

.Ruiz, S., Font, J., Emelianov, M., Isern-Fontanet, J., Millot, C., Salas, J., Taupier-Letage, I., 2002. Deep structure of an open sea eddy in the Algerian Basin. *J. Marine Syst.* 33-34, 179-195.

.Ryther, J.H., 1956. Photosynthesis in the Ocean as a Function of Light Intensity. Woods Hole Oceanographic Institution, 61-70.

S

.Saiz, E., Calbet, A., Irigoien, X., Alcaraz, M., 1999. Copepod egg production in the western Mediterranean: response to food availability in oligotrophic environments, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187, 179–189.

.Salas, J., Millot, C., Font, J., Garcia-Ladona, E., 2002. Analysis of mesoscale phenomena in the Algerian Basin observed with drifting buoys and infrared images. *Deep Sea Res.* 49, 245-266.

.Sampaio de Souza, Ch., Mafalda Jr., P., Soluna Sallés, S., Ramirez, T., Cortés, D., Garcia, A., Mercado, J., Vargas-Yañez, M., 2005. Seasonal and spatial trends in the mesozooplankton community in a multi-year time series in the northwestern Alboran Sea, Spain. *Journal of Marine Biology and Oceanography* 40 (1): 45 – 54.

.Sampei, M., Forest, A., Sasaki, H., Hattori, H., Makabe, R., Fukuchi, M., Sasaki, H., Fortier, L., 2009. Attenuation of the vertical flux of copepod fecal pellets under Arctic sea ice: evidence for an active detrital food web in winter. *Polar Biol.* 32(2), 225–232. doi: 10.1007/s00300-008-0523-z.

.Sanchez-Gomez, E., Somot, S., Josez, S., Dubois, C., Elguindi, N., Déqué, M., 2011. Evaluation of Mediterranean Sea water and heat budgets simulated by an ensemble of high resolution regional climate models. *Climate Dynamics* 37, 2067-2086.

.Sandström A. 2004. The influence of visual conditions on young percids (Percidae spp.). Ph.D. thesis, Department of Biology, Åbo Akademi University.

.Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C., 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology.* *Global Change Biology* 13(6), 1187-1200. DOI:10.1111/j.1365-2486.2007.01348.x.

.Scotto di Carlo, B., Ianora, A., Fresi, E., Hure, J., 1984. Vertical zonation patterns of Mediterranean copepods from the surface to 3000 m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *Journal of Plankton Research*, 6, 1031-1056.

- .Seguin, G., 1981. Dynamique des copépodes pélagiques en rade de Villefranche-sur-Mer à partir de prélèvements quotidiens (année 1972). Bilan quantitatif et écologique. *Oceanologica Acta* 4: 405-414.
- .Seridji, R., 1968. Note Préliminaire sur la répartition saisonnière des larves de crustacés décapodes en baie d'Alger. *Pelagos* 10, 91-108.
- Seridji, R., 1970. Contribution à l'étude des larves de crustacés décapodes en baie d'Alger. Thèse. Doct.3ème cycle, U.S.T.H.B., 113 pp.
- .Seridji, R., 1971. Contribution à l'étude des larves de crustacés décapodes en baie d'Alger. *Pelagos*, III(2), 97 pp.
- .Seridji, R., 1989. Etudes des larves de crustacés Décapodes : Aspects taxonomique, Ecologiques et biogéographiques. Thèse Doct.Etat Sci.Nat., U.S.T.H.B., 550 pp.
- .Serranito, B., Aubert, A., Stemmann, L., Rossi, N., Jamet, J.L., 2016. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series. *Cont. Shelf Res.* 121, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2016.01.016>.
- .Shaltout, M., Omstedt, A., 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia* 56, 411–443. doi:10.5697/oc.56-3.411.
- .Sieburth, J.M., Smetacek, V., Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23, 1256-1263.
- .Siegel, D.A., Buesseler, K. O., Doney S. C., Sailley, S. F., Behrenfeld, M. J., Boyd, P. W., 2014. Global assessment of ocean carbon export by combining satellite observations and food-web models. *Global Biogeochemical Cycles* 28, 181–196.
- .Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>.
- .Siokou-Frangou, I., Papathanassiou, E., 1991. Differentiation of zooplankton populations in a polluted area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 41–51.
- .Siokou-Frangou I., Verriopoulos G., Yannopoulos, Moraitou-Apostolopoulou M. 1995. Differentiation of zooplankton communities in two neighbouring shallow areas. In: *Biology and ecology of shallow coastal waters: proceedings of the 28th European Marine Biology Symposium* (E. Eleftheriou, C. Smith C. & A. Ansel eds). Institute of Marine Biology of Crete: Iraklio, Crete. pp 87-97.
- .Siokou-Frangou, I., 1996. Zooplankton annual cycle in a Mediterranean coastal area. *Journal of Plankton Research* 18: 203-223.

- .Siokou-Frangou, I., Christou, E.D., Fragopoulou, N., Mazzocchi, M.G., 1997. Mesozooplankton distribution from Sicily to Cyprus (Eastern Mediterranean) .2. Copepod assemblages. *Oceanologica Acta*, 20 (3), 537-548.
- .Siokou-Frangou, I., Zervoudaki, S., Christou, E.D., Zervakis, V., Georgopoulos, D., 2009. Variability of mesozooplankton spatial distribution in the North Aegean Sea, as influenced by the Black 10 Sea waters outflow, *J. Mar. Sys.* 78, 557–575.
- .Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M., Montrésor, M., d'Alcala, M.R., Vaqué, D. *et al.* 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences*, 7, 1543-1586.
- .Skovgaard, A., Hansen, P.J., Stoecker, D.K., 2000. Physiology of the mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. I. Effects of phagotrophy and irradiance on photosynthesis and carbon content. *Marine Ecology Progress Series* 201, 129–136.
- .Smalley, G.W., Wayne Coats, D., Stoecker, D.K., 2003. Feeding in the mixotrophic dinoflagellate *Ceratium furca* is influenced by intracellular nutrient concentrations *Marine Ecology Progress Series* 262, 137–151.
- .Souissi, A., Souissi, S. & Daly-Yahia, M.N., 2008. Temporal variability of abundance and reproductive traits of *Centropages kroyeri* (Calanoida; Copepoda) in Bizerte Channel (SW Mediterranean Sea, Tunisia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 355: 125- 136.
- .Somot, S., 2005. Modélisation climatique du bassin méditerranéen : variabilité et scénarios de changement climatique. Ph.D. Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.
- .Sournia, A., 1978. Phytoplankton manual, monographs on oceanographic methodology 6, UNESCO, Paris, 337 p.
- .Spivak, A.C., Canuel, E.A., Duffy, J.E, Richardson, J.P., 2007. Top-down and bottom-up controls on sediment organic matter composition in an experimental seagrass ecosystem. *Limnology Oceanography*, 52(6), 2595–2607.
- .Sriwong, R., Pholpunthin, P., Lirdwitayaprasit, T., Kishino, M., Furuya, K., 2008. Population dynamics of green *Noctiluca scintillans* (DINOPHYCEAE) associated with the monsoon cycle in the upper gulf of Thailand. *J. Phycol.* 44, 605–615. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00516.x>.
- .Steinacher, M., Joos, F., Frolicher, T.L., Bopp, L., Cadule, P., Cocco V., Doney, S.C., Gehlen, M., Lindsay, K., Moore, J.K., Schneider, B., Segschneider, J., 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7, 979–1005. <https://doi.org/10.5194/bg-7-979-2010>.
- .Steinberg, D.K., Carlson, C.A., Bates, N.R., Goldthwait, S.A., Madin, L.P., Michaels, A.F., 2000. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic μ carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. I* 47, 137–58.

.Steinberg, D.K., Van Mooy, B.A.S., Buesseler, K.O., Boyd, P.W., Kobari, T., Karl, D.M., 2008. Bacterial versus zooplankton control of sinking particle flux in the ocean's twilight zone. *Limnol. Oceanogr.* 53, 1327–38.

.Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 9, 413–444.

.Stoecker, D.K., Hansen, P.J., David A. Caron, D.A., Mitra, A., 2017. Mixotrophy in the Marine Plankton. *The Annual Review of Marine Science* 9, 311–335. doi: 10.1146/annurev-marine-010816-060617.

.Suresh, S., Thirumala, S., Ravind, H.B., 2011. Zooplankton diversity and its relationship with physicochemical parameters in Kunda- vada Lake, of Davangere District, Karnataka, India. *ProEnvironement* 4 (7), 56—59.

.Svensen, C., Kiørboe, T., 2000. Remote prey detection in *Oithona similis*: hydromechanical vs. chemical cues. *J. Plankton Res.* 22, 1155–1166.

.Sverdrup, H.U. – 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 18: 287-295.

T

.Taguchi, Y.H., Oono, Y., 2005. Relational patterns of gene-expression via non-metric multidimensional scaling analysis. *Bioinform.* <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bti067>.

.The MerMex Group: Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D. *et al.*, 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 91, 97-166.

.Thiriot, A., 1972–1973. Les cladocères de Méditerranée occidentale III.- Cycle et répartition a Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). synthèse des années 1965–1969. *Vie Milieu* 23:243–295.

.Touratier, F., Goyet, C., 2011. Impact of the Eastern Mediterranean Transient on the distribution of anthropogenic CO₂ and first estimate of acidification for the Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58, 1-15.

.Travers, M.: Le microplancton du Golfe de Marseille: variations de la composition systématique et de la densité des populations, *Tethys*, 5, 31–53, 1973.

.Tréguer P., Nelson D.M, Van Bennekom A.J., DeMaster, D.J., Leynaert, A., Quéguiner, B., 1995. The silica balance in the world Ocean: a reestimate. *Science* 268, 375-379.

.Trégouboff, G., Rose M., 1978. Manuel de plonctonologie mediterraneenne tome I et II. CNRS, Paris.

.Tunin-Ley, A., Ibañez, F., Labat, J.P., Zingone, A., Rodolphe Lemée, R., 2009. Phytoplankton biodiversity and NW Mediterranean Sea warming: changes in the dinoflagellate genus *Ceratium* in the 20th century. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 375, 85–99.

.Tunowski, J., 2009. Zooplankton structure in heated lakes with differing thermal regimes and water retention. *Arch. Polish Fish.* 17 (4), 291–303.

.Turner, J.T., 1979. Microbial attachment to copepod fecal pellets and its possible ecological significance. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 98, 131–135.

