

ETUDE, EN MILIEU NATUREL, DU COMPORTEMENT MIGRATOIRE NYCTHEMERAL DU COPEPODE *ACARTIA TONSA*, DANA 1849

Gilbert PATRITI

Centre d'Océanologie de Marseille Faculté des Sciences de Luminy 13288 Marseille Cedex 9, France

ABSTRACT: Zooplanktonic community of the brackish pond "Etang de Berre" near Marseilles is made of 97% of *Acartia tonsa* population. This copepoda was recently signalized for the first time in the Mediterranean. The study of migratory behaviour of this species was carried out during a continuous daily cycle. The migratory exchanges between the different levels are not limited to the sunset migration brings individuals from which intermediate levels to the surface. During the daily cycle appears an evolutionary behaviour. This behaviour would result of a change of the *A. tonsa* phototaxis in account with values of the illumination (variation and threshold). Some values of illumination would regularly spread the organisms in the environment. The most important upward migration occurs at sunset for the threshold value of $0,5\mu\text{w. cm}^{-2}$.

RESUME: La communauté zooplanctonique de l'étang de Berre, milieu dessalé proche de Marseille, est composé à 97% par une population d'*Acartia tonsa*, copépode récemment signalé en Méditerranée. L'étude du comportement migratoire de cette espèce a été envisagée au cours d'un cycle nycthémeral de 24 heures. Les échanges migratoires entre niveaux ne sont pas limités à la seule migration crépusculaire qui conduit les individus des couches intermédiaires vers la surface. Il semble exister au cours du nycthémeral tout un comportement évolutif qui résulterait de la modification de la phototaxie d'*A. tonsa* en relation avec les valeurs de l'irradiance (son sens et certaines valeurs seuil). Certaines valeurs de l'irradiance provoqueraient notamment une diffusion des organismes dans le milieu. Le plus important mouvement migratoire ascendant se produit au crépuscule au seuil d'irradiance de $0,5\mu\text{w. cm}^{-2}$.

Introduction

L'espèce étudiée *Acartia tonsa* Dana 1845 est une espèce côtière de l'Atlantique Ouest et de l'Indo Pacifique (Steuer, 1915 ; Conover, 1956). Il a récemment colonisé les côtes européennes (Remy, 1927) puis de nombreux auteurs l'ont signalé en Europe du Nord dans des milieux dessalés : eaux côtières allemandes, Golfe de Finlande, région de Southampton, Ostende. Elle a depuis peu été retrouvée dans l'Etang de Berre (Gaudy et Viñas, 1985).

Les migrations verticales du zooplancton constituent un

phénomène quasi général, dont la variabilité et la complexité sont connues de tous. L'exploitation de nouvelles données suggère constamment de nouvelles interprétations quant au déterminisme de ces migrations. Ces interprétations rendent compte de la pluralité et de la diversité des comportements natatoires ainsi que de la complexité des réactions aux divers stimuli provoquant ces migrations.

Compte tenu du comportement migratoire d'*A. tonsa* décrit par certains auteurs (Esterly, 1928 ; Shallek, 1942), cette espèce est susceptible d'effectuer des migrations verticales. Cependant de nombreuses observations dans le milieu de l'Etang de Berre pouvaient nous laisser croire

que *A. tonsa* ne présentait pas un comportement migratoire strict et nettement perçu. Plusieurs expériences en laboratoire dans des actotaxigraphes à balayage nous laissaient aussi dans l'incertitude.

Le contexte écologique extrême du milieu de l'étang de Berre avec sa production primaire intense et sa turbidité importante (Kim, 1981, 1983) pouvait aussi nous conduire à penser que le comportement d'*A. tonsa* en subissait les conséquences, l'espèce réagissant différemment selon les modifications de la transparence et des autres paramètres du milieu. Ceci nous a conduit, dans un premier temps, à entreprendre l'étude du comportement d'*A. tonsa* sur un cycle de 24 heures.

Techniques et Méthodes d'étude

Les prélèvements zooplanctoniques ont été effectués

les 10 et 11 juin 1986 dans le Sud de l'Etang de Berre à 1 mile, environ, au Nord du port de la Mède sur des fonds de 9 m. La position moyenne de la station est : 5° 06' 90" Longitude Est, 43° 25' 05" Latitude Nord (Fig. 1). La mission s'est déroulée sur 24 h à bord du N.O. Korotneff* et les prélèvements étaient effectués toutes les heures. Le pas d'échantillonnage était ramené à 1/2 heure quand l'irradiance était proche de $0,5 \mu W \cdot cm^{-2}$, c'est à dire au crépuscule et à l'aube. Les heures sont exprimées en temps vrai local : TVL (temps solaire, en heure d'été française moins 100 mn).

La capture du plancton a été effectuée à l'aide de filets standards méditerranéens WP2 à deux profondeurs : surface et - 5 m. Nous avons estimé les prélèvements à ces deux profondeurs suffisamment représentatifs des masses d'eau concernées par notre étude ; des prélèvements plus

