



Identification et suivi spatio-temporel des espèces planctoniques du Golfe du Lion

Rapport final de l'action 4 du Projet GOLDYS
(Dynamique Saisonnière du Golfe du Lion, 2021-2023)



Fiche documentaire

Titre du rapport : Identification et suivi spatio-temporel des espèces planctoniques : : Rapport final de l'action 4 du Projet GOLDYS	
Référence interne : RBE/MARBEC/LHM 2023 Diffusion : Libre (internet)	Date de publication : Septembre 2023 Version : 1.0.0 Référence de l'illustration de couverture Ifremer/GOLDYS/2022 Langue(s) : Français
Résumé/ Abstract : Les difficultés autour de la mise en œuvre du plan de gestion WESTMED en 2020 ont accentué la demande d'acquisition de connaissances sur le fonctionnement global du Golfe du Lion (GoL). C'est en réponse à cette demande croissante de la part de divers acteurs, pêcheurs professionnels, scientifiques, gestionnaires, que le projet Goldys (DYnamique Saisonnière du Golfe du Lion) a vu le jour. Celui-ci a permis la mise en œuvre de campagnes écosystémiques d'observation à bord de chalutiers professionnels tout au long de l'année 2022-2023 dans le but de compléter la vision estivale du système assurée par les campagnes MEDITS et PELMED. De façon à combler un manque d'information important sur la dynamique des communautés planctoniques du GoL. Des prélèvements planctoniques (phyto-, zoo- et ichtyoplancton) et des mesures hydrologiques ont été entrepris. Ensuite, l'identification des communautés planctoniques récoltées (analyse de chémotaxonomie pour le phytoplancton, imagerie pour le zooplancton, microscopie et analyses moléculaires pour l'ichtyoplancton) a été indispensable afin d'acquérir une meilleure connaissance de la dynamique planctonique saisonnières. Ainsi, ces analyses ont permis de mettre en évidence les gradients spatio-temporels de ces communautés liés aux fluctuations de l'environnement. En particulier, l'été caractérisé par des eaux chaudes et stratifiées, est favorable au développement des <i>Synechococcus</i>, pélagophytes, branchiopodes, chaetognathes, appendiculaires ainsi qu'à la reproduction des anchois, rougets et Callionymidae. Les autres saisons sont caractérisées par une plus forte variabilité spatiale, des eaux généralement plus productives liées à des apports en eaux douces, avec une faible stratification favorisant les diatomées, <i>Prochlorococcus</i>, prasinophytes, la dominance des copépodes et la reproduction d'espèces à fort intérêt halieutique telles que les sardines et les merlus. Les communautés ichtyoplanctoniques, ont un gradient spatial plus marqué et stable au cours de l'année. En effet, ces communautés se structurent le long d'un étagement bathymétrique avec les côtes présentant une forte richesse spécifique, un plateau dominé par les clupéiformes (anchois, sardines, sprats) et les eaux du large caractérisées par des espèces mésopélagiques (Myctophidae, Sternoptichidae) et exploitées (i.e. rouget et merlu). Pour finir, cette étude démontre la faisabilité et l'utilité d'un tel suivi de l'écosystème du GoL et ouvre la voie vers des suivis pluriannuels qui permettraient de confirmer les tendances observées ici et d'approfondir les connaissances sur la dynamique à long terme des communautés planctoniques de la zone.	

Mots-clés/ Key words :

Golfe du Lion, Dynamique saisonnière, hydrologie, communautés planctoniques, Espèces exploitées

Comment citer ce document :

Jacob Elodie, Salvado Perrine, Hattab Tarek, Loots Christophe, Antajan Elvire, Nowaczyk Antoine, Gonzalez Patrice, Raphalen Elio, Villeneuve Remi, Bourdeix Jean-Herve, Metral Luisa, Lefebvre Valerie, Caboche Josselin, Vaz Sandrine (2023). Identification et suivi spatio-temporel des espèces planctoniques du Golfe du Lion: Rapport final de l'action 4 du Projet GOLDYS . RBE/MARBEC/LHM 2023.

Disponibilité des données de la recherche :

<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18002952/>
<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campaign?id=18001922>
<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campaign?id=18001915>
<https://sih.ifremer.fr/Donnees>
<https://ecotaxa.obs-vlfr.fr/explore/>
<https://www.seanoe.org/>

DOI : 10.13155/96520

Commanditaire du rapport :	
Nom / référence du contrat : Rapport définitif (RBE/MARBEC/LHM 2023/96520)	
Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit (programme européen, campagne, etc.) : Goldys (Dynamique Saisonnière du Golfe du Lion) porté par Ifremer en partenariat avec le CRPMEM-Occitanie, et cofinancé par les fonds FEAMP, France Filière Pêche et la région Occitanie d'Octobre 2021 à Juin 2023	
Auteur(s) / adresse mail	Affiliation / Direction / Service, laboratoire
Elodie Jacob*	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Perrine Salvado*	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Tarek Hattab	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Christophe Loots	Ifremer/RBE/HMMN/RHBL
Elvire Antajan	Ifremer/ODE/UL/LERA
Antoine Nowaczyk	Université de Bordeaux/UMR EPOC
Patrice Gonzalez	CNRS/UMR EPOC
Elio Raphalen	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Remi Villeneuve	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Jean-Hervé Bourdeix	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Luisa Metral	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
Valérie Lefebvre	Ifremer/RBE/HMMN/RHBL
Josselin Caboche	Ifremer/RBE/HMMN/RHBL
Sandrine Vaz / Sandrine.vaz@ifremer.fr	Ifremer/RBE/MARBEC/LHM
*Les deux premières auteures ont contribué à hauteurs égales	
Encadrement(s) : Sandrine Vaz, Tarek Hattab, Christophe Loots, Elvire Antajan	
Destinataire :	
Validé par :	