.Turner, J.T., 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 27, 57-102.

.Turner, R.E., Rabalais, N., Justic, D., Dortch, Q., 2003. Global patterns of dissolved N, P and Si in large rivers. *Biogeochemistry* 64: 297-317.

.Turner, J.T., 2004. The Importance of Small Planktonic Copepods and Their Roles in Pelagic Marine Food Webs. *Zoological Studies* 43(2), 255-266.

.Turner, J.T., 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography* 130, 205-248.

U

.Uitz, J., Stramski, D., Gentili, B., D'Ortenzio, F., Claustre, H., 2012. Estimates of phytoplankton class-specific and total primary production in the Mediterranean Sea from satellite ocean color observations. *Global Biogeochemical Cycles GLOBAL* 26, 10 pp.

.UNEP/FAO/WHO., 1996. Assessment of the state of eutrophication in the Mediterranean sea. Ed. MAP Technical Reports Series n° 106. UNEP, Athens, pp. 391.

.UNEP/MAP, 2012. State of the Mediterranean Marine and Coastal Environment, UNEP/MAP –Barcelona Convention, Athens, p. 92.

.Urban, J., Mckenzie, C., Deibel, D., 1993. Nanoplankton found in fecal pellets of macrozooplankton in coastal Newfoundland waters. *Bot. Mar.* 36, 267–282.

.Urban, M.C, Bocedi, G., Hendry, A.P, Mihoub, J.B., Pe'er, G., Singer, A., Bridle, J.R., Crozier, L. G., De Meester, L., Godsoe, W., Gonzalez, A., Hellmann, J. J., Holt, R. D., Huth, A., Johst, K., Krug, C. B., Leadley, P. W., Palmer, S.C.F., Pantel, J. H., Schmitz, A., Zollner, P.A., Travis, J.M.J., 2016. Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, 353, aad8466.

.Uriarte, I., Villate, F., 2005. Differences in the abundance and distribution of copepods in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay) in relation to pollution. *J. Plankton Res.* 27, 863–874.

.Utne-Palm A.C. 2002. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.* 35: 111–128.

.Uye, S.I., 1994. Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia* 292 (293), 513–519.

.Uye, S.I., Sano, K., 1998. Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163, 37–44.

V

.Vaqué, D., Blough, H.A., Duarte, C.M., 1997. Dynamics of ciliate abundance, biomass and community composition in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean). *Aquat Microb Ecol* 12:71–83.

.Van Duren, L.A., Videler, J.J., 2003. Escape from viscosity: the kinematics and hydrodynamics of copepod foraging and escape swimming. *J. Exp. Biol.* 206, 269–279.

.van Someren Greve, H., Almeda, H.R., Kiørboe, T., 2017. Motile behavior and predation risk in planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.* 62, 1810–1824. <https://doi.org/10.1002/lno.10535>.

.Verity, P.G., Smetacek, V., 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 130, 277–293.

.Vidal M., Duarte, C.M., 2000. Nutrient accumulation at different supply rates in experimental Mediterranean planktonic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207, 1-11.

.Vieira, L., Azeiteiro, U., Ré, P., Pastorinho, R., Marques, J.C., Morgado, F., 2003. Zooplankton distribution in a temperate estuary (Mondego estuary southern arm: Western Portugal). *Acta Oecologica* 24: 163-173.

.Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernandez, D., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6), 1512–1522.

.Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional!, *Oikos*, 116, 882–892, doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x.

.Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J., Kattge, J., 2014. The emergence and promise of functional biogeography, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 111, 13690–13696, doi:10.1073/pnas.1415442111.

.Vives, F., 1966. Zooplankton nerítico de las aguas de Castellón (Mediterráneo occidental). *Invest Pesq* 30:49–166.

Vives, F., 1978. Distribucion de la poblacion de copepodos en el Mediterraneo Occidental. *Resultados de Exp. Cientificas B/O Cornide Saavedra* 7: 263–302.

.Volk, T., Hoffert, M.I., 1985. The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present. eds: Sundquist, E.T. & Broecker, W.S., American Geophysical Union, Washington, DC, 99–110.

W

.Wahby, S.D., Bishara, N.F., 1980. The effect of the River Nile on Mediterranean water, before and after the construction of the High Dam at Aswan. In: *River inputs to ocean systems*. pp. 311- 318. UNESCO/IOC/UNEP.

.Wang, S., Xie, P., Wu, S., Wu, A., 2007. Crustacea zooplankton distribution patterns and their biomass as related to trophic indicators of 29 shallow subtropical lakes. *Limnologia* 37 (3), 242-249.

.Weatherby, T. M., Lenz, P. H., 2000. Mechanoreceptors in calanoid copepods: designed for high sensitivity. *Arthropod Struct. Dev.*, 29, 275–288.

.Weiher, E., Clarke, G.D.P., Keddy, P.A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81, 309–322. <https://doi.org/0.2307/3547051>.

.West, E.J., Pitt, K.A., Welsh, D.T., Koop, K., Rissik, D., 2009. Top-down and bottom-up influences of jellyfish on primary productivity and planktonic assemblages. *Limnol. Oceanogr.* 54, 2058–2071.

.Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33,125–59, doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.

.Westoby, M., Wright, I.J., 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 261–268.

.Wilhm, J.L., 1975. Biological indicators of pollution. In ‘River Ecology’. (Ed. B. A. Whitton.) pp. 375–402. (Blackwell: Oxford, UK.)

.Williams, R., Wallace, M. A., 1975. Continuous plankton records: A plankton atlas of the North Atlantic and North Sea: Supplement 1-the genus *Clausocalanus* (Crustacea: Copepoda, Calanoida) in 1965. *Bulltin Marine Ecology* 8, 167-184.

.Williams-Howze, J., 1997. Dormancy in the free-living copepod orders Cyclopoida, Calanoida and Harpacticoida, *Oceanogr. Mar. Biol.* 35, 257–322.

Y

.Yamada, Y., Ikeda, T., 1999. Acute toxicity of lowered pH to some oceanic zooplankton. *Plankton Biol. Ecol.* 46 (1), 62-67.

.Yamashida, C., Moreira, G.C., 1980. Variacao anual em tamanho de *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) do canal de Sao Sebastiao e da regio de Santos. *Brasil. Boletim de Fisiologia Animal. Universidade de Sao Paulo* 5: 29-43.

.Yildiz, S., Altindağ, A., Ergönül, M.B., 2007. Seasonal fluctuations in the zooplankton composition of a eutrophic lake: Lake Marmara (Manisa, Turkey). *Turk. J. Zool.* 31 (2), 121-126.

.Yilmaz, I.N., Okus, E., Yuksek, A., 2005. Evidence for influence of a heterotrophic dinoflagellate (*Noctiluca scintillans*) on zooplankton community structure in a highly stratified basin. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 475–485.

.Youness, G., Saporta, G., 2004. Une méthodologie pour la comparaison des partitions. *Revue de statistique appliquée*, tome 52, n°1 : 97-120.

.Youssara, F., Gaudy, R., 2001. Variations of zooplankton in the frontal area of the Alboran Sea (Mediterranean Sea) in winter 1997. *Oceanol. Acta.* 24, 361–376.

Z

.Zhang, Y., Cheng, L., Li, K., Zhang, L., Cai, Y., Wang, X., Heino, J., 2019. Nutrient enrichment homogenizes taxonomic and functional diversity of benthic macroinvertebrate assemblages in shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.* 64, 1047–1058.
<https://doi.org/10.1002/lno.11096>.

.Zeitzschel, B., 1978. Oceanographic factors influencing the distribution of plankton in space and time. *Micropaleontology* 24(1), 139-59.

.Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* Springer.

WEBOGRAPHIE

<https://copepodes.obs-banyuls.fr/>

<https://www.imas.utas.edu.au/zooplankton/image-key/copepoda>

<http://sio-legacy.ucsd.edu/zooplanktonguide/taxa>

<https://natureatlas.org/zooplankton/midatlantic/IDcopepod.php>

<http://www.marinespecies.org/index.php>

<https://www.marinebio.org/creatures/zooplankton/>

[http://www.biodiversitylibrary.org/;](http://www.biodiversitylibrary.org/)

<http://cfb.unh.edu/>

<http://species-identification.org/>

<https://eol.org/docs/discover/crustaceans>

<http://gallery.obs-vlfr.fr/gallery2/v/ZooPart/album325/album343/>

<https://www.universalis.fr/recherche/l/1/q/COP%C3%89PODES>

ANNEXES

Annexe 1 : Photos des espèces zooplanctoniques recensées dans la baie de Jijel (mars 2016-février 2017)

Tintinnides : *Favella* sp.

Foraminifère : *Globigerina* sp.

Radiolaire (Larves)

Podon leuckarti (Sars G. O., 1862)

Pleopis polyphemoides (Leuckart, 1859)

©CHIHOUB SOMIA

Evadne nordmanni (Lovén, 1836)

©CHIHOUB SOMIA

Chaetognathes : *Sagitta* sp.

©CHIHOUB SOMIA

Ephyra de Méduse

©CHIHOUB SOMIA

Thaliacés : *Doliolum* sp

© CHIHOUB SOMIA

Appendiculaire : *Oikopleura doica*

©CHIHOUB SOMIA

Noctiluca scintillans (Macartney) Kofoid and Swezy, 1921

Cyclopid nauplii

Corycaeus sp. nauplii

Nauplii

Harpacticoïde nauplii

Nauplii

Nauplii

Temora sp. nauplii

Oithona sp. nauplii

Acartia clausi (Giesbrecht, 1889)

Acartia discaudata (Giesbrecht, 1881) ♀

Calanus helgolandicus (Claus, 1863)

Calocalanus neptunus (Farran, 1936)

Calocalanus styliremis (Giesbrecht, 1888)

Calocalanus elegans (Shmeleva, 1965)

Candacia armata (Baoeck, 1872)

Candacia longimana (Claus, 1863)

Centropages chierchiae (Giesbrecht, 1889)

Centropages Kroyeri (Giesbrecht, 1892)

Centropages hamatus (Lilljeborg, 1853) ♂

Centropages hamatus (Lilljeborg, 1853) ♀

Centropages typicus (Krøyer, 1849)

Copilia quadrata (Dana, 184)

Ditrichocorycaeus brehmi (Steuer, 1910)

Corycaeus spp.