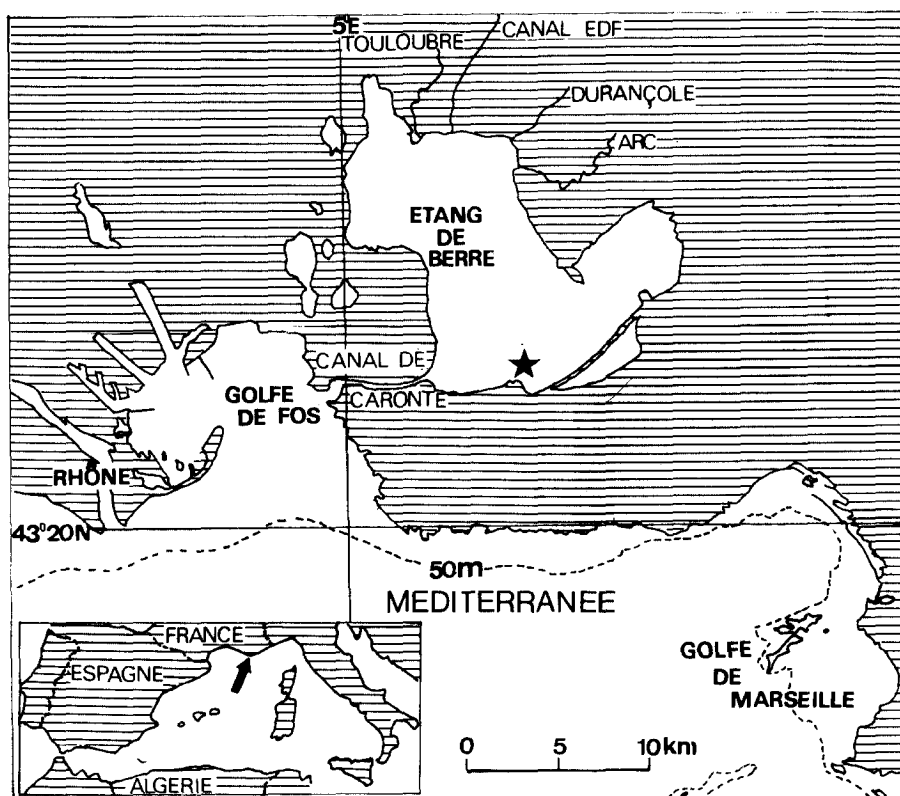


Fig. 1 . Etang de Berre, situation, zone de prélèvement.

* Nous tenons à remercier, à ce propos, le personnel et les marins du N.O. Korotneff pour l'amitié et l'aide efficace qu'ils nous ont apporté.

proches du fond nous ont paru inutiles compte tenu de la pénétration au niveau des 7 - 8m d'une couche d'eau de mer dans laquelle les populations sont différentes de celles des couches sus-jacentes. Le volume d'eau filtré était calculé à l'aide d'un débitmètre fixé à l'embouchure des filets. De plus, les prélèvements étaient effectués entre deux bouées fixes, et les filets étaient trainés durant 10 mn (soit sur une distance moyenne de 700 m) excluant ainsi toute erreur due à la disparité de distribution horizontale. Les échantillons, formolés, ont été dénombrés par sous-échantillonnage (rapports de 1/127 à 1/21) selon la méthode des surfaces de Bourdillon (1968). Températures et salinités ont été mesurées toutes les deux heures. Les variations d'énergie lumineuse ont été enregistrées au niveau de la surface à l'aide d'un photoradiomètre UDT.

Les facteurs physique du milieu

Température (Fig. 2)

Les températures sont comprises entre 17,64°C avec un coefficient de variation (CV) de 2,51% en surface et

17,64°C avec un CV de 2,91% à -5 m.

Pour la surface, après une montée en température le matin de 7h 30 à 11 h 30 TVL, on remarque une phase en plateau puis une légère chute de la température à partir de 22 h jusqu'au lendemain matin. Au niveau de -5 m la température est un peu plus stable en début de journée puis, après une baisse rapide vers les 20h, présente une remontée à partir de 23 h jusqu'au matin, ce qui pourrait traduire une homogénéisation des couches d'eau exploitées. Les variations de température constatées (de 17,5 à 19,55°C pour la surface et de 17,05 à 18,4 pour le niveau -5 m) ne semblent pas, compte tenu des variations halines, être imputables à des mouvements de masses d'eau, mais à des variations aléatoires durant la journée et à une augmentation de la turbulence provoquant à partir de 22 h une homogénéisation de l'eau.

Salinité (Fig. 3)

Les salinités moyennes sont comprises entre 6,17‰ en surface avec un CV de 2,19% et 6,50‰ à -5 m avec un CV de 3,03%.

Elles évoluent aux deux niveaux en parallèle avec une

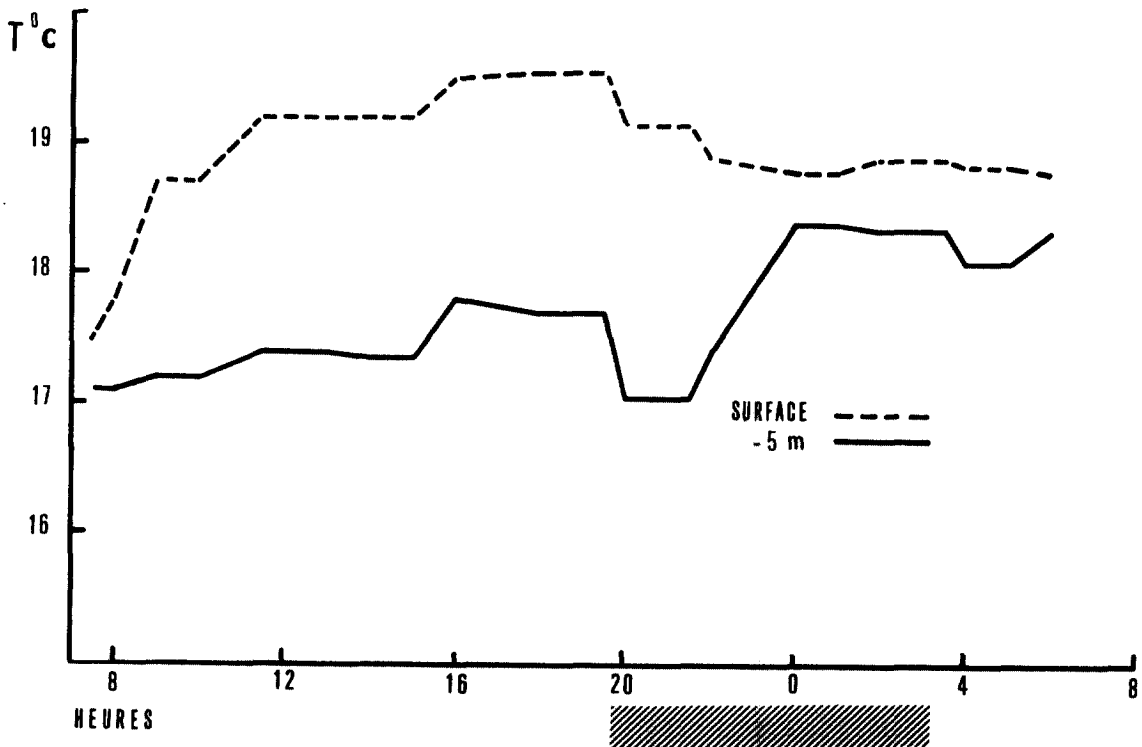


Fig. 2 . Evolution de la température aux deux profondeurs au cours des 24 h.