Sommaire

1	Introduction	8
2	Matériels et méthodes.....	14
2.1	Zone d'étude	14
2.2	Stratégie d'échantillonnage	15
2.3	Indicateurs environnementaux.....	17
2.4	Phytoplancton	19
2.5	Mésozooplancton	20
2.6	Ichtyoplancton	23
2.6.1	Capture.....	23
2.6.2	Conservation	23
2.6.3	Prélèvement de l'ichtyoplancton dans les échantillons zooplanctoniques	24
2.6.4	Identification taxonomique à l'aide de critères morphologiques.....	24
2.6.5	Identification taxonomique à l'aide d'analyses moléculaires	27
2.7	Analyses des données	28
2.7.1	Environnement, Phyto et Zooplancton	28
2.7.1.1	Homogénéisation du référentiel taxinomique du zooplancton.....	28
2.7.1.2	Mesures de diversité bêta et de distances environnementales	28
2.7.1.3	Méthodes d'ordination	29
2.7.1.4	Classification hiérarchique	30
2.7.1.5	Espèces indicatrices	30
2.7.1.6	Corrélations entre les différents compartiments	30
2.7.2	Ichtyoplancton	31
2.7.2.1	Analyse de la biodiversité ichtyoplanctonique	31
2.7.2.2	Classification des assemblages ichtyoplanctoniques.....	32
2.7.2.3	Détermination des taxons indicateurs des communautés	33
2.7.2.4	Détermination des paramètres environnementaux structurant les communautés	33
2.7.2.5	Préférence environnementale des taxons d'intérêt.....	34
3	Résultats	36
3.1	Environnement, phytoplancton et zooplancton.....	36
3.1.1	Données environnementales	36
3.1.2	Phytoplancton	37
3.1.3	Zooplancton	45
3.1.4	Corrélations entre hydrologie, phytoplancton et zooplancton	51

3.2	Ichtyoplancton.....	53
3.2.1	Inventaires faunistiques de l'ichtyoplancton	53
3.2.2	Etude de la structure des communautés ichtyoplanctoniques	54
3.2.3	Étude de la dynamique spatio-temporelle des communautés ichtyoplanctoniques	58
3.2.4	Etude des cycles de vie de 5 taxons d'intérêt halieutique	62
3.2.4.1	Cycle de vie de l'anchois (<i>Engraulis encrasicolus</i>)	62
3.2.4.2	Cycle de vie de la sardine (<i>Sardina pilchardus</i>)	65
3.2.4.3	Cycle de vie du merlu (<i>Merluccius Merluccius</i>)	67
3.2.4.4	Cycle de vie du rouget (<i>Mullus barbatus</i> et <i>Mullus surmuletus</i>).....	69
4	Discussion	71
4.1	Données environnementales	71
4.2	Phytoplancton	72
4.3	Zooplancton.....	74
4.4	Ichtyoplancton.....	77
4.4.1	Variabilité saisonnière	77
4.4.2	Variabilité spatiale	81
4.4.2.1	Les communautés côtières.....	81
4.4.2.2	Les communautés du large.....	83
4.4.2.3	Les communautés du plateau.....	84
4.5	Vision écosystémique	85
5	Limites et perspectives	89
6	Conclusion.....	92
7	Références	94
8	ANNEXES.....	104

1 Introduction

Si la première utilisation du mot plancton définissait ‘tout ce qui flotte dans les eaux’ (Hensen, 1887), aujourd’hui, le plancton est généralement considéré comme l’ensemble des organismes aquatiques avec un appareil natatoire absent ou insuffisant pour lutter contre le courant (e.g. Pérès et Devèze, 1963 ; Lenz, 2000). On distingue deux catégories : le phyto- et le zooplancton. Le phytoplancton peut être défini comme les Procaryotes et Eucaryotes unicellulaires photosynthétiques, alors que le zooplancton correspond aux organismes planctoniques hétérotrophes couvrant une importante gamme de taille. Ainsi, le microzooplancton ($< 200 \mu\text{m}$), le mésozooplancton ($0.2 - 20 \text{ mm}$) et le macrozooplancton ($> 20 \text{ mm}$) sont différenciés (Sieburth *et al.*, 1978). Par ailleurs, ce zooplancton peut également être classifié selon des critères taxonomiques permettant de mettre en évidence l’ichtyoplancton, partie intégrante du zooplancton, composé des œufs et larves de poissons (*i.e.* téléostéens).