Eucalanus elongatus (Dana, 1852)

Euterpina acutifrons (Dana, 1848)

Farranula rostrata (Claus, 1863)

Isias clavipes (Boeck, 1864)

Labidocera madurae (A. Scott, 1909)

Labidocera pavo (Giesbrecht, 1889)

Macrosetella gracilis (Dana, 1847)

Mecynocera clausi (Thompson I.C., 1888)

***Monstrilla gracilicauda* Giesbrecht, 1893)**

***Oithona linearis* (Giesbrecht, 1891)**

***Oithona nana* (Giesbrecht, 1892)**

***Oithona setigera* (Dana, 1849)**

***Oncaea mediterranea* (Claus, 1863)**

***Oncaea venusta* (Philippi, 1843)**

©CHIHOUB SOMIA

Pontella mediterranea (Claus, 1863)

Sapphirina opalina (Dana, 1849)

©CHIHOUB SOMIA

Paracalanus parvus (Claus, 1863)

© CHIHOUB.SOMIA

Temora stylifera (Dana, 1849)

© CHIHOUB.SOMIA

Carcinus maenas (Zoeé)

© CHIHOUB.SOMIA

Euphausiacés (Larve)

Annélides (larves)

Gastéropode (Larve)

Bivalve (Larve)

Balanus (Cypris)

Planula (Larve de Cnidaire)

Ptéropode (larves)

Œuf de poisson

ARTICLE

Coastal eutrophication as a potential driver of functional homogenization of copepod species assemblages in the Mediterranean Sea

Somia Chihoub^a, Urania Christaki^b, Somia Chelgham^a, Rachid Amara^b, Zouhir Ramdane^a, Aicha Zebboudj^c, Sara Rachik^b, Elsa Breton^b

^a Laboratoire de Zoologie Appliquée et d'Ecophysiologie Animale, Faculté des sciences de la nature et de la vie, Université de Bejaia (06000), Algeria

^b UMR 8187 LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Université du Littoral Côte d'Opale, CNRS, Université Lille, 62930 Wimereux, France

^c Laboratoire de Biochimie Appliquée, Faculté des sciences de la nature et de la vie, Université de Bejaia (06000), Algeria

ARTICLE INFO

Keywords:

Eutrophication
Mediterranean Sea
Biodiversity
Marine copepods
Trait-based metrics
Trophic homogenization

ABSTRACT

Eutrophication as a consequence of anthropogenic nutrient enrichment is one of the major threats to biodiversity in nearshore and coastal marine waters, and consequently, for ecosystem functioning. This study explores changes in the biological organization of copepod assemblages along a Chl *a* gradient through an upscaling analysis of regional datasets from the coastal waters of the Mediterranean Sea. Results show that omnivorous copepods using passive and/or ambush feeding strategy are favored as Chl *a* increases, and copepod community shifts towards trophic homogenization by favoring generalist feeders against specialists. To our knowledge, this is the first report of functional homogenization of copepods as the result of eutrophication. The present study also demonstrates the potential use of trait-based approaches to explore the effect of human disturbances on marine copepod assemblages in marine ecosystems.

1. Introduction

Coastal eutrophication as a result of anthropogenic nutrient enrichment is one of the major threats to biodiversity (Halpern et al., 2008; Howarth, 2008; Vitousek et al., 1997), and therefore, for the stability of ecosystems and the functions and services they provide (Cardinale et al., 2012; Hautier et al., 2015; Hooper et al., 2012; Zhang et al., 2016). Besides the increase in primary production, nutrient enrichment may induce profound compositional, functional, and/or genetic changes of species assemblages (e.g. Alexander et al., 2017; Cloern, 2001; Nelson et al., 2013). In particular, nutrient enrichment may impoverish ecological communities by selecting more closely related species and/or replacing progressively specialists by generalists resulting from the narrower niche breadth of the first ones and their lower tolerance to high nutrient levels. Because specialists are considered to be efficient at capturing and consuming resources, it is expected that their loss may affect greatly the transfer of energy within the ecosystem (Alexander et al., 2017; Olden et al., 2004). Such eutrophication-driven biotic homogenization, which may occur without species loss and/or change in taxonomical diversity (Larsen et al., 2018), has been highlighted in: a) terrestrial plants (Buhk et al., 2017; Bühler and Roth, 2011); b) various kinds of freshwater organisms (fish: Menezes et al., 2015; Villéger et al., 2014; diatoms: Wengrat et al.,

2018; daphniids: Rogalski et al., 2017; and benthic invertebrates: Donohue et al., 2009; Zhang et al., 2019); and c) marine fish (Alexander et al., 2017). Several studies have shown that while specialists and generalists have the same probability of extinction, specialists encounter difficulty in recolonizing a site (Larsen et al., 2018, and reference therein). Hence, given the potential complexity of the responses of species assemblages to eutrophication, appropriate metrics and a systematic examination of different facets of biodiversity are needed to better understand the effect of eutrophication on biodiversity. And in so doing, this will guide efforts to better manage, preserve, and ensure the sustainable use of coastal ecosystems.

Taxonomical-based diversity indices are widely used under the context of the EU Water Directive and the Marine Strategy Framework Directive (EU MSFD) to assess the ecological and environmental status of marine waters (Birk et al., 2012). However, since taxonomical-based metrics do not consider functional traits of organisms (e.g. feeding behavior, environmental tolerance, vulnerability to predation, etc.), they often fail to detect the effect of human pressures on biodiversity (Dornelas et al., 2014; Hillebrand et al., 2017; Lindenmayer et al., 2015; Villéger et al., 2010). For the same reasons, taxonomical-based diversity indices cannot detect some major driving mechanisms of community assembly, such as environmental filtering and biotic interactions (Cornwell and Ackerly, 2009). In contrast to traditional

E-mail address: elsa.breton@univ-littoral.fr (E. Breton).

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106388>

Received 8 September 2019; Received in revised form 27 March 2020; Accepted 5 April 2020

1016X © 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

taxonomic metrics, functional ones relate to niche processes based on the use of functional traits are better descriptors of the effect of anthropogenic stress on species assemblages, and have the potential to act as an early warning signal for the deterioration of an ecosystem (Cadotte et al., 2011; Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2010). In other words, trait-based approaches may help to elucidate ecological processes, as well as, the underlying mechanisms structuring communities and driving critical ecosystem functions. Furthermore, there is the possibility to compare different systems composed of distinct species assemblages and make predictions (McGill et al., 2006).

The open Mediterranean Sea is characterized by high diversity and oligo- ultra-oligotrophic waters (Coll et al., 2010). However, many coastal Mediterranean areas suffer from eutrophication (Micheli et al., 2013). Most of the monitoring studies consider phytoplankton since it is directly affected by nutrients (e.g. Bruce et al., 2013). Yet, exploration of the functional response of the copepod community could also inform us on the quality of the ecosystem. Copepods dominate zooplankton communities; they play a pivotal role in the link between primary production and higher trophic levels (e.g. Beaugrand et al., 2003) in the recycling of nutrients and dissolved organic matter (Mitra et al., 2014); and their community structure is sensitive to environmental pollution (e.g. Siokou-Frangou and Papathanassiou, 1991; Uriarte and Villate, 2005; Uye, 1994). Accordingly, a directional change in functional dominance, i.e. towards smaller-sized and pollution tolerant/opportunistic copepod species, have been reported in some regions - although not rigorously quantified (e.g. Intxausti et al., 2012; Siokou-Frangou and Papathanassiou, 1991; Uye and Sano, 1998). The present study aimed to fill this gap by examining through an upscaling of original and existing data in the Mediterranean Sea functional trait, functional diversity, and functional specialization of copepod communities across a Chl *a* gradient as a proxy of eutrophication. Their consistency relative to an expected deterioration of the ecosystem as a consequence of eutrophication was also considered. For that trait data of total body length, trophic regime, feeding mode and feeding strategy were used (Benedetti et al., 2016).

2. Material & methods

2.1. Datasets

Twelve studies of copepod abundance data were selected based on the following criteria: (i) all the samples were collected in the upper 50 m together with *Chlorophyll a* (Chl *a*) data, which was collected at the same time as the copepods, or obtained from satellite databases, (ii) abundance data referred to adult copepods and copepodites (Fig. 1, Table 1) except at Gulf of Gabes (see below) where nauplii were considered too because the authors of the existing datasets aggregated them with the other copepod stages. Given the low contribution of nauplii to this site (a maximum of 5% of the total copepod abundance) and the total data points (3 points over a total of 162) used for GLMM analysis (see 2.4. Model description) it was considered that they had insignificant influence on the overall outcome of the analysis. (Fig. 1, Table 1). These 12 field studies included the coastal waters of the: Alboran Sea (Berraho et al., 2016); Thyrrenian and Adriatic seas (Busatto, 2007; Mazzocchi, 2008a,b,c; Ragosta et al., 1995); Ligurian Sea (Dauby, 1980); Northeastern Aegean Sea (Siokou-Frangou and Papathanassiou, 1991; Isari et al., 2006), the Gulf of Annaba (Khelifi-Thouami et al., 2007), the Gulf of Gabes (Drira et al., 2017); Bay of Tunis (Ben Lamine et al. 2015); Nile delta (Eltohamy et al., 2017); and Iskenderun Bay (Kurt and Polat, 2013) in the eastern basin. Added to these datasets was an original field study realized in the Bay of Jijel within the Algerian basin (Western Mediterranean Sea) at three stations (S1: 36.83°N, 5.85°E; S2: 36.83°N, 5.79°E, and S3: 36.78°N, 5.57°E, cf. Fig. S1) over an annual cycle in the first 30 m of depth (2016–2017, 33 samples). The net mesh size used in all these studies ranged from 54 to 300 μm (Table 1). The 300 μm mesh used at the Bay of Jijel could

potentially underestimate the abundance of the smallest copepod species ($\leq 300 \mu\text{m}$) such as the genera *Oncaea* (species *minima*, *vodjanitskii*, *atlantica*, *longipes*, *mollicula*, *tenella*, and *tregoubovi*) and *Spinoncaea* (species *humesi* and *tenuis*) (Brun et al., 2017; Hirst and Kiørboe, 2014; Razouls et al., 2005–2019). However, given that these species occur mainly in the Adriatic and Ionian Seas and in the eastern Mediterranean Sea (Razouls et al., 2005–2019), and that they were absent from the two adjacent studied areas (Morocco and Annaba coastal waters), where a smaller net mesh size (147 and 200 μm) was used (Table 1), it was assumed that there had been no underestimation of the smallest species in this dataset. Each study included multiple stations, and/or several seasonal campaigns, representing altogether, a total of 162 samples at a monthly scale and with environmental data (Table 1). They included 4 orders, 73 genera, and 217 species, over a total richness of 561 copepod species recorded in the Mediterranean Sea and the Black Sea (Razouls et al., 2005–2019); after taxonomy updating using the World Register of Marine Species (WoRMS, <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=web-service>). The final copepod species abundance datasets are given in Table A1. In addition, salinity, Chl *a* and seawater temperature data (Table A2) associated to the copepod datasets were used. Missing Chl *a* data for copepod sampling from 2002 (i.e. Bay of Jijel, NE Aegean Sea, Northern Adriatic Sea, and Annaba CW) were extracted from the MODIS-Aqua ocean color sensor available at https://oceanwatch.pifsc.noaa.gov/erddap/griddap/OceanWatch_aqua_Chla_monthly.html. In addition, the mean of the temperature values of the closest stations were used for the lacking temperature data in the Bay of Thessaloniki and the Gulf of Theirmaikos, and salinity data from Goffart et al. (2002) were used for the Bay of Calvi.