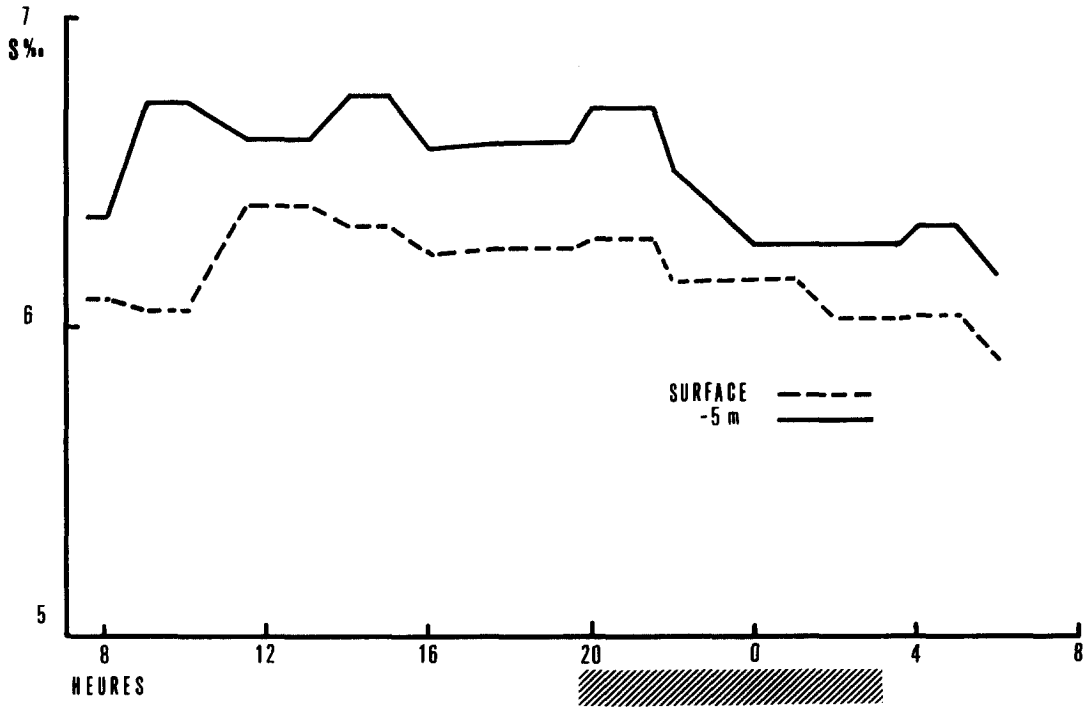


Fig. 3 . Evolution de la salinité aux deux profondeurs au cours des 24 h.

phase à peu près constante de 10 à 22 h et une légère décroissance après 22 h.

Ces salinités correspondent à un milieu extrêmement dessalé où l'influence marine, du moins aux niveaux considérés ne semble pas très importante. Les variations de salinité constatées (de 5.89 et 6.39 en surface et de 6.16 à 6.74 à - 5 m) semblent aléatoires et sont du même ordre que celles constatées pour la température (CV de l'ordre de 2 à 3%).

En ce qui concerne ces facteurs, on peut parler d'un milieu assez calme, perturbé mais relativement stable à l'échelle de nos prélèvements et équivalent, ou tout au moins comparable, à un milieu portuaire (CV du même ordre de grandeur) (Patriti, 1976).

Lumière (irradiance)

L'irradiance mesurée durant 24 heures a varié entre $10^1 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ (appareil saturé en mesure par μW - en lux, la valeur maximale était proche des 100,000 lux) et $0.5 \cdot 10^{-2} \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$, ce qui correspond à peu près à une journée ensoleillée et une nuit sans lune. Les 1 lux de référence ($= 0.5 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$) ont été mesurés à 19 h 56

pour le crépuscule et 3 h 15 pour l'aube en temps vrai local (TVL). Sur les courbes de distributions nyctémérales, la nuit, limitée par les seuils d'irradiance de $0.5 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$, est figurée en zone ombrée. La courbe d'irradiance est donnée sur la figure 8.

Resultats

Les populations des couches explorées sont représentées durant la période d'étude à 97% par le copépode *Acartia tonsa* ; les 3% restant étant constitués par des larves nauplii ou métanauplii du cirripède *Balanus amphitrite*. D'autre part, on retrouve aussi, surtout en surface, mais avec une importance relative très faible, un copépode d'eau douce : *Calanipeda acquadulcis* à raison d'une centaine d'individus au m^3 . A cela, nous devons ajouter quelques larves véligères de pelecypodes non identifiés.

Espèce extrêmement tolérante, du moins en ce qui concerne les basses salinités, *Acartia tonsa* a envahi l'Étang de Berre depuis peu de temps et contribue fortement à une très faible diversité du milieu (proche de 0,1 dans nos

prélèvements).

Les études régulières faites par R. Gaudy, 1986 donnent aussi des pourcentages importants en ce qui concerne l'effectif d'*A. tonsa* (entre 60 et 95% suivant la saison). A cette espèce s'ajoute parfois un groupe d'espèces à affinité néritique marine surtout localisées au niveau le plus profond de l'étang représentant entre 0,7 et 11,3% des effectifs et dont l'origine est due à l'entrée d'un "coin" d'eaux salées marines en provenance du canal de Caronte qui relie l'étang au Golfe de Fos.