En constituant les premiers maillons de la chaîne alimentaire, le plancton joue un rôle important dans les écosystèmes pélagiques. En effet, l’activité phytoplanctonique produit plus de 45% de la production primaire nette annuelle à l’échelle globale (Field *et al.*, 1998). Cette activité traduit le transfert, de l’atmosphère vers les eaux marines, de carbone et de nutriments. Ces ressources deviennent alors disponibles pour les autres organismes marins. Par ailleurs, les organismes zooplanctoniques permettent de transférer le flux de matières des premiers échelons de la chaîne trophique vers les échelons supérieurs. En effet, le microzooplancton est le consommateur majoritaire de la production primaire dans les océans (Calbet, 2004). De plus, des changements au sein des communautés mésozooplanctoniques peuvent impacter le recrutement de leurs prédateurs, ayant un impact direct sur leurs capacités reproductives et affectant ainsi les communautés ichtyoplanctoniques régissant les futurs stocks de poissons adultes (Beaugrand *et al.*, 2003 ; Agostini *et al.*, 2007). Certains stocks de poissons surexploités de Méditerranée sont particulièrement suivis et sont à l’origine de la mise en place de plans de gestion concernant diverses zones du GoL dans l’objectif de protéger et restaurer ces populations. Or, malgré ces moyens mis en œuvre, la majorité d’entre eux restent endommagés et

nécessitent une meilleure compréhension de la dynamique du plancton afin de mieux appréhender le fonctionnement des écosystèmes pélagiques marins dans leur globalité.

Pour ce faire, la variabilité des paramètres environnementaux doit être prise en compte, ceux-ci influençant grandement les communautés planctoniques. En effet, l'abondance et la diversité des communautés planctoniques sont impactées principalement par la température et la salinité (Ibarbalz *et al.*, 2019 ; Wei *et al.*, 2022). La concentration de phytoplancton en surface tend, de façon globale, à diminuer en lien avec un réchauffement des eaux de surface depuis 1880 mais certaines régions (e.g. Océan indien) montrent un lien inverse (Doney, 2006 ; Boyce *et al.*, 2010 ; Chavez *et al.*, 2011). De plus, la succession des espèces phytoplanctoniques est également contrôlée par la turbulence de la masse d'eau et la disponibilité en nutriments (Margalef, 1997). D'autre part, les organismes zooplanctoniques, dont la composition et la densité dépendent des conditions hydro-biologiques, sont parfois considérés comme des indicateurs biologiques des changements climatiques (Fromentin et Planque, 1996 ; Beaugrand *et al.*, 2002 ; Fernández de Puelles *et al.*, 2004). Les œufs et les larves de poissons représentant des stades fragiles de développement, incapables de s'affranchir des courants malgré leur possibilité de s'orienter dans la colonne d'eau dans le cas des larves, sont également soumis aux forçages environnementaux. Ces pressions peuvent affecter leur distribution spatiale et ainsi leur survie et la composition de leurs assemblages. C'est pourquoi, les variables biologiques et physiques doivent être mesurées simultanément afin de mieux comprendre la dynamique spatio-temporelle des communautés planctoniques (Labat *et al.*, 2009 ; Möller *et al.*, 2012). L'ensemble de ces facteurs influencent directement les futurs taux de recrutement des populations ichthyologiques (entrée dans la partie exploitable de la population), indispensables pour une vision ultérieure des stocks de poissons.

Le GoL, en plus d'être impacté par des forçages environnementaux, est également soumis à une forte pression de pêche. Les suivis de stocks ont permis de mettre en évidence qu'avec un total de neuf stocks de poissons méditerranéens évalués et catégorisés en 2022, un seulement est aujourd'hui considéré en « bon état » (rouget barbet de vase, *Mullus barbatus* ; Figure 1). La principale espèce victime de cette surexploitation est le merlu (*Merluccius merluccius*), dont le stock est classé comme « effondré ». Une approche

écosystémique est alors indispensable pour aboutir à une compréhension holistique du fonctionnement des écosystèmes pélagiques marins. De même, une meilleure connaissance de leur répartition et des forçages influençant leur dynamique spatio-temporelle représente un enjeu majeur pour une pêche plus durable et une meilleure efficacité des zones de protection mises en place.

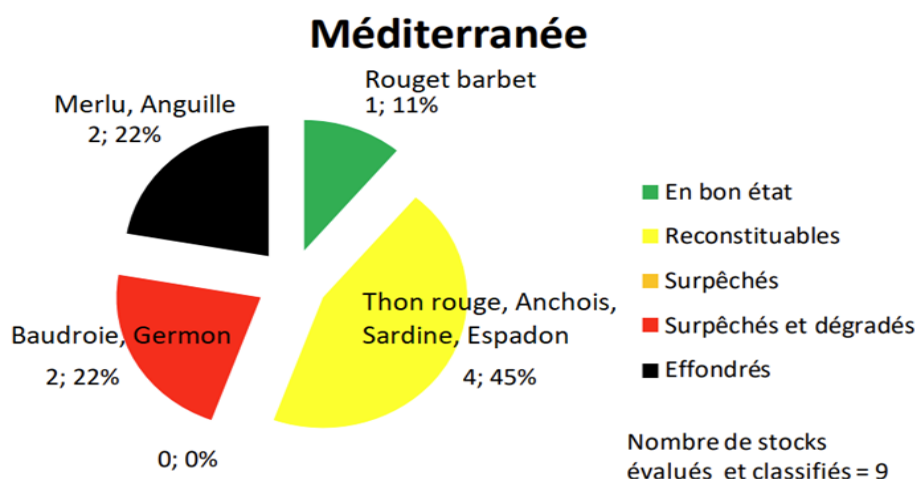


Figure 1. Bilan 2021 du nombre de stocks évalués et classifié en Méditerranée avec pourcentages pour les différentes catégories de ces stocks et information sur le nom des espèces concernées par ces évaluations (Biseau *et al.*, 2023).