2.2. Copepod traits

Most of the trait data were obtained from the recent Mediterranean copepod trait database provided by Benedetti et al. (2016) and completed by those of Hirst and Kiørboe (2014), and Brun et al. (2017). Traits with the most complete coverage of the copepod species included in the present study were chosen, i.e. total body length (mm), trophic regime (herbivore, carnivore, detritivore), feeding mode (passive, active, and mixed feeding), and feeding strategy (filter, cruise, and active ambush feeding) (Table 2). All of these traits influence fitness indirectly through growth, reproduction, and/or survival (Kiørboe and Hirst, 2014; Litchman et al., 2013), and most of them have been shown to be responsive to environmental condition change including Chl *a* concentrations (McGinty et al., 2018). For each species, the degree of herbivory (or carnivory) was calculated by applying a coefficient of 1/3 (or 1/3) for omnivore, 2/3 (or 1/8) for omnivore-herbivore, and 1/8 (or 1/8) for omnivore-detritivore species, 0 (or 1) for carnivore, and 1/8 (2/3) for omnivore-carnivore (Table 2). As a result, for 25% of the species present in this study, no trait information was found. When missing, trait values of copepod species were completed using information available at the genus level or higher. When copepodites were identified at the genus (NE Aegean Sea and Iskenderun Bay) or order level (Egypt coastal waters), the trait values were assessed by considering only the adult copepod species recorded at this site and belonging to the same taxonomical level. The final compiled trait values used in this study are given in Table A3 (see supplementary data). These include 166 copepod species with a complete coverage of trait values, and 52 species (26 calanoid, 16 cyclopoid, 8 harpacticoid, and 2 Monstrilloid species) with incomplete coverage in trophic trait values.

2.3. Functional diversity metrics and functional homogenization

Functional identity (also called functional dominance) was estimated as the community-weighted mean of trait values (CWM; Garnier et al., 2004). Concerning functional diversity indices, functional dispersion (FDIs), according to Laliberté and Legendre (2010), was calculated. For this, only the traits responding to the environment (and

Fig. 1. Location of the Mediterranean sampling areas used in this study. (1) Morocco coastal waters, (2) Bay of Jijel (Algeria), (3) Annaba coastal waters (Algeria), (4) Gulf of Tunis (Tunisia), (5) Gulf of Gabes (Tunisia), (6) Nile estuary/Diametta harbour/Coastal waters (Egypt), (7) Bay of Iskenderun (Turkey), (8) NE Aegean Sea (Greece), (9) Bay of Thessaloniki/Gulf of Theirmaikos (Greece), (10) Northern Adriatic Sea (Italy), (11) Tyrrhenian coastal waters (Italy), and (12) Bay of Calvi (Corsica, France). Each one included several sampled stations and/or sampling dates for a total of 162 samples with environmental data available (see Table I for details). The map was built with the 'ggmap' package (Kahle and Wickham, 2013).

consequently being functional) were used, i.e. those for which a significant relationship between CWMs and Chl *a*, seawater temperature, and/or salinity was found. All the functional community components were calculated using the 'FD' package (Laliberté and Legendre, 2010), after the log-transformation of species abundances at the different sampling stations/sites, to reduce the effect of potential outliers. The CWM corresponds to the mean trait value amongst each community, weighted by the relative abundance of each species (Garnier et al., 2004). To reduce the number of copepod species for which trait data were not available (maximum of 14% at Damietta harbor in Egypt), CWMs were calculated per datasets and per trait. By applying such procedure, the percentage of copepod species abundance with no trait information was always < 10% except for Egypt (14 and 10% for Damietta harbor and Estuary downstream, respectively). This 14% maximum was lower than the threshold limit of 20% of the total copepod abundance for CWMs to being representatives of the entire copepod species community (Pakeman and Queded, 2007). FDis is the mean distance in multidimensional trait space of individual species to the centroid of all species (Laliberté and Legendre, 2010). One of the advantages of FDis is that it is unaffected by species richness by construction (Laliberté and Legendre, 2010). In such cases, there is no need to estimate from the deviation (standardized effect size [SES]; Gotelli and McCabe, 2002) of the observed functional diversity of one copepod community from that expected from a random community (e.g. Breton et al., 2017). FDis were calculated for each pair of functional traits and for all combined functional traits. To calculate the multidimensional trait space, a preliminary principal coordinate analysis (PCoA) was performed, with the traits on a matrix of Gower distances (Podani, 1999), which account for the different types of traits (numeric, binary, and ordinal). All the axes of the PCoA were retained. Then, the Podani method and Lingoes correction (Lingoes, 1971) was applied to obtain Euclidean distance matrices. The precision of functional diversity indices is more sensitive to the incompleteness in species trait data than CWMs (Pakeman, 2014). However, this same author showed also that

FDis was the functional diversity indicator the least affected by the incompleteness in trait data, with a deviance at a maximum of 3.5% (Pakeman, 2014). Finally, functional homogenization was calculated according to Mondy and Usseglio-Polatera (2014). Given the incomplete information on the minimum and maximum value of the trait's total body length, only the trophic traits (trophic regime, feeding mode, and feeding strategy) were used for the calculation of functional homogenization. For each copepod species and each trophic trait, a Taxon Specialization Index (TSI) was first calculated using the Gini-Simpson index formula (Gini, 1912; Simpson, 1949). Then, each TSI was scaled by its respective minimum and maximum values to account for the different number of categories among traits (Mondy and Usseglio-Polatera, 2014). Finally, trophic homogenization as Community Specialization Index, which varies from 0 (truly generalist) to 1 (truly specialist), was calculated as the CWMs of each TSI.

2.4. Model description

To evaluate how the whole community composition of copepods differed between stations/sites and seasons, a non-metric multidimensional scaling (nonparametric method nMDS, Taguchi and Oono, 2005) based on Bray-Curtis dissimilarity was performed using the matrix of species abundances with the 'Vegan' package (Oksanen et al., 2011). Prior to this, the abundance matrix was subject to square-root transformation, followed by a Wisconsin double standardization. Significance of nMDS was tested using PerMANOVA (function *Adonis* in 'Vegan' package) with 10,000 permutations of the raw data, and goodness of fit was evaluated based on stress *S* ($S < 0.05$ as excellent representation in reduced dimensions, < 0.1 great, < 0.2 good, and stress > 0.3 poor). Relationships between environmental variables and the MDS axes were investigated with *bioenv()* function (Clarke and Ainsworth, 1993; Oksanen, et al., 2011). To explore the difference between sites, a post-hoc pairwise comparison test was performed using the *pairwise.adonis* 'pairwise.adonis' function (Martinez Arbizu, 2019).

Table 1
Description of the Mediterranean datasets used in this study (between brackets: number of sampled stations).

Map code	Location	Coordinates	Period	Sampling frequency	N samples*	Net mesh size (µm)	Reference
1	Morocco coastal waters	35.1–35.9°N; 2.2–5.5°W	2013	1 spring campaign (61)	1	147	Berraho et al., 2016
2	Bay of Jijel (Algeria)	36.78–36.83°N, 5.57–5.85°E	2016–2017	Monthly (3)	33	300	This study
3	Gulf of Annaba (Algeria)	36.9–37°N, 7.9–8°E	2002–2003	5 seasonal campaigns (3)	5	200	Khelifi-Thouami et al., 2007
4	Gulf of Tunis (Tunisia)	36.7–37.1°N, 10.18–11.08°E	2007–2008	5 seasonal campaigns (5)	25	220	Ben Lamine et al., 2015
5	Gulf of Gabes (Tunisia)	33–35°N, 10.7–10.8°E	2014	October/November (30)	3	100	Drira et al., 2017
6	Nile estuary/Diametta harbour/Coastal waters (Egypt)	31.47–31.53°N, 31.77–31.85°E	2014	June/July (16)	3	54	Eltouhamy et al., 2017
7	Bay of Iskenderun (Turkey)	36.82–36.84°N, 35.82–35.91°E	2008	4 seasonal campaigns (5)	4	200	Kurt and Polat, 2013
8	NE Aegean sea (Greece)	39–41°N, 24.5–26°E	2003	2 summer campaigns (32)	2	200	Isari et al., 2006
9	Bay of Thessaloniki/Gulf of Theirmaikos (Greece)	40.37–40.62°N, 22.68–22.9°E	1984–1985	3 seasonal campaigns (10)	28	200	Siokou-Frangou and Papatthanassiou, 1991
10	N Adriatic (Tegnùe & Chioggia coastal waters, Italia)	45.2–45.32°N; 12.38–12.72	2006–2007	4 seasonal campaigns (4)	15	200	Busatto, 2007
11	Thyrrhenian coastal waters	40.25–40.84°N, 13.66–14.88°E	1986–1987	3 seasonal campaigns (23)	37	200	Ragosta et al., 1995; Mazzocchi, 2008a,b,c
12	Bay of Calvi (Corsica, France)	42.58°N, 8.72°E	1978–1979	Daily (1)	7	180	Dauby, 1980

*Number of samples available and for which data of seawater temperature and salinity and chlorophyll *a* are available.