Le comportement migratoire d'*Acartia tonsa* a depuis longtemps été décrit, d'abord par Esterly, 1917a, 1917b, 1919, 1928 dans le milieu, puis par Shallek, 1942, 1943 en laboratoire.

Comme beaucoup de zooplanctones *A. tonsa* effectue des migrations verticales au cours du nyctémère. Par contre, en conditions constantes (DD, absence de lumière), hormis Esterly, 1917b, il n'a pas été mis en évidence de comportement traduisant un rythme endogène (Shallek 1942 ; Conover, 1956).

Alors que les auteurs précités mentionnaient une migration unique du fond vers la surface en période crépusculaire, nos constatations permettent de mettre en évidence, au cours du nyctémère, outre une migration principale, d'autres variations moins importantes qui peuvent être assimilées à des échanges migratoires entre niveaux.

En considérant l'ensemble de la population d'*Acartia*

tonsa, on remarque que les effectifs sont particulièrement abondants (tableau 1). Conover, 1956 note des valeurs analogues pour les populations du Long Island Sound. On constate que la couche intermédiaire est beaucoup plus riche que la surface et les effectifs y sont par ailleurs beaucoup plus stables.

L'évolution des populations d'*A. tonsa* au cours du nyctémère, abordée aux deux niveaux étudiés, montre plusieurs variations dans l'abondance des effectifs. Ces variations sont la conséquence, entre les deux niveaux étudiés, de mouvements migratoires. La répartition de l'ensemble de la population, durant les 24 heures, dans la couche de surface présente un profil caractéristique avec 3 maximums. La première augmentation d'effectif se situe durant l'optimum d'intensité lumineuse ($10^4 \mu W.cm^{-2}$) à 12 h TVL : elle concerne essentiellement les femelles et les copépodites (Fig. 5). La deuxième (la plus importante) se situe à la tombée de la nuit (20 h) pour une intensité d'irradiance de $0,5 \mu W.cm^{-2}$: elle correspond à une augmentation de tous les groupes de la population. La troisième augmentation sensible d'effectif se situe dans le courant de la nuit pour une irradiance de $5.10^{-2} \mu W.cm^{-2}$ à 2 H. TVL et intéresse surtout les femelles et les copépodites. *Acartia tonsa* présente donc un comportement natatoire avec une double migration en cours de période nocturne. La deuxième migration (migration retard, Macquart-Moulin *et al.*, 1987) n'a pas été mentionnée par Esterly, 1923 à La Jolla et ne doit pas être

Tableau 1 . Répartition de l'effectif (moyennes et maximums) des femelles, mâles et juvéniles d'*Acartia tonsa* en surface et à - 5 m

CV-Coefficient de variation.

	Surface		Niveau - 5 M	
	Moyennes	Maximums	Moyennes	Maximums
♀	4,500 (30.5%) CV = 114%	23,048	14,500 (22.5%) CV = 60%	42,007
♂	3,115 (21%) CV = 327%	51,584	24,600 (37%) CV = 52%	58,125
Juvéniles	7,000 (48.5%) CV = 152%	54,000	26,000 (40.3%) CV = 42%	46,000
Ensemble de la population	15,000 CV = 173%	129,000	66,000 CV = 46%	120,000

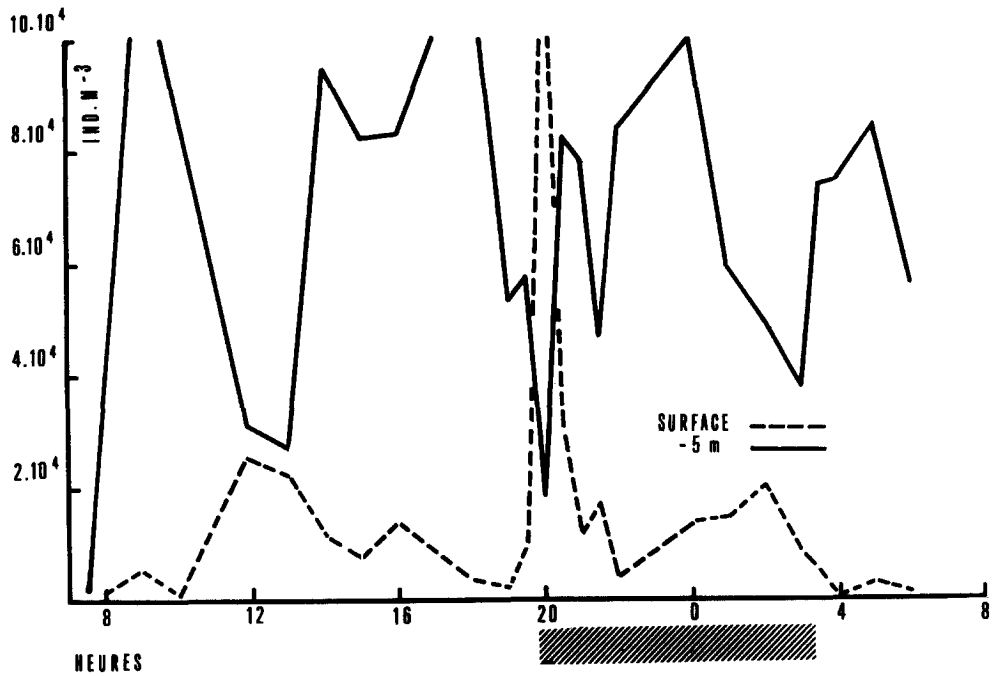


Fig. 4 . Distribution au cours dy nycthémère des populations d'*Acartia tonsa* aux deux niveaux prospectés