Au Nord de la Méditerranée occidentale, plusieurs études témoignent d'un changement de régime dans l'écosystème pélagique du GoL au milieu des années 2000. En effet, une augmentation de l'abondance de la sardine (*Sardina pilchardus*) et de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) a été observée à cette période alors que leur biomasse et leur taille ont diminuées (Van Beveren *et al.* 2014). Par ailleurs, Feuilloley *et al.* (2020) a mis en évidence un changement de régime dans les conditions environnementales au milieu des années 2000, dont une diminution de la concentration en chlorophylle-a (Chl-a) sur le plateau continental et une baisse des concentrations en sels nutritifs dans les apports du Rhône. En raison du fort lien entre le plancton et les conditions environnementales, un changement de communauté planctonique du GoL est donc une hypothèse vraisemblable qui explique très bien les changements observés dans les niveaux trophiques supérieurs, notamment les problèmes de croissance observés chez les anchois et les sardines (Brosset *et al.*, 2016 ; Saraux *et al.*, 2019). Cependant, aucune série temporelle à long-terme couvrant l'ensemble du GoL n'est disponible pour valider directement cette hypothèse.

Effectivement, les seules sources de données sur les compartiments planctoniques et ichtyologiques offrant une vision synoptique de l'ensemble du GoL sont les campagnes annuelles d'évaluation des ressources halieutiques pélagiques et démersales, les campagnes PELMED (Bourdeix et Hattab, 1985) et MEDITS (MEDiterranean International Trawl Survey, Jadaud et Certain, 1994) respectivement, qui ne couvrent que la saison estivale et ne permettent ainsi pas le suivi des successions saisonnières des communautés. Or, le GoL est caractérisé par une forte variabilité hydrodynamique saisonnière (Milot, 1990). De plus, les études portant sur la dynamique saisonnière planctonique sur l'ensemble du GoL sont rares (Kouwenberg, 1993 & 1994 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 2008 ; Espinasse *et al.*, 2014). Concernant l'ichtyoplancton, deux pics de reproduction d'un grand nombre d'espèces de poissons méditerranéens ont été observés dans le Parc National de Port-Cros : Un pic estival estimé comme dominant et un pic hivernal moins documenté (Lorazo *et al.*, 2015). Il n'existe à notre connaissance aucune étude portant simultanément sur les variations saisonnières des conditions environnementales, du phyto- et zooplancton dans l'ensemble du GoL.

Ainsi, en raison du manque de connaissances sur le compartiment planctonique, des cycles de vie globaux des espèces de poissons du GoL, de l'importance du changement de régime observé dans le GoL dans les années 2000 et de l'exploitation des ressources, il est plus opportun que jamais d'étudier davantage la dynamique spatiale et saisonnière des communautés planctoniques (phyto- mésozoo- et ichtyoplanctoniques) dans un contexte écosystémique. C'est afin de combler ces lacunes et en réponse à la mise en place du plan de gestion « WESTMED » en 2020, que le projet de recherche GOLDYS (DYnamique Saisonnière du GOLfe du Lion) a été mis en place. Les objectifs de ce projet sont de réaliser un suivi de la dynamique saisonnière et spatiale des communautés planctoniques, pélagiques et démersales grâce à des campagnes de suivi saisonnier du même nom (Vaz *et al.*, 2023) de 2022 à 2023. Plus précisément, ce projet permet de documenter un maximum de cycles de vie des espèces de poissons pélagiques et démersaux du GoL ainsi que d'inventorier un maximum d'espèces planctoniques présentes dans cette zone lors des différentes saisons. Ces campagnes GOLDYS, utilisant les mêmes protocoles et engins que les campagnes MEDITS et PELMED et complétant le

calendrier saisonnier des suivis de ressources halieutiques, permettent de comparer la variabilité saisonnière des communautés de poissons du GoL (Figure 2).

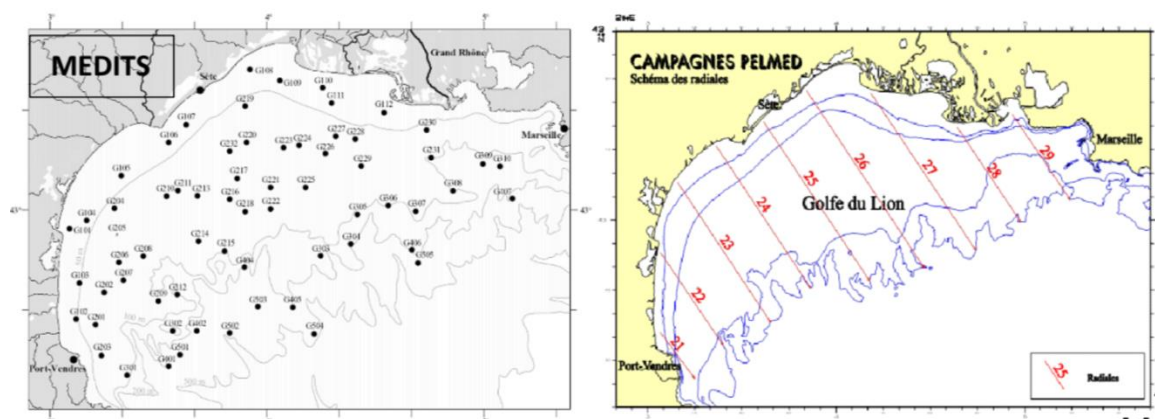


Figure 2. Plan d'échantillonnage des campagnes en mer estivale méditerranéenne (a) MEDITS (Jadaud et Certain, 1994) et (b) PELMED (Bourdeix et Hattab, 1985).