Table 2

Copepod traits used in this study. Most of the trait values have been gathered in copepod databases (Benedetti et al., 2016; Brun et al., 2017; Hirst and Klørboe, 2014).

Trait	Type	Range/Category	Sub-category
Total body length	Continuous	0.39–8.5 mm	
Trophic regime	Fuzzy coded	Carnivory (C) Herbivory (H) Detritivory (D)	C = 1 ^a Omnivory-C = 0.75 ^a Omnivory = 0.5 ^a Omnivory-H = 0.2 ^a Omnivory-D = 0.2 ^a
Feeding mode	Ordinal	Passive = 0 Mixed = 0.5 Active = 1	
Feeding strategy	Fuzzy coded	1,0 Filter Cruise Ambush Particle Parasite	

a: values assigned for trait carnivory given as example.

In order to account the potential non-independence of station and seasonal samples within sites (random effect), the effect of Chl *a*, sea-water temperature and salinity on copepod community composition, and different facets of copepod biodiversity, were evaluated using Generalized Linear Mixed Models (GLMM, Zuur et al., 2009). After identification of potential outliers in the response variables via box plot analysis, each GLMM model was sequentially built with backward model selection, and with the predictor(s) (fixed effect(s)) and their potential interactions, and by adding a random effect of sites and season (1/site and 1/month), each one with 12 random-effect levels (i.e. 12 sites and 12 months). Given the strongly unbalanced datasets, potential interactions were not taken into account in order to facilitate model convergence and optimize the stability of models. The error distribution of each response variable was chosen after drawing a Cullen and Frey graph using the 'fidistrplus' package (Delignette-Muller and Dutang, 2015) and by fitting the resulting proposed distribution using the package 'gamlss' (Rigby and Stasinopoulos, 2005). All tools converged for each model towards the use of a beta distribution.

Logit was chosen as the link function. Before choosing the final model, i.e. the model having the lowest Akaike information criterion (AIC) values and being the most simplified as possible, random effect structure was tested, and then, simplified as far as possible by keeping only the significant random effects via the likelihood ratio test using the 'stats' R package. Any final model chosen was checked for validation using the DHARMA package (Hartig, 2018) by examining the Q-Q plot of overall deviations from the expected distribution (with supplementary tests for uniformity and outliers), and by examining residual plots including quantile regression lines (0.25, 0.5 and 0.75). Although testing for phylogeny signal in the residuals of the GLMMs to correct for potential autocorrelation/pseudo-replication, some 33% of copepod species had an unresolved genome (<http://lifemap-ncbi.univ-lyon1.fr/>, Table A3), preventing the building of an accurate phylogeny tree. Finally, goodness-of-fit of the models was assessed by calculating the Nakagawa's marginal and conditional r^2 (Nakagawa et al., 2017) using the 'performance' package (Lüdecke et al., 2019). GLMM analyses were performed using the 'glmmTMB' package (Brooks et al., 2017). Confidence intervals of fixed effect were calculated using the 'ggeffects' package (Lüdecke, 2018).

3. Results

3.1. Environmental context and copepod community structure

The Chl *a* gradient across coastal waters of the Mediterranean Sea used in this study ranged from 0.11 to 17.3 µg Chl *a*/L, including some

well-known eutrophication hotspots such as the Nile delta, Gulf of Gabes, and Northern Adriatic Sea (Micheli et al., 2013). Salinity and temperature ranged from 29.4 to 41.5 and 9.5 to 30.3 °C, respectively.

Total copepod abundance was significantly different between sites (Kruskal-Wallis chi-squared = 68.25, p -value = 0). However, these differences did not always follow the Chl a pattern. For instance, the highest Chl a concentrations recorded at the Egypt CW site were accompanied by one to two orders of magnitude lower copepod abundances compared to other eutrophicated sites (N Adriatic Sea and Gulf of Gabes). This same Egypt CW showed copepod abundances of the same order as the low Chl a concentrations sites of the N Aegean Sea and Morocco.

The nMDS results ($p = 0.001$, stress = 0.23) showed that the copepod community structure was dissimilar between the investigated Mediterranean sites. The adonis post-hoc test allowed to discriminating five different groups of sites in copepod species composition: (1) Thyrrenian sea and Morocco CW, (2) Bay of Jijel, Gulf of Annaba, Egyptian coast, Iskenderun Bay, N Aegean Sea, and Calvi Bay, (3) Gulf of Gabes and Gulf of Tunis, (4) Bay of Thessaloniki/Gulf of Theirmaikos, and (5) N Adriatic Sea. Except for group 3, sites were not associated in function of their geographical proximity (Fig. 2). Differences in copepod species composition was associated mostly to SST, salinity, and Chl a , which were significantly correlated to MDS1 or MDS2 ($r^2 = 0.11$, $p = 0.001$, $r^2 = 0.16$, $p = 0.001$, and $r^2 = 0.09$, $p = 0.001$, respectively). Accordingly, copepod composition in the N Adriatic Sea was associated to high Chl a but low salinity, while in

Morocco CW and the Thyrrenian Sea, Chl a was low but salinity high. Finally, for group 2, copepod species composition was not always associated to any particular amount of Chl a , salinity, and/or SST conditions.

3.2. Functional identity, trophic homogenization and functional diversity of the copepod community

The CWMs of feeding mode and ambush feeding strategy exhibited significant differences between groups of sites (Table 3). Accordingly, copepods exhibited mainly a passive mode in sites with the highest Chl a (group 5, some of group 2 including the Nile delta, and at some seasons in group 4), but an active one in sites with the lowest Chl a (group 1, half of group 2; the Gulf of Annaba, Morocco CW, and the NE Aegean Sea), with group 3 showing intermediary values. Moreover, copepods with an ambush strategy were more abundant in groups 5, some in group 2, and at some seasons in group 4. This was followed by group 3, group 1, and half of group 2 - which showed intermediary feeding mode values. Finally, CSI-trophic regime and CSI-feeding mode exhibited significant differences between stations/sites (K-W, $p < 0.01$). Hence, values of CSI-feeding mode were significantly lower in sites having the highest Chl a values (group 5) than in the other groups, and values of CSI-trophic regime decreased from the sites having the lowest Chl a to those with the highest Chl a concentrations.

Furthermore, GLMM modelling showed significant relationships between Chl a and CWMs of feeding mode, ambush strategy, and CSI-

Fig. 2. Non-metric Multidimensional Scaling based on Bray-Curtis similarity (stress: 0.23) performed on the abundance of copepod species within the 162 communities (circles) sampled in coastal waters of the Mediterranean Sea. The five different groups of sites (G1-G5) depicted by ADONIS post-hoc test are between brackets. Salinity (Sal) was significantly linked ($r^2 = 0.16$, $p = 0.001$) to MDS1 while SST and Chl a were significantly linked to MDS2 ($r^2 = 0.11$, $p = 0.001$ and $r^2 = 0.09$, $p = 0.001$, respectively).

Table 3

Significant generalized linear mixed models for community-weighted-means (CWM) of trait values for feeding modes, ambush feeding strategy, and Community Specialization Index of trophic regime (CSI-Trophic regime). Bold values indicating significant relationships ($p < 0.05$) are those of the full model. All the models were built with a beta error distribution and a logit link.

	Estimate	SE	z value	p
<i>CWM-Feeding mode</i>				
(Intercept)	0.32	1	0.32	ns
Chla	-0.08	0.02	-3.94	8.27E-05
Sal	0.02	0.02	0.77	ns
SST	-0.005	0.01	-0.33	ns
Net mesh size	0.004	0.002	2.39	0.0167
random effect		variance	SD	
Site		0.06	0.25	
Season		0.06	0.24	
<i>CWM-Ambush feeding</i>				
(Intercept)	-0.64	1.05	-0.61	ns
Chla	0.08	0.02	4.19	2.78E-05
Sal	-0.01	0.03	-0.53	ns
SST	0.002	0.01	0.17	ns
Net mesh size	-0.003	0.002	-1.98	0.0478
random effect		variance	SD	
Site		0.05	0.23	
Season		0.05	0.23	
<i>CWM-CSI trophic regime</i>				
(Intercept)	-0.15	0.58	-0.26	ns
Chla	-0.06	0.01	-5.09	3.61E-07
Sal	-0.01	0.01	-0.74	ns
SST	-0.002	0.009	-0.22	ns
Net mesh size	0.002	0.001	1.38	ns
random effect		variance	SD	
Site		0.03	0.16	
Season		0.02	0.13	

trophic regime (Fig. 3, Table 3). Accordingly, copepod assemblages shifted towards the dominance of generalists using passive mode and ambush feeding strategy (Fig. 3). Given their significant relationship with Chl *a*, these traits were therefore considered as functional. All these traits were used for the calculation of functional dispersion (FDIs). However, results showed that FDIs did not follow the Chl *a* gradient for all functional traits used. Results from the analysis performed to identify the possible error distribution and diagnose residual of each significant GLMM model are given in Figs S2, S3, and S4.

4. Discussion

The upscaling of original and existing data in the Mediterranean Sea, which included eutrophication hotspots such as the Nile delta, the Gulf of Gabes, and the Northern Adriatic Sea (Micheli et al., 2013), was conducted to explore how copepod assemblages responded to a Chl *a* gradient across coastal waters of the Mediterranean Sea. It also tested whether different functional indicators of copepod communities were associated with this gradient. Our results showed that eutrophication may lead to directional changes in the functional structure of copepod communities including trophic homogenization by favoring generalist against specialist feeders. To our knowledge, this is the first study documenting biotic homogenization within the copepod community as a result of eutrophication. Copepods play a pivotal role in the food webs and they are relatively easy to collect. Monitoring copepods could be of great importance in evaluating water quality and as a potential warning signal of the eutrophication phenomena. Our results have shown the effectiveness of applying a trait-based approach to copepods as a tool to detect early signal of eutrophication.

4.1. Trait response and trophic homogenization of the copepod community to increasing chlorophyll *a*

Our results have shown that omnivorous copepods using a passive

mode and an ambush feeding strategy were favored as Chl *a* increased. Given that these traits typically characterize the cyclopoids of the genus *Oithona* (Benedetti et al., 2016), our results are in accordance with previous studies that have focused on species identity (e.g. Chang et al., 2009; Gao et al., 2019; Serranito et al., 2016; Sriwoon et al., 2008; Uye, 1994).