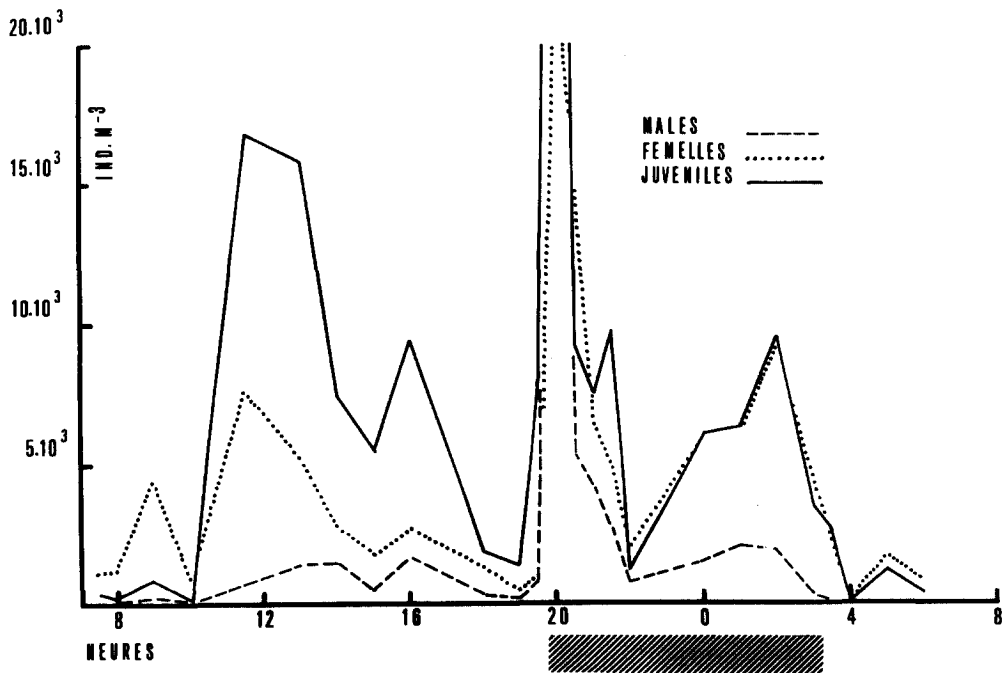


Fig. 5 . Distribution au cours du nycthémère des mâles, des femelles et des jeunes au niveau superficiel.

confondue avec une "dawn rise" dont le déclenchement est induit par une variation, ou l'atteinte d'un seuil, du flux lumineux.

Pour la couche intermédiaire, la répartition des effectifs est exactement complémentaire de celle de surface (Fig. 6).

Discussion

Bien que de nombreuses hypothèses peuvent être avancées pour expliquer les migrations circadiennes ou nyctémérales (notamment les variations dans les compositions chimiques ou trophiques) ces mouvements de populations peuvent aussi être reliés aux variations d'intensité lumineuse ainsi qu'à différentes valeurs seuils de cette irradiance.

La figure 8 donne un aspect synthétique récapitulatif des mouvements des populations d'*A. tonsa* durant un nyctémère. La courbe des rapports d'abondance, couche de surface sur couche intermédiaire plus couche de surface x 100, visualise nettement les mouvements relatifs. Quand le rapport est en dessous de 50%, les animaux sont en majorité localisés dans la couche la plus profonde

; proche de 50%, il indique une certaine homogénéité; supérieur à 50%, une migration vers les couches superficielles. On perçoit nettement le rapport des mouvements migratoires avec la courbe d'irradiance; il est d'autre part intéressant de noter globalement la forte disproportion d'effectif qui existe en faveur de la couche intermédiaire profonde. L'optimum d'irradiance coïncide avec une migration d'individus vers la couche superficielle. Ici, la différence d'effectif entre surface et niveau intermédiaire ne paraît pas très importante mais l'augmentation de l'activité nataoire des individus tend ainsi à homogénéiser la répartition des individus dans les deux couches d'eau. Cette augmentation de l'activité nataoire paraît liée à la variation croissante d'irradiance, la décroissance de celle-ci provoquant ensuite la chute des effectifs de la couche superficielle. Cependant l'irradiance continuant de décroître détermine au niveau de $0,5 \mu W \cdot cm^{-2}$ une inversion de la phototaxie d'*A. tonsa* qui devient positive et induit la migration crépusculaire vers la surface.

Johnson (1938) et Johnson et Raymont (1939) avaient déjà mis en évidence cette notion d'influence de la variation du flux lumineux. Pour ces auteurs, c'est le sens décroissant de la variation lumineuse qui provoque une

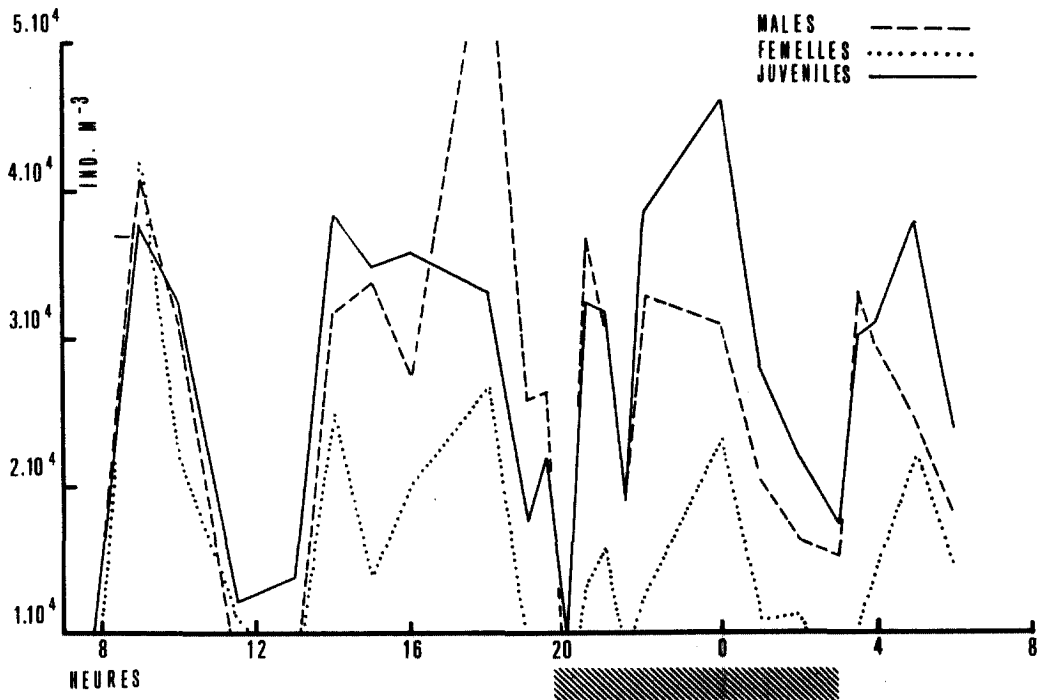


Fig. 6. Distribution au cours du nyctémère des mâles, des femelles et des jeunes au niveau intermédiaire (-5 m)