Une première partie de l'étude concerne donc la caractérisation de la dynamique spatiale et saisonnière du plancton dans le GoL. Plus précisément, le premier objectif est de définir les taxons phytoplanctoniques et mésozooplanctoniques présent dans le GoL. Puis, une évaluation de la biodiversité et de la typologie des communautés planctoniques observées sur un an est établie à travers une exploration des gradients spatiaux et temporels du phyto- et zooplancton. Ensuite, une analyse de la variabilité temporelle des communautés phyto- et zooplanctoniques d'une station fixe est réalisée à l'échelle mensuelle. Pour finir, l'influence de l'environnement sur les communautés planctoniques est étudiée en analysant les corrélations entre les gradients environnementaux et les gradients des communautés planctoniques.

Une seconde partie de l'étude s'intéresse plus précisément à la variabilité spatio-temporelle des communautés ichtyoplanctoniques du GoL, abordée selon 3 axes principaux. Un premier axe consiste à étudier la dynamique mensuelle des assemblages de communautés pour vérifier si des structures saisonnières ou des successions ichtyoplanctoniques apparaissent. Le deuxième axe consiste à utiliser les inventaires exhaustifs saisonniers réalisés au niveau de neuf stations afin de détecter des gradients saisonniers et/ou spatiaux en termes de densités d'ichtyoplancton et d'assemblage taxonomique. Les liens potentiels entre patrons de variabilité des communautés ichtyoplanctoniques et paramètres hydrologiques ont été explorés afin d'identifier les

forçages environnementaux structurant majoritairement ces successions. Enfin, comme énoncé précédemment, certains stocks d'espèces à haute valeur halieutique sont étudiés : l'anchois, la sardine, les rougets et le merlu. C'est ainsi qu'un troisième axe a été mis en place afin de focaliser les analyses sur l'ensemble des stades de vie de ces espèces avec l'ensemble des observations de chalutage obtenues dans le cadre du projet, dans le but de déterminer de potentielles zones de ponte et de dispersion larvaire et de compléter la connaissance existante sur les stades juvéniles et adultes, plutôt bien documentée, par une description de la répartition des premiers stades de vie ichtyoplanctoniques, bien moins connus dans cette zone.

2 Matériels et méthodes

Les taxons abordés dans ce travail sont référencés dans l'Annexe 1 avec leur nom vernaculaire, scientifique et leur autorité.

2.1 Zone d'étude

Le GoL est caractérisé par un large plateau continental large de 80 km, où se déverse plusieurs cours d'eau douce dont le principal est Le Rhône (Figure 3). Ce dernier a un rôle crucial car il constitue un apport très important en nutriments et en matières particulaires terrestres (Sadaoui *et al.*, 2016). L'hydrodynamisme dans le GoL est donc fortement influencé par le panache du Rhône qui crée un courant vers le Sud rapidement dévié vers l'Ouest sous l'effet Coriolis (Gatti *et al.*, 2006; Fraysse *et al.*, 2014). Lors de l'évaporation de la Méditerranée (maximale en août) se crée un air chaud et humide qui monte et rencontre l'air froid en altitude créant des fortes précipitations au printemps et en automne qui vont augmenter le débit des fleuves se déversant dans le GoL (Robins *et al.*, 2018). Ces précipitations nommées les épisodes méditerranéens induisent alors de forts apports terrigènes.

En outre, le courant Liguro-Provençal influence également l'hydrodynamisme du GoL. En effet, il longe la marge continentale et rentre parfois sur le plateau (Figure 3 ; Millot et Wald, 1980) introduisant des eaux salées et oligotrophes (Petrenko, 2003 ; Ross *et al.*, 2016) notamment en été quand les eaux sont stratifiées (Barrier *et al.*, 2016). Par ailleurs, des vents régionaux, violents et réguliers en direction du large, le Mistral et le Tramontane, créent des upwellings côtiers (Figure 3 ; Millot, 1979) et donc des efflorescences locales côtières de phytoplancton (Minas *et al.*, 1986). Ces vents forts refroidissent de façon importante les couches d'eau de surface salées du courant Liguro-Provençal augmentant leur densité et permettent ainsi l'observation de zones de convections profondes (*i.e.* plongées profondes de masses d'eaux) au niveau du plateau du GoL et plus au large (Figure 3).