Several hypotheses have been advanced to explain why the genus *Oithona* is favored under eutrophic conditions including a shift in the food web structure (Uye, 1994; Sriwoon et al., 2008). Given the inverse relationship we found between the degree of resource specialization of the copepod community and Chl *a*, our results suggest a different story, i.e. the success of *Oithona* in eutrophicated environment is mainly due to its capacity to better adapt to a changing environment than other copepods. Generalists feed on many kinds of prey, and consequently, are less affected by the temporal variations of resources. *Oithona* spp. are typical ecological generalists (Paffenhöfer, 1993; Benedetti et al., 2016), and therefore, able to adapt to disturbed environments, eutrophicated systems, and unstable environmental conditions (Hautier et al., 2009; Hautier et al., 2015; Blüthgen et al., 2016; Pálffy and Vörös, 2019). Although *Oithona* spp. are poor competitors due to their relative inefficiency at capturing both non-motile and motile preys compared to active feeders (Kjørboe, 2011; van Someren Greve et al., 2017), they are able to switch from motile prey to non-motile phytoplankton, such as diatoms, when their preferred prey of ciliates and dinoflagellates are scarce (Castellani et al., 2005; Pond and Ward, 2011).

The lack of relationship between TL and Chl *a* should be considered with caution. Size data encompassed a relatively large geographical scale which is not necessarily representative to a restricted studied region. Size is considered as the 'master trait' for resource acquisition, reproduction, and predator avoidance (Litchman and Klausmeier, 2008). However, TL may not be responsive to eutrophication gradient because of an insufficient knowledge about copepod species size. Several of the studies used here have reported a directional change in size of the copepod community (e.g. Intxauti et al., 2012; Siokou-Frangou and Papathanassiou, 1991; Uye and Sano, 1998), but they have given no statistical evidence. Further studies are needed to clarify this point.

4.2. Functional diversity and community assembly

No significant relationship was found between FDIs and Chl *a*. A decline in functional diversity under eutrophication has been observed in various ecological communities, including aquatic plants (Arthaud et al., 2012) and benthic macroinvertebrates (Zhang et al., 2019). This may result either from (i) environmental filtering, which under environmental stress selects species with the best-suited traits for survival (Weiher et al., 1998; Grime, 2006); either from (ii) strong competition resulting from the dominance of high competitive ability species (Mayfield and Levine, 2010); and/or (iii) predation by generalists, which are expected to cluster prey communities toward species having defense traits (Cavender-Bares et al., 2009). In our study, it is possible that opposite mechanisms driving copepod community assembly act simultaneously along the eutrophication gradient; consequently offsetting each other and resulting in the overall lack of change of FDIs to eutrophication gradient. Hence, by contrast to the different mechanisms cited above, competition based on the principle of limiting similarity (MacArthur and Levins, 1967) and predation by specialists may lead to trait over-dispersion (Cavender-Bares et al., 2009; Cornwell and Ackerly, 2009).

Our results showed also that specialists, i.e. the species with narrow ecological niches, are not necessarily functionally different from the others. This has also been observed by different authors in benthic invertebrates, butterflies, and forest birds (Larsen et al., 2018 and references therein). These authors suggest that while specialists and generalists have the same risk to extinct, specialists encounter some difficulty to recolonize a site.

Fig. 3. Significant relationships between community-weighted means (CWM) of trait values and Chl *a* according to GLMM analyses, taking into account random effect. (A) Feeding mode (active vs passive), (B) Ambush feeding strategy (C), and CSI-Trophic regime. Functional dispersion (D) is also displayed, while no significant relationship was found with Chl *a*. The blue line represents the overall trend. Filled area represents 95% confidence interval estimate for the slope of the regression. R2m and R2c are the marginal and conditional R2, respectively.

4.3. Multiple indices to detect the effect of eutrophication on the biological organization of copepod communities

In our study, three indices from a total of six showed significant relationships with Chl *a* emphasizing the need to use multiple indices to give a chance to detect the effect of disturbance on copepod communities. Yet, our results showed clearly that the community composition changed between sites, which led to changes both in functional trait composition, and degree of specialization for resource of the copepod community. Although taxonomical-based diversity indices are widely used under the context of the EU Water Directive and the Marine Strategy Framework Directive (EU MSFD) to assess the ecological status of marine waters (Birk et al., 2012), the present study has shown that functional diversity indices may give insights when exploring the effect of environmental change on biodiversity.

5. Conclusion

Besides changes in community composition, we have shown that eutrophication may drive changes in the functional trait composition of the marine copepod community and alter the ratio between specialists

and generalists. Consequently, the use of multiple indices including trait-based ones are needed to give a chance to detect the consequence of eutrophication on the biological organization of the copepod community, and in general environmental changes in marine ecosystems. This study has shown that the trait-based approach is a powerful tool to help explore the biological organization of copepod communities in response to anthropogenic stress and copepods as cost-effective indicator of the environmental quality. Further studies on copepod monitoring and laboratory experiments to better define copepod species traits will help us to better understand the effect of anthropogenic activities on marine ecosystems.

CRedit authorship contribution statement

Somia Chihoub: Investigation, Methodology, Data curation, Writing - original draft, Writing - review & editing. Urania Christaki: Writing - original draft, Writing - review & editing. Somia Chelgham: Investigation. Rachid Amara: Project administration. Zouhir Ramdane: Investigation, Resources, Supervision, Project administration, Funding acquisition. Aicha Zebboudj: Investigation, Resources, Supervision, Project administration, Funding acquisition. Sara Rachik:

Investigation, Data curation. Elsa Breton: Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Data curation, Writing - original draft, Writing - review & editing.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We acknowledge the crew who helped during the cruises undergone in Bay of Jijel. SChi and SChe received a research visitor financial support from University of Bejaia. We also thank all the authors of the studies used here. We also thank three anonymous reviewers for constructive comments and suggestions that improved this manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106388>.

References

- Alexander, T.J., Vonlanthen, P., Seehausen, O., 2017. Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0041>.
- Arthaud, F., Vallod, D., Robin, J., et al., 2012. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes. *Aquat. Sci.* 74, 471–481. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0241-4>.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S., Reid, P.C., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426, 661–664. <https://doi.org/10.1038/nature02164>.
- Ben Lamine, Y., Pringault, O., Aissi, M., Ensibi, C., Mahmoudi, E., Daly, O., Kefi, Y., Néjib, M., Daly, T., 2015. Environmental controlling factors of copepod communities in the Gulf of Tunis (south western Mediterranean Sea). *Cah. Biol. Mar.* 56, 213–229. <https://doi.org/10.1017/S0025315409990403>.
- Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.D., 2016. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *J. Plankton Res.* 38, 159–166. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv096>.
- Berraho, A., Abdelouahab, H., Charib, S., Essaraj, S., Larissi, J., Abdellaoui, B., Christou, E., 2016. Copepod community along the Mediterranean coast of Morocco (Southwestern Alboran Sea) during spring. *Mediterr. Mar. Sci.* 17, 661–665. <https://doi.org/10.12681/mms.1733>.
- Birk, S., Bonne, W., Borja, A., Bruce, S., Courrat, A., Poikane, S., et al., 2012. Three hundred ways to assess Europe's surface waters: an almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecol. Indic.* 18, 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.10.009>.
- Blüthgen, N., Simons, N.K., Jung, K., Prati, D., Renner, S.C., Boch, S., Fischer, M., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Tschapka, M., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2016. Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity. *Nat. Commun.* 12 (7), 10697. <https://doi.org/10.1038/ncomms10697>.
- Breton, E., Christaki, U., Bonato, S., Didry, M., Artigas, L.F., 2017. Functional trait variation and nitrogen use efficiency in temperate coastal phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 563, 35–49. <https://doi.org/10.3354/meps11974>.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M., Bolker, B.M., 2017. glmmTMB: Balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R. J.* 9, 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.
- Bruce, S., Poikane, S., Lyche-Solheim, A., Birk, S., 2013. Biological assessment of European lakes: ecological rationale and human impacts. *Freshw. Biol.* 58, 1106–1115. <https://doi.org/10.1111/fwb.12111>.
- Brun, P., Mark, Payne, R., Kjørboe, T., 2017. A trait database for marine copepods. *Earth Syst. Sci. Data* 9, 99–113. <https://doi.org/10.5194/essd-2016-30>.
- Buhk, C., Alt, M., Steinhilber, M.J., Beierkuhnlein, C., Warren, S.D., Jentsch, A., 2017. Homogenizing and diversifying effects of intensive agricultural land-use on plant species beta diversity in Central Europe - a call to adapt our conservation measures. *Sci. Total Environ.* 576, 225–233. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.106>.
- Bühler, C., Roth, T., 2011. Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland. *Divers. Distrib.* 17, 1089–1098. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00799.x>.
- Busatto, E., 2007. Mesozooplankton dell'area dell'isola di Chioggia (maggio 2006 - febbraio 2007). *Università degli studi di Padova Facoltà di scienze MM.FF.NN.* 62 pp. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48, 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G., Tilman, D., Wardle, D., Kinzig, A., Daily, G., Loreau, M., Grace, J., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Castellani, C., Robinson, C., Smith, T., Lampitt, R.S., 2005. Temperature affects respiration rate of *Oithona similis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 285, 129–135. <https://doi.org/10.3354/meps285129>.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12, 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>.
- Chang, K.H., Atsuko, A., Miller, T.W., Isobe, T., Maneja, R., Siringan, F.P., Imai, H., Nakano, S., 2009. Pollution Study in Manila Bay: Eutrophication and Its Impact on Plankton Community Interdisciplinary Studies on Environmental Chemistry. *Environmental Research in Asia*, Eds., Y. Obayashi, T. Isobe, A. Subramanian, S. Suzuki and S. Tanabe, pp. 261–267.
- Clarke, K.R., Ainsworth, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92, 205–219. <https://doi.org/10.3354/meps092205>.
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210, 223–253. <https://doi.org/10.3354/meps210223>.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., et al., 2010. The biodiversity of the Mediterranean sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE* 5, e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.
- Cornwell, W.K., Ackerly, D.D., 2009. Community assembly and shifts in the distribution of trait values across an environmental gradient in coastal California. *Ecol. Monogr.* 79, 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>.
- Dauby, P., 1980. Cycle annuel du zooplancton de surface de la baie Zooplancton Corse Cycle annuel Biomasse Copépodes de Calvi (Corse). *Biomasse totale et plancton copépodien*. *Oceanol. Acta* 3, 4.
- Delignette-Muller, M.L., Dutang, C., 2015. fitdistrplus: an R package for fitting distributions. *J. Stat. Softw.* 64, 1–34. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>.
- Donohue, I., Jackson, A.L., Pusch, M.T., Irvine, K., 2009. Nutrient enrichment homogenizes lake benthic assemblages at local and regional scales. *Ecology* 90, 3470–3477. <https://doi.org/10.1890/09-0415.1>.
- Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., et al., 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344, 296–299. <https://doi.org/10.1126/science.1248484>.
- Drira, Z., Kmiha-Megdiche, S., Sahnoun, H., Tedetti, M., Pagano, M., Ayadi, H., 2017. Copepod assemblages as a bioindicator of environmental quality in three coastal areas under contrasted anthropogenic inputs (Gulf of Gabes, Tunisia). *J. Mar.* 98, 1889–1905. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001515>.
- Eltohamy, W.S., Alzeny, A., Azab, Y.A.M., 2017. Zooplankton of a stressed area in the Damietta coast of the Mediterranean Sea. *Acta Adriatica* 58, 245–260. <https://doi.org/10.32582/aa.58.2.5>.
- Gao, Y., Yang, Q., Li, H., et al., 2019. Anthropogenic pollutant-driven geographical distribution of mesozooplankton communities in estuarine areas of the Bohai Sea, China. *Sci. Rep.* 9, 9668. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46047-5>.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>.
- Gini, C., 1912. «Variabilità e Mutabilità», *Studi Economico-Giuridici dell'Univ. Di Cagliari* 3, 1–158. <https://doi.org/10.2307/2340052>.
- Goffart, A., Hecq, J.H., Legendre, L., 2002. Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (northwestern Mediterranean) over the last two decades: a response to changing climate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236, 45–60. <https://doi.org/10.3354/meps236045>.
- Gotelli, N.J., McCabe, D.J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83, 2091–2096. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2091:SCOAMAJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2091:SCOAMAJ]2.0.CO;2).
- Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., et al., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319, 948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>.
- Hartig, F., 2018. DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models. R package version(2).
- Hautier, Y., Niklaus, P.A., Hector, A., 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324, 636–638. <https://doi.org/10.1126/science.1169640>.
- Hautier, Y., Tilman, D., Forest, I., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Reich, P.B., 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science* 348, 336–340. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1788>.
- Hillebrand, H., B. Blasius, E. T. Borer, J. M. Chase, J. A. Downing, B. K. Eriksson C. T. Filstrup, Harpole, W. S., 2017. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: consequences for conservation and monitoring. *J. Appl. Ecol.* 55, 169–184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>.
- Hirst, A.G., Kjørboe, T., 2014. Macroevolutionary patterns of sexual size dimorphism in copepods. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20140739. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0739>.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., et al., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature11118>.
- Howarth, R.W., 2008. Coastal nitrogen pollution: a review of sources and trends globally and regionally. *Harmful algae* 8, 14–20. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.015>.
- Intaxusti, L., Villate, F., Uriarte, I., Iriarte, A., Ameztoy, I., 2012. Size-related response of zooplankton to hydroclimatic variability and water-quality in an organically polluted estuary of the Basque coast (Bay of Biscay). *J. Mar. Syst.* 94, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.10.015>.
- Isari, S., Ramfós, A., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Kallianiotis, A., Fragopoulou, N.,