phototaxie positive chez *Acartia clausi* et *Centropages typicus* ; la variation lumineuse croissante ne provoquant une descente que chez *A. clausi* (Johnson, 1938). De même pour Ringelberg (1964), qui établit chez *Daphnia magna* qu'une décroissance instantanée de l'intensité provoque une activité natatoire photopositive proportionnelle à l'intensité du stimulus, et d'autre part, qu'une décroissance continue occasionne en fonction du taux de décroissance de l'intensité lumineuse, soit une série de réactions photopositives, soit une réaction photopositive continue. D'autre part de nombreux auteurs (Cushing, 1951) ont mis en évidence, pour certaines espèces, une migration vers les couches superficielles non seulement en soirée mais aussi à l'aube montrant à l'évidence pour ces espèces que c'est l'atteinte d'un seuil lumineux ou la variation d'irradiance plutôt que le sens de celle-ci qui peut déterminer, dans ces cas là, la migration. On peut donc se poser la question, compte tenu de nos relevés, de savoir si le niveau (important ou faible) du flux lumineux n'intervient pas conjointement avec la variation d'irradiance elle-même : en effet, aux forts éclairagements, la variation décroissante d'irradiance provoquerait une phototaxie négative alors qu'à des éclairagements plus faibles, celle-ci deviendrait positive et induirait notamment la migration crépusculaire vers la surface.

Durant la nuit et après la migration crépusculaire, nous avons vu que la couche de surface s'appauvrisait par la descente des populations d'*A. tonsa* vers les couches plus profondes ("midnight sinking", Cushing, 1951). Durant le reste de la nuit (entre 0 et 3 h), on assiste de nouveau à une remontée des individus du fond vers la surface qui peut être interprétée soit comme une augmentation de l'activité natatoire, soit comme une migration vers les couches superficielles (Fig. 5). A ce stade, il apparaît évident que cette dernière migration ne peut être déterminée par une variation lumineuse quelconque puisque l'irradiance est alors constante à 10^{-3} , 10^{-4} $\mu\text{w} \cdot \text{cm}^{-2}$. Un déterminisme endogène peut alors être invoqué pour expliquer cette remontée qui ne concerne presque exclusivement que les femelles et les formes juvéniles. Par ailleurs, cette migration est à rapprocher des migrations retardées signalées chez certains animaux planctoniques et benthoplanctoniques (Cushing, 1951 ; Macquart-Moulin, 1975a, 1984), migration retard sans relation avec la variation lumineuse du coucher de soleil car se produisant assez tard dans la nuit, ni avec l'aube car se produisant bien avant celle-ci. En dehors d'une explication par déterminisme endogène ou

par l'existence d'un rythme de sensibilité phototaxique à deux pics analogues aux cycles d'activités signalés par Aschoff, 1966 chez certains oiseaux, cette seconde migration peut être déclenchée par une deuxième réaction photopositive à faible niveau lumineux par abaissement du seuil de réaction des animaux après une adaptation prolongée à l'éclairage nocturne (Macquart-Moulin et al., 1987).

Le comportement comparé des sexes et des classes d'âge semble présenter quelques différences fondamentales. Les mâles ne migrent massivement que lors de la migration crépusculaire alors que les femelles et les formes juvéniles participent aux trois migrations circadiennes que nous avons relevées (Fig. 5). Ce fait semble indiquer une sensibilité phototaxique différente des mâles par rapport aux femelles et aux juvéniles. Les mâles étant plus abondants à -5 m, ceci pourrait expliquer en partie que les échantillons de population pris en profondeur ou en surface ne réagissent pas de façon identique aux stimuli lumineux (Esterly, 1917a). Cette différence pourrait être accentuée par la turbidité du milieu qui, ici, avec un coefficient d'extinction moyen de $k = 1,5$ présente à -5 m, une luminosité d'une cinquantaine de lux, quand celle-ci est des 100,000 lux en surface, c'est à dire l'équivalent de presque 100 m en eau néritique. Le sex-ratio montre nettement que les mâles occupent préférentiellement la couche inférieure et ce n'est qu'à la faveur de la migration crépusculaire qu'ils deviennent dominants en surface, leur pourcentage passant alors de 8 à 40% (Fig. 7) : les rapports mâles-femelles sont nettement plus équilibrés au niveau intermédiaire, notamment durant la matinée. Au niveau superficiel, les effectifs des femelles sont dominants.

Il est clair que le rapport des sexes tend à être équilibré aux deux niveaux par la migration verticale crépusculaire ; à l'évidence cette migration accroît les probabilités des rencontres sexuelles et par là favorise certainement le maintien ou le développement de l'espèce. Certains auteurs ont développé cette hypothèse sur le gain dont bénéficient les espèces participant à ces migrations verticales qui favorisent la dissémination des individus et les rencontres entre partenaires sexuels. Pour Mills, 1967, les migrations verticales favoriseraient les rencontres sexuelles chez les amphipodes du genre *Ampelisca*. D'autre part pour Kannevorff, 1965, les migrations de mâles d'*A. macrocephala* dans le milieu pélagique ne se feraient que lors des périodes de reproduction. Dans les zones où la reproduction est discontinue, les migrations nocturnes des