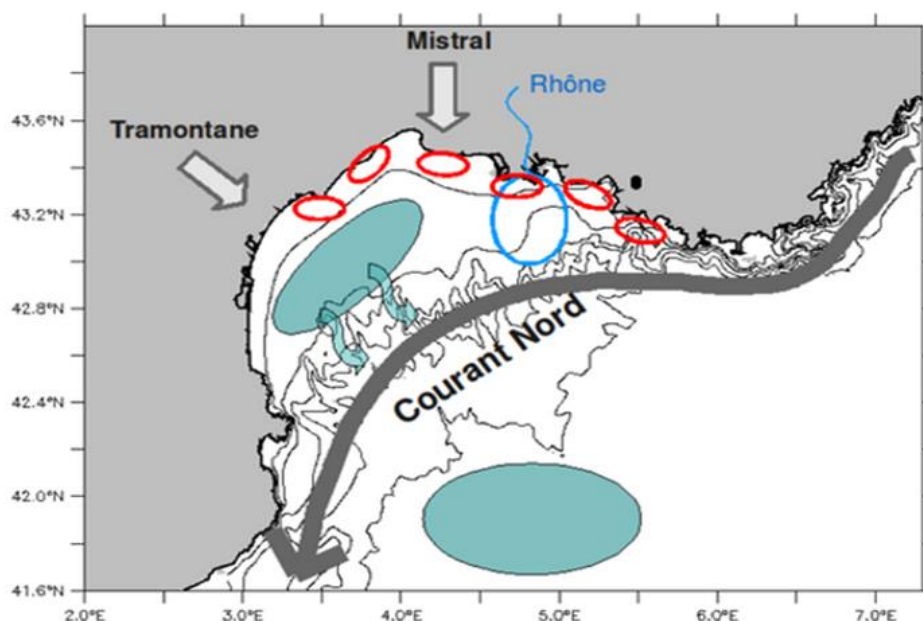


Figure 3. Schéma représentant la localisation schématique des phénomènes hydrologiques et hydrodynamiques se formant dans le GoL : la zone de dilution du Rhône (ovale bleu), des cellules d'upwelling (ovales rouges ; Millot, 1990), la zone de formation d'eau dense (Herrmann *et al.*, 2008) et de convection profonde (ovales verts ; MEDOC, 1970). Les isobathes de 50,100,200,500,1000 et 2000m sont tracées.

2.2 Stratégie d'échantillonnage

Les données environnementales, phytoplanctoniques et zooplanctoniques ont été collectées lors des campagnes GOLDYS qui couvrent l'ensemble du plateau continental du GoL d'avril 2022 à février 2023. Le plan d'échantillonnage comprend 22 stations réparties le long de neuf radiales parallèles et espacées de 22.2 km de distances (Figure 4). Ces radiales sont perpendiculaires à la côte et permettent de couvrir la zone d'étude d'Ouest en Est. Au minimum, trois stations sont placées sur chaque radiale, offrant ainsi un gradient côte-large. L'objectif des campagnes GOLDYS étant d'étudier la saisonnalité dans le GoL, l'échantillonnage a été effectué au printemps (avril – mai), en été (juillet – août), en automne (septembre – novembre) et en hiver (décembre – février). Toutes les stations ont pu être échantillonnées sauf pour le printemps où uniquement 15 stations ont été prospectées (Figure 4). Par ailleurs, la station 14 située au large de Sète a fait l'objet d'un échantillonnage mensuel d'avril 2022 à mars 2023. Les échantillonnages ont été réalisées à bord des navires de pêche professionnels : Louis Elie II (Grau du roi, M. Briant), L'Odyssée II (Sète, M. Di Maio) et Jean-Louis Vincent (Sète, M. Scotto) respectivement au

printemps, automne et hiver (Vaz et al., 2022). Les échantillonnages en été se sont déroulés à bord du navire océanographique l'Europe, lors de la campagne annuelle PELMED 2022 (Bourdeix, 2022). Les données environnementales, zooplanctoniques et ichtyoplanctoniques ont été collectées de jour, en allant de la surface jusqu'à une profondeur maximale d'immersion de 200 et 100 m respectivement.

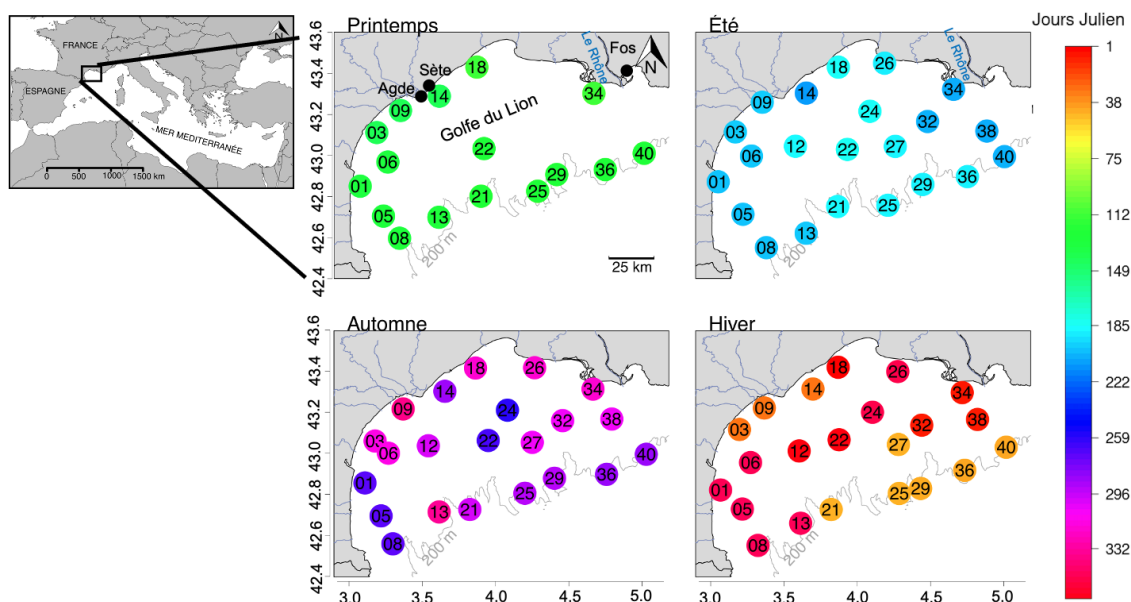


Figure 4. Effort d'échantillonnage selon les saisons et la date d'échantillonnage (jours Julien).