2006. Mesozooplankton distribution in relation to hydrology of the Northeastern Aegean Sea, Eastern Mediterranean. *J. Plankton Res.* 28, 241–255. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi058>.
- Kahle, D., Wickham, H., 2013. ggmap: spatial visualization with ggplot2. *R J.* 5, 144–161.
- Khelifi-Thouami, M., Semroud, R., Hamdi, E., Ounissi, M., Haridi, A., Daly, M.N., Aissa, P., 2007. The planktonic copepod communities from the southern Mediterranean Sea (Algeria, Tunisia) with a re-description of *Paracalanus indicus* Wolfenden 1905 (Copepoda: Calanoida). *Cah. Biol. Mar.* 48, 327–337. <https://doi.org/10.21411/CBMA.A972C408>.
- Kjørboe, T., 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biol. Rev.* 86, 311–339. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x>.
- Kjørboe, T., Hirst, A.G., 2014. Shifts in mass scaling of respiration, feeding, and growth rates across life-form transitions in marine pelagic organisms. *Am. Nat.* 183, 118–130. <https://doi.org/10.1086/675241>.
- Kurt, T., Polat, S., 2013. Seasonal distribution of coastal mesozooplankton community in relation to the environmental factors in Iskenderun Bay (north-east Levantine, Mediterranean Sea). *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 93, 1163–1174. <https://doi.org/10.1017/S0025315412001713>.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>.
- Larsen, S., Chase, J.M., Durance, I., Ormerod, S.J., 2018. Lifting the veil: richness measurements fail to detect systematic biodiversity change over three decades. *Ecology* 99, 1316–1326. <https://doi.org/10.1002/ecy.2213>.
- Lindemayer, D., Blanchard, W., Tennant, P., Barton, P., Ikin, K., Mortelliti, A., Okada, S., Crane, M., Michael, D., 2015. Richness is not all: How changes in avian functional diversity reflect major landscape modification caused by pine plantations. *Divers. Distrib.* 21, 836–847. <https://doi.org/10.1111/ddi.12328>.
- Lingoes, J.C., 1971. Some boundary conditions for a monotone analysis of symmetric matrices. *Psychometrika* 36, 195–203. <https://doi.org/10.1007/BF02291398>.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 39, 615–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>.
- Litchman, E., Ohman, M.D., Kjørboe, T., 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *J. Plankton Res.* 35, 473–484. <https://doi.org/10.1093/plankt/ftb019>.
- Lüdecke, D., 2018. ggeffects: tidy data frames of marginal effects from regression models. *J. Open Source Softw.* 3, 772. <https://doi.org/10.21105/joss.00772>.
- Lüdecke, D., Makowski, D., Waggoner P., Patil I., 2019. Performance: Assessment of Regression Models Performance. R package version 0.4.5.
- MacArthur, R., Levins, 1967. Limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>.
- Martinez Arbizu, P., 2019. pairwise Adonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 3.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.* 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>.
- Mazzocchi, M.G., 2008a. Mesozooplankton abundance and species composition in the Gulf of Naples and the Gulf of Salerno in June 1987. *Stazione Zoologica Anton Dohrn, Pangaea*. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.704222>.
- Mazzocchi, M. G., 2008. Mesozooplankton abundance and species composition in the Gulf of Naples and the Gulf of Salerno in June 1987. Part 2. *Stazione Zoologica Anton Dohrn, Pangaea*. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.703977>.
- Mazzocchi, M.G., 2008c. Mesozooplankton abundance and species composition in the Gulf of Naples and the Gulf of Salerno in November 1986. *Stazione Zoologica Anton Dohrn, Pangaea*. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.703974>.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- McGinty, N., Barton, A.D., Record, N.R., Finkel, Z.V., Irwin, A.J., 2018. Traits structure copepod niches in the North Atlantic and Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 601, 109–126. <https://doi.org/10.3354/meps12660>.
- Menezes, R.F., Borchsenius, F., Svenning, J.C., Davidson, T.A., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Landkildehus, F., Jeppesen, E., 2015. Homogenization of fish assemblages in different lake depth strata at local and regional scales. *Fresh. Biol.* 60, 745–757. <https://doi.org/10.1111/fwb.12526>.
- Micheli, F., Halpern, B.S., Walbridge, S., Ciriaco, S., Ferretti, F., Fraschetti, S., et al., 2013. Cumulative Human Impacts on Mediterranean and Black Sea Marine Ecosystems: Assessing Current Pressures and Opportunities. *PLoS ONE* 8, e79889. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079889>.
- Mitra, A., Castellani, C., Gentleman, W.C., Jónasdóttir, S.H., Flynn, K.J., Bode, A., Halsband, C., Kuhn, P., Licandro, P., Agersted, M.D., Calbet, A., Lindeque, P.K., Koppelman, R., Möller, E.F., Gislason, A., Nielsen, T.G., St. John, M., 2014. Bridging the gap between marine biogeochemical and fisheries sciences: configuring the zooplankton link. *Prog. Oceanogr.* 129 B, 176–199. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.025>.
- Mondy, C.P., Usseglio-Polatera, P., 2014. Using fuzzy-coded traits to elucidate the non-random role of anthropogenic stress in the functional homogenisation of invertebrate assemblages. *Fresh. Biol.* 59, 584–600. <https://doi.org/10.1111/fwb.12289>.
- Moullot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177.
- Nakagawa, S., Johnson, P.C.D., Schielzeth, H., 2017. The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed effects models revisited and expanded. *J. R. Soc. Interface* 14, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.
- Nelson, C.E., Danuta, M.B., Bradley, J.C., 2013. Consistency and sensitivity of stream periphyton community structural and functional responses to nutrient enrichment. *Ecol. Appl.* 23, 159–173. <https://doi.org/10.1890/12-0295.1>.
- Oksanen, J., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., and others, 2011. Vegan: community ecology package. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19, 18–24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>.
- Paffenhöfer, G.A., 1993. On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). *J. Plankton Res.* 15, 37–55. <https://doi.org/10.1093/plankt/15.1.37>.
- Pakeman, R.J., 2014. Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? *Methods Ecol. Evol.* 5, 9–15. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12136>.
- Pakeman, R.J., Queded, H.M., 2007. Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Appl. Veg. Sci.* 10, 91–96. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00507.x>.
- Pálffy, K., Vörös, L., 2019. Phytoplankton functional composition shows higher seasonal variability in a large shallow lake after a eutrophic past. *Ecosphere* 10, e02684. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2684>.
- Podani, J., 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48, 331–340. <https://doi.org/10.2307/1224438>.
- Pond, D.W., Ward, P., 2011. Importance of diatoms for *Oithona* in Antarctic waters. *J. Plankton Res.* 33, 105–118. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq089>.
- Ragosta, M., Mazzocchi, M.G., Macchiato, M., 1995. Differentiation of copepod assemblages in coastal waters of the Tyrrhenian Sea. *Oceanologica Acta* 18 (4), 479–491.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J., Desreumaux, N., 2005–2019. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Sorbonne University, CNRS.
- Rigby, R.A., Stasinopoulos, D.M., 2005. Generalized additive models for location, scale and shape. *Appl. Statist.* 54, 507–554. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9876.2005.00510.x>.
- Rogalski, M.A., Skelly, D.K., Leavitt, P.R., 2017. Daphniid zooplankton assemblage shifts in response to eutrophication and metal contamination during the Anthropocene. *P. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 284, 20170865. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0865>.
- Serrano, B., Aubert, A., Stemann, L., Rossi, N., Jamet, J.L., 2016. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series. *Cont. Shelf Res.* 121, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2016.01.016>.
- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>.
- Siokou-Frangou, I., Papathanassiou, E., 1991. Differentiation of zooplankton populations in a polluted area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 41–51. <https://doi.org/10.3354/MEPS076041>.
- Sriworn, R., Pholpunth, P., Lirdwitayaprasit, T., Kishino, M., Furuya, K., 2008. Population dynamics of green *Noctiluca scintillans* (DINOPHYCEAE) associated with the monsoon cycle in the upper gulf of Thailand. *J. Phycol.* 44, 605–615. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00516.x>.
- Taguchi, Y.H., Oono, Y., 2005. Relational patterns of gene-expression via non-metric multidimensional scaling analysis. *Bioinform.* <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bti067>.
- Uriarte, I., Villate, F., 2005. Differences in the abundance and distribution of copepods in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay) in relation to pollution. *J. Plankton Res.* 27, 863–874. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi059>.
- Uye, S.I., Sano, K., 1998. Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163, 37–44. <https://doi.org/10.3354/meps163037>.
- Uye, S.I., 1994. Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia* 292 (293), 513–519. <https://doi.org/10.1007/BF00229979>.
- van Someren Greve, H., Almeda, H.R., Kjørboe, T., 2017. Motile behavior and predation risk in planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.* 62, 1810–1824. <https://doi.org/10.1002/lno.10535>.
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S., 2014. Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecol. Biogeogr.* 23, 1450–1460. <https://doi.org/10.1111/geb.12226>.
- Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernández, D., Moullot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. Functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20, 1512–1522. <https://doi.org/10.1890/09-1310.1>.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P., Keddy, P.A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81, 309–322. <https://doi.org/10.2307/3547051>.
- Wengrat, S., Padial, A.A., Jeppesen, E., Davidson, T.A., Fontana, L., Costa-Boddeker, S., Bicudo, D.C., 2018. Paleolimnological records reveal biotic homogenization driven by eutrophication in tropical reservoirs. *J. Paleolimnol.* 60, 299–309. <https://doi.org/10.1007/s10933-017-9997-4>.
- Zhang, Y., Cheng, L., Li, K., Zhang, L., Cai, Y., Wang, X., Heino, J., 2019. Nutrient enrichment homogenizes taxonomic and functional diversity of benthic macro-invertebrate assemblages in shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.* 64, 1047–1058. <https://doi.org/10.1002/lno.11096>.
- Zhang, Y., Loreau, M., Lü, X., He, N., Zhang, G., Han, X., 2016. Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in temperate grassland. *Glob. Change Biol.* 22 (4), 1445–1455. <https://doi.org/10.1111/gcb.13140>.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* Springer.