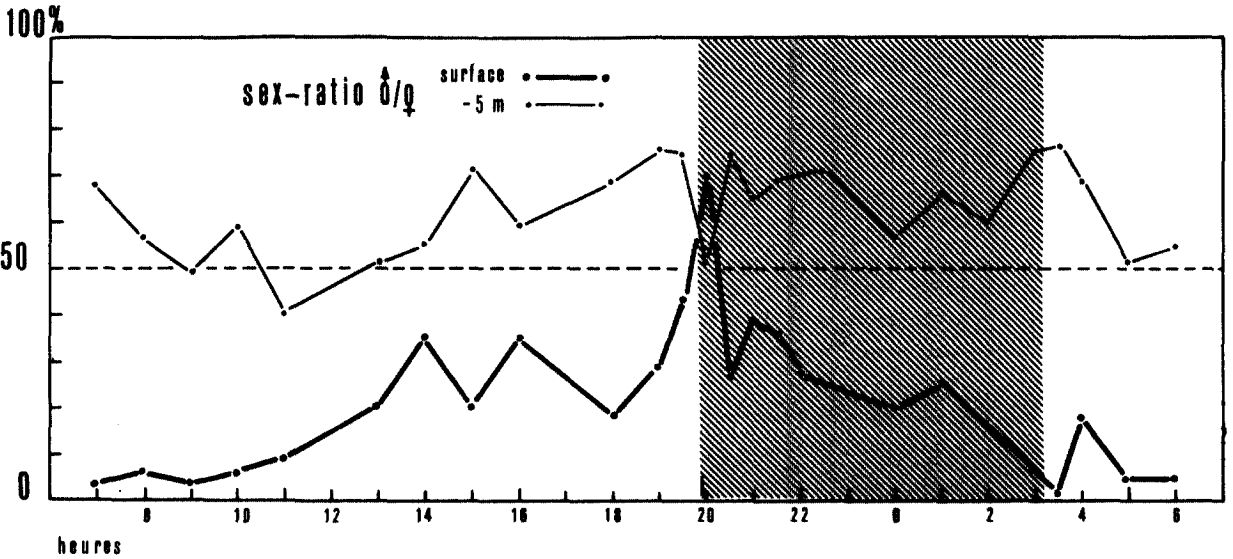


Fig. 7 . Distribution du sex-ratio au cours du nyctémère aux deux niveaux prospectés.

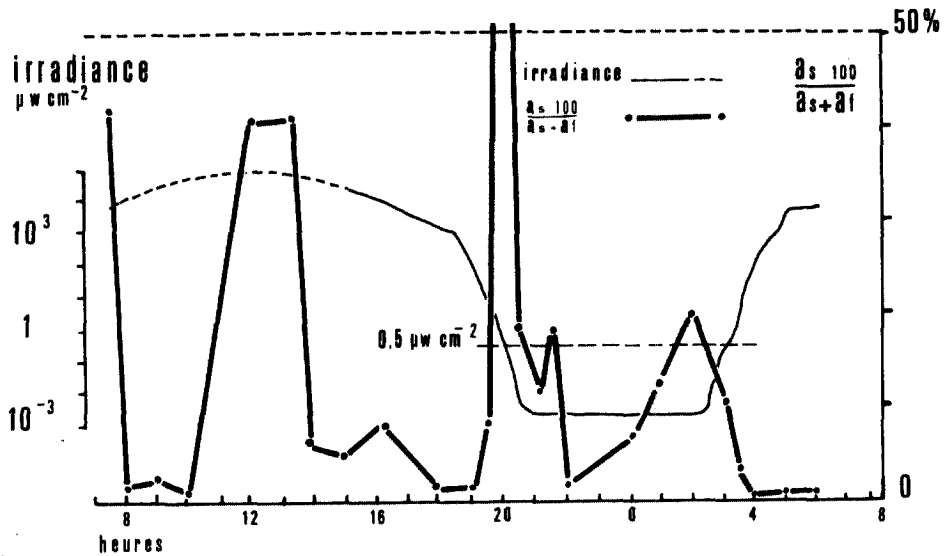


Fig. 8 . Evolution des rapports d'abondance $\frac{As\ 100}{As + Af}$ en rapport avec la courbe d'irradiance.

Pécarides benthiques sont souvent limitées aux périodes de reproduction ou bien augmentent beaucoup durant ces périodes (Fage, 1933, 1945).

D'autres explications concernant la valeur adaptative des migrations verticales ont été fournies par différents auteurs. Souvent ces diverses hypothèses sont contradictoires ou

simplement complémentaires. Certaines peuvent être envisagées avec une portée appropriée au comportement d'*A. tonsa*, notamment les théories concernant les gains démographiques en eaux thermiquement stratifiées (Mac Laren, 1974 ; Enright et Honneger, 1977), ainsi que celles d'Enright, 1977, concernant les avantages trophiques et

énergétiques que procure un broutage nocturne en surface par rapport à un broutage continu en eaux plus froides. Etant donné la faible épaisseur de la couche euphotique liée à la turbidité de l'eau particulièrement importante dans l'étang de Berre, la couche de surface constitue par sa production primaire intense une réserve trophique bien différenciée et beaucoup plus riche que la couche de - 5 m (Kim, 1983). Le gain pour *A. tonsa* d'une migration dans cette couche, lié au fait qu'elle est en général toujours plus chaude que la couche sous-jacente (Fig. 2) apparaît comme manifestement indéniable.

Compte-tenu du grand nombre d'adultes et surtout de larves de poissons planctonophages présents dans le milieu, les théories mettant en évidence l'évitement des prédateurs à vue (Enright et Hnneger, 1977 ; Stich et Lampert, 1981 ; Iwasa, 1982), valables surtout quand la migration se produit en période nocturne, peuvent aussi être évoquées à propos d'*A. tonsa*. Il convient toutefois de remarquer que dans un tel milieu extrême particulièrement favorable à une espèce tolérante aux effectifs très abondants, la prédation ne doit entamer que très peu le potentiel de cette espèce.