L'identification taxonomique de l'ichtyoplancton étant particulièrement chronophage, seule une partie des échantillons collectés a été analysée de manière exhaustive. Ainsi, trois radiales (en rouge dans la Figure 5) incluant un total de neuf stations dont la station 14, ont été intégralement analysées. Ces radiales ont été sélectionnées avec l'objectif de couvrir un maximum de résolution spatiale tout en incluant la station mensuelle permettant d'avoir une vision plus globale des variations temporelles d'assemblages de communautés ichtyoplanctoniques. Concernant les autres radiales (en bleu dans la Figure 5), celles-ci ont fait l'objet d'une détermination partielle incluant le tri des espèces les plus facilement reconnaissables et possédant une certaine importance halieutique et/ou représentées par de fortes densités dans les échantillons. Pour cette deuxième approche, les taxons suivants ont été identifiés: anchois, sardines, les rougets (incluant le rouget de vase, *Mullus barbatus* et le rouget de roche, *Mullus surmuletus*) et le merlus. Cette approche permet d'avoir un inventaire le plus complet

possible des taxons présents ainsi qu'une résolution spatiale plus précise pour les groupes sélectionnés dans le but d'avoir une vision plus détaillée de leur cycle de vie.

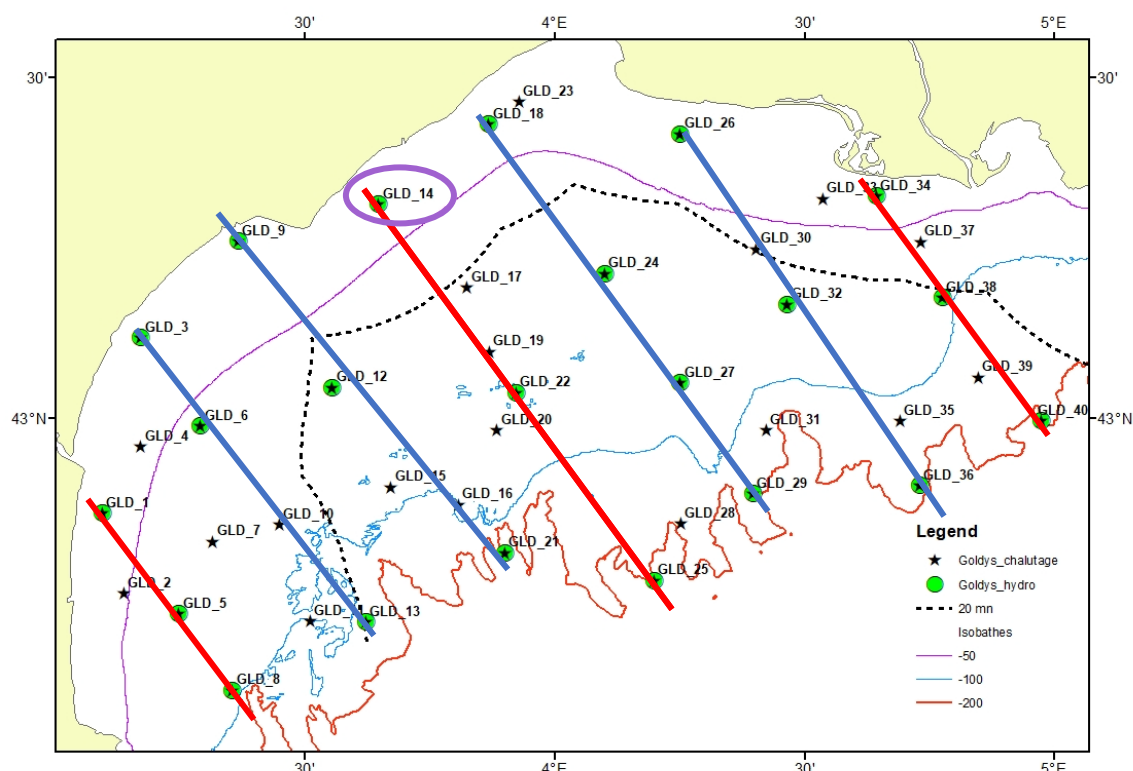


Figure 5. Plan d'échantillonnage GOLDYS avec les stratégies d'analyses taxonomiques de l'ichtyoplancton

Un chalutage et des prélèvements hydrologiques sont effectués dans les stations représentées par des points verts (échantillonnage saisonniers) et entourée en violet (échantillonnage mensuel). Les radiales sont représentées par des lignes. Les trois radiales ayant bénéficié d'une analyse taxonomique exhaustive de l'ichtyoplancton sont en rouge. En bleu, les radiales dont seuls *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, *Mullus sp.*, *Merluccius merluccius* sont analysés.

2.3 Indicateurs environnementaux

Des indicateurs environnementaux ont été calculés à partir des profils verticaux de température, salinité et densité mesurés à l'aide d'une CTD SBE 19plus V2, incluant des indicateurs de surface, de la colonne d'eau, de la stratification verticale, et des apports en eaux douces d'origine continentale. Les indicateurs de surface pour la température et la salinité correspondent à la moyenne des valeurs mesurées par la CTD de 2 à 5m. Les indicateurs de la colonne d'eau correspondent à la température et la salinité moyenne de la colonne d'eau sur, au maximum, les 100 premiers mètres de profondeur.