Résumé

Ce travail constitue la première étude de la biodiversité et de la dynamique saisonnière des communautés zooplanctoniques en relation avec les paramètres environnementaux dans la Baie de Jijel pendant la période mars 2016-février 2017. Le plan d'échantillonnage zooplanctonique, comprenait des traits mensuels à trois stations différenciés en fonction de l'influence des apports anthropiques : S1 « Djendjen », S2 « Kotama » et S3 « Cap Cavallo ». Les paramètres environnementaux à savoir la température, pH, salinité, conductivité électrique, oxygène dissous et la chlorophylle-a, sont mesurés de manière synchrone avec l'échantillonnage du zooplancton. Le suivi annuel a permis le recensement de 119 espèces, dont 78 copépodes. Les valeurs maximales de l'abondance totale et de la diversité du zooplancton ont été enregistrées pendant les mois de printemps et d'automne, elles sont nettement plus importantes à S3. Les copépodes ont dominé la majeure partie de l'année, *Acartia clausi*, *Acartia discaudata*, *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Clausocalanus furcatus*, *Euterpina acutifrons*, *Labidocera madurae*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Temora stylife*, tandis que les cladocères étaient abondants en été. L'analyse statistique a montré que la distribution du zooplancton est liée aux paramètres environnementaux: oxygène dissous, salinité et transparence de l'eau. L'étude de l'impact de l'eutrophication sur les espèces de copépodes a été effectuée grâce à une analyse de données régionales des eaux côtières de la mer Méditerranée, à laquelle s'ajoutent les résultats obtenus à partir de notre étude originale réalisée dans la baie de Jijel. Cette étude explore les changements dans l'organisation biologique des assemblages de copépodes en fonction des concentrations en chlorophylle-a. Les résultats montrent que les copépodes omnivores utilisant une stratégie d'alimentation passive et / ou en embuscade sont favorisés à mesure que la chlorophylle-a augmente, et que la communauté des copépodes se déplace vers l'homogénéisation trophique en favorisant les consommateurs généralistes par rapport aux spécialistes. Il s'agit du premier rapport d'homogénéisation fonctionnelle des copépodes comme impact de l'eutrophication. Cette étude a démontré également l'utilisation potentielle d'approches basées sur les « traits » pour explorer l'effet des perturbations anthropiques sur la communauté des copépodes dans les écosystèmes marins.

Mots clés: Mer méditerranée, baie de Jijel, biodiversité, zooplancton, copépodes, paramètres environnementaux, traits fonctionnels, eutrophication.

Abstract

This work is the first study of the biodiversity and seasonal dynamics of zooplankton communities in relation to environmental parameters in the Bay of Jijel during the period March 2016-February 2017. Zooplankton sampling carried out monthly in three stations, differentiated according to the influence of anthropogenic inputs: S1 "Djendjen", S2 "Kotama" and S3 "Cap Cavallo". The physicochemical parameters namely temperature, pH, salinity, electrical conductivity, dissolved oxygen and chlorophyll-a, are measured synchronously with the zooplankton sampling. The annual monitoring allowed the census of 119 species, including 78 copepods. Maximum values for total zooplankton abundance and diversity were found during the spring and autumn months, they are significantly higher at S3. Copepods dominated most of the year, *Acartia clausi*, *Acartia discaudata*, *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Clausocalanus furcatus*, *Euterpina acutifrons*, *Labidocera madurae*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Temora stylife*, while cladocerans were abundant in summer. Correspondence analysis has shown that the seasonal evolution of zooplankton is linked to environmental parameters: temperature, dissolved oxygen, salinity and water transparency. The study of the impact of eutrophication on copepod species was carried out through an analysis of regional datasets of the coastal waters of the Mediterranean Sea, to which are added the results obtained from our original study carried out in the bay of Jijel. This study explores changes in the biological organization of copepod assemblages along a chlorophyll-a gradient. The results show that omnivorous copepods using a passive and / or ambush feeding strategy are favored as chlorophyll-a increases, and the copepod community shifts towards trophic homogenization favoring generalist consumers over to specialists. This is the first report of functional homogenization of copepods following eutrophication. This study also demonstrated the potential use of trait-based approaches to explore the effect of human disturbance on copepod assemblages in marine ecosystems.

Key words: Jijel Bay, Mediterranean Sea, biodiversity, zooplankton, copepod, physicochemical parameters, functional traits, eutrophication.

ملخص

يأتي هذا العمل الدراسة الأولى للتوزيع البيولوجي والميزات البيوكيميائية البيئية لبيئات البحر الأبيض المتوسط في جيجل خلال الفترة من 2016-2017. تضمنت العينات الشهرية من عينات من مياه البحر في ثلاث محطات مختلفة: S1 « Djendjen »، S2 « Kotama » و S3 « Cap Cavallo ». تم قياس المعلمات البيئية مثل درجة الحرارة، pH، الملوحة، التوصيل الكهربائي، الأكسجين المذاب و الكلوروفيل-أ، بشكل متزامن مع أخذ العينات البيئية. المراقبة السنوية سمحت بتسجيل 119 نوعا، بما في ذلك 78 من الكروبيدات. القيم القصوى لعدد الكروبيدات الكلية والتنوع البيولوجي تم تسجيلها خلال فصلي الربيع والخريف، وهي أعلى بكثير في المحطة S3. الكروبيدات هي المهيمنة على الغالبية العظمى من السنة، *Acartia clausi*، *Acartia discaudata*، *Calanus helgolandicus*، *Centropages typicus*، *Clausocalanus arcuicornis*، *Clausocalanus furcatus*، *Euterpina acutifrons*، *Labidocera madurae*، *Oithona nana*، *Paracalanus parvus*، *Temora stylife*، في حين أن الكلاذوسيرات كانت وفيرة في الصيف. تحليل التوافق أظهر أن التطور الموسمي للبيئات البيئية مرتبط بالمعلمات البيئية: درجة الحرارة، الأكسجين المذاب، الملوحة و الشفافية المائية. دراسة تأثير التثاقب على تنوع الكروبيدات تم إجراؤها من خلال تحليل مجموعات البيانات الإقليمية للمياه الساحلية للبحر الأبيض المتوسط، إلى جانب النتائج من دراستنا الأصلية التي أجريتها في خليج جيجل. هذا البحث يستكشف التغييرات في التنظيم البيولوجي لمجموعات الكروبيدات على طول تدرج الكلوروفيل-أ. النتائج تظهر أن الكروبيدات الأكلية المتعددة التي تستخدم استراتيجية تغذية سلبية و / أو في انتظار هي مفضلة مع زيادة الكلوروفيل-أ، و المجتمع الكروبيدي يتحول نحو التجانس الغذائي لصالح المستهلكين العاميين على حساب المتخصصين. هذا هو التقرير الأول عن التجانس الوظيفي للكروبيدات بعد التثاقب. هذا البحث أظهر أيضا إمكانية استخدام مقاربات قائمة على السمات لاستكشاف تأثير الاضطرابات البشرية على مجتمعات الكروبيدات في النظم البيئية البحرية.

الكلمات المفتاحية: البحر الأبيض المتوسط، خليج جيجل، التنوع البيولوجي، البيئات البيئية، الكروبيدات، المعلمات البيئية، السمات الوظيفية، التثاقب.