L'élaboration de ce travail de terrain a mis en évidence de nombreux problèmes qui se posent encore et ne pourront être résolus que par d'autres recherches *in situ* et en laboratoire. Il nous reste notamment à préciser le comportement d'*A. tonsa* en conditions constantes (DD ou LL), de façon à envisager si une partie du déterminisme de ses migrations n'est pas sous l'influence de facteurs endogènes, influence déjà supposée par Esterly (1917b). Le déterminisme du aux facteurs exogènes, notamment la lumière, est à envisager de façon rationnelle en milieu expérimental. Ainsi, les gradients d'irradiance que nous supposons avoir une influence sur la distribution d'*A. tonsa* et certaines valeurs seuils, de même que les différences de comportement entre mâles et femelles, déjà observées dans le milieu et les variations dans les réactions phototactiques d'individus issus de profondeurs différentes (Esterly, 1917a) sont aussi à appréhender.

Références

- Aschoff J., 1966. Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology*, 47 : 657-662.
- Bourdillon A., 1963, Essais composés de divers filets à plancton. *Rapp. Proc. verb. Comm. int. Explor. Mer Médit.* 17 : 455-461.
- Conover R.J., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IV. Biology of *Acartia clausi* and *Acartia tonsa*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 15 : 156-233.
- Cushing D.H., 1951. The vertical migration of planktonic crustacea. *Biol. Rev.* 26 : 158-192.
- Enright J.T., 1977. Diurnal vertical migration : Adaptive significance and timing. Part 1. Selective advantage. A metabolic model. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 856-872.
- Enright J.T. and H.W. Honegger, 1977. Diurnal vertical migration : Adaptive significance and timing. Part 2. Test of model : details of timing. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 873-886.
- Esterly C.O., 1917a. Specificity in behaviour and the relation between habits in nature and reactions in the laboratory. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 16 : 381-392.
- Esterly C.O., 1917b. The occurrence of a rhythm in the geotropism of two species of plankton copepods when certain recurring external conditions are absent. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 16 : 393-400.
- Esterly C.O., 1919. Reactions of various plankton animals with reference to their diurnal migrations. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 19 (1) : 1-83.
- Esterly C.O., 1928. Periodic occurrence of copepoda at La Jolla. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 1 : 247-345.
- Fage L., 1933. Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et Concarneau. III. Crustacés. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 76 : 105-248.
- Fage L., 1945. Les Cumacés du plancton nocturne des côtes d'Annam. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 84 : 165-224.
- Gaudy R., 1986. Le chenal de Caronte : voie de transit pour les faunes pélagiques marines et saumâtres. *CIESM*, 30 (2) : 197.
- Gaudy R., & M.D. Viñas, 1985. Première signalisation en Méditerranée du copépode pélagique *Acartia tonsa*. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 29 (9) : 227-229.
- Iwasa Y., 1982. Vertical migration of zooplankton : a game between predator and prey. *Am Nat.*, 120 : 171-180.
- Johnson W.H., 1938. The effects of light on the movements of *Acartia clausi* Giesbrecht. *Biol. Bull.*, 75 : 106-118.
- Johnson W.H., & J.E.G. Raymond, 1939. Réactions of *Centropages typicus* to light and gravity. *Biol. Bull.*, 77 : 200-215.
- Kanneworff E., 1965. Lifecycle, food and growth of the

- Amphipod *Ampelisca macrocephala* Liljeborg from the Oresund. *Ophelia*, 2: 305-318.
- Kim K.T., 1981. Le phytoplancton de l'étang de Berre : composition spécifique, biomasse et production ; relation avec les facteurs hydrologiques, les cours d'eau afférents et le milieu marin voisin (Méditerranée nord-occidentale). *Thèse de Doctorat. Univ. Aix-Marseille II*, 474 pp.
- Kim K.T., 1983. Production primaire pélagique de l'Etang de Berre en 1977 et 1978. Comparaison avec le milieu marin (Méditerranée nord-occidentale). *Mar. Biol.*, 73 : 325-341.
- Mills E.L., 1967. The biology of an ampeliscid amphipod crustacean sibling species pair. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24 : 305-355.
- Macquart-Moulin C., 1975. Les Peracarides benthiques dans le plancton nocturne. Amphipodes, Cumacés, Isopodes, Mysidacés. Analyse des comportements migratoires dans le golfe de Marseille. Recherches expérimentales sur l'origine des migrations et le contrôle de la distribution des espèces. *Thèse Doct. Etat., Univ. Aix-Marseille : 1-376*.
- Macquart-Moulin C., 1984. *La phase pélagique nocturne et les comportements migratoires des Amphipodes benthiques (Méditerranée nord-occidentale)*. *Tethys*, 11 : 171-196.
- Macquart-Moulin C., 1987. Le contrôle des phases pélagiques nocturnes chez les Peracarides benthiques. *Tethys*, 11 : 275-287.
- Macquart-Moulin C., A Bourdillon, F. Cubizolles, F. Passelaigue et R. Rasoanarivo, 1987. Un cas type de migration verticale "retard" chez l'Amphipode *Ampelisca typica*. *Jour. Pk. Res.*, 9 (5) : 785-809.
- Patriti G., 1976. Structure et fonctionnement de la partie zooplanctonique dans l'écosystème des zones fermées et semi-fermées des ports de Marseille (dystrophie et pollution). *Thèse Doct. ès Sci., Univ. Aix-Marseille II*, 200 pp.
- Remy P., 1927. Note sur un copépode de l'eau saumâtre du canal de Caen à la mer, *Acartia tonsa* Dana. *Ann. Biol. Lacustre*, 15 : 169-186.
- Shallek W., 1942. The vertical migration of the copepod *Acartia tonsa* under controlled illumination. *Biol. Bull. Woods Hole*, 82 : 112-126.
- Steuer A., 1915. Revision der gattung *Acartia* Dana. *Zool Anz.* 45 : 392-397.
- Stich H.B. et W. Lampert, 1981. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*, 293: 396-398.

This article was presented by professor K.T. Kim. It was accepted for printing on 30 October 1988.