Par ailleurs, des indicateurs de l'état de stratification de la colonne d'eau ont également été calculés, afin de quantifier le degré d'homogénéité ou d'hétérogénéité verticale des paramètres physiques. Ainsi, la profondeur de la couche de mélange (ProfMel) a été estimée afin de déterminer la profondeur maximum à laquelle la densité (σ) change fortement par rapport à la densité de surface. La densité varie notamment en fonction de la température et de la salinité. L'estimation de cette profondeur est réalisée selon l'équation (Price *et al.*, 1986) :

$$ProfMel = \frac{\int_{z_a}^{z_b} (\sigma_a - \sigma) dz}{\sigma_b - \sigma_a}$$

où z_a et z_b sont respectivement la profondeur proche de la surface et une profondeur maximum, ici 100m et $\sigma_b = \sigma(z_b)$ et $\sigma_a = \sigma(z_a)$.

Pour décrire la stratification de la colonne d'eau, le déficit d'énergie potentielle (DefEpot) a également été calculé et correspond à la quantité d'énergie nécessaire pour homogénéiser la densité de la colonne d'eau (Huret *et al.*, 2013). Il est défini selon l'équation suivante :

$$DefEpot = \frac{1}{H + \xi} \int_{-H}^{\xi} (\bar{\rho} - \rho_z) g z dz$$

où $\bar{\rho}$ est la densité moyenne de la colonne d'eau, ρ_z la densité à la profondeur z , H la bathymétrie et ξ la hauteur de surface libre. La valeur de cet indicateur augmente avec l'intensité de la stratification de la colonne d'eau. Il quantifie l'intensité de la stratification alors que la profondeur de couche de mélange définit la stratification spatialement. Ces deux indicateurs sont donc complémentaires.

Enfin, la hauteur équivalente d'eau douce est calculée comme un indicateur du panache des fleuves. L'eau douce ayant une densité plus faible que l'eau salée, les eaux fluviales circulent à la surface. La hauteur équivalente d'eau douce (δ_{fw}) est alors déterminée selon l'équation :

$$\delta_{fw} = \int_{-H}^{\xi} \frac{S_0 - S_z}{S_0} dz$$

où S_0 est la salinité de référence (38), S_z la salinité à la profondeur z .

2.4 Phytoplancton

A bord, 1000 mL d'eau de mer ont été prélevés à chaque station en surface (3–5 m de profondeur) avec une bouteille Niskin et filtrée sous-vide à l'aide d'un filtre GF\F (0,7 μ m). Ces prélèvements d'eau ont été réalisés afin de quantifier les concentrations des pigments biomarqueurs de différents groupes phytoplanctoniques. Pour éviter la dégradation des pigments, les filtres ont été conservés à -80 °C dans des tubes de culture en plastique, à l'obscurité. Les concentrations des pigments 19-but-fucoxanthine, 19-hexfucoxanthine, alloxanthine, Chl-a, Chl-b, Chl-c2, Chl-c3, diadinoxanthine, fucoxanthine, néoxanthine, péridinine, Pasinoxanthine et zéaxanthine ont été par la suite quantifiées par une analyse d'HPLC (High-performance liquid chromatography) en suivant le protocole décrit dans Van Heukelem et Thomas (2001).

Par la suite, une analyse de chémotaxonomie a été réalisée afin de déterminer la contribution de chaque classe phytoplanctonique à la Chl-a totale en suivant la stratégie décrite par Higgins *et al.*, 2011 (Figure 6). Cette analyse se base sur une hypothèse simple : la présence de pigments biomarqueurs permet d'identifier un groupe d'organismes. De plus, le rapport du biomarqueur sur la Chl-a, dans le cas d'organismes photosynthétiques, peut être utilisé pour quantifier la biomasse correspondante à un groupe phytoplanctonique spécifique et ainsi permettre de reconstruire la structure de la communauté. Ainsi, la contribution de chaque classe phytoplanctonique à la Chl-a totale est calculée par la factorisation de deux matrices. Une matrice correspond aux concentrations des pigments mesurés aux différentes stations observées. La deuxième contient des ratios pigments/Chl-a pour chaque taxon phytoplanctonique que l'on soupçonne de trouver dans la zone d'étude. De plus, une matrice de ratios limites, indiquant les valeurs extrêmes des ratios est également nécessaire. Cette analyse est réalisée par le logiciel ©CHEMTAX 1.95 (Wright et Simon, 2008) qui emploie un algorithme permettant d'optimiser les rapports pigments/Chl-a utilisés dans la détermination de la contribution taxinomique de l'échantillon. Soixante matrices de ratios sont alors générées à partir de la matrice initiale (Annexe 2, Latasa *et al.*, 2022), dans les limites fixées par la matrice des ratios limites (Higgins *et al.*, 2011), jusqu'à convergence. La matrice offrant la plus faible erreur résiduelle est sélectionnée pour calculer la contribution de chaque taxon.

La méthode CHEMTAX suppose que les ratios soient constants. Pourtant, la concentration des pigments au sein d'un taxon varie selon les conditions environnementales comme la lumière, la profondeur et la concentration en nutriments. Pour contrer cette hypothèse des ratios constants, des groupes avec des ratios pigments/Chl-a similaires sont déterminés à partir d'une classification hiérarchique réalisée avec la méthode de Ward (1963) et une matrice de corrélation de Pearson r comme mesure de distance. Par cette méthode, quatre groupes ont été déterminés. Ainsi, dans chaque groupe, une analyse de chémotaxonomie est répétée avec le logiciel ©CHEMTAX 1.95.

Une approche itérative a été mise en place, suivant la recommandation de Latasa (2007) en répétant l'analyse 10 fois pour chaque groupe, en utilisant à chaque fois la moyenne des six matrices ayant les plus faibles erreurs résiduelles comme matrice initiale dans l'itération suivante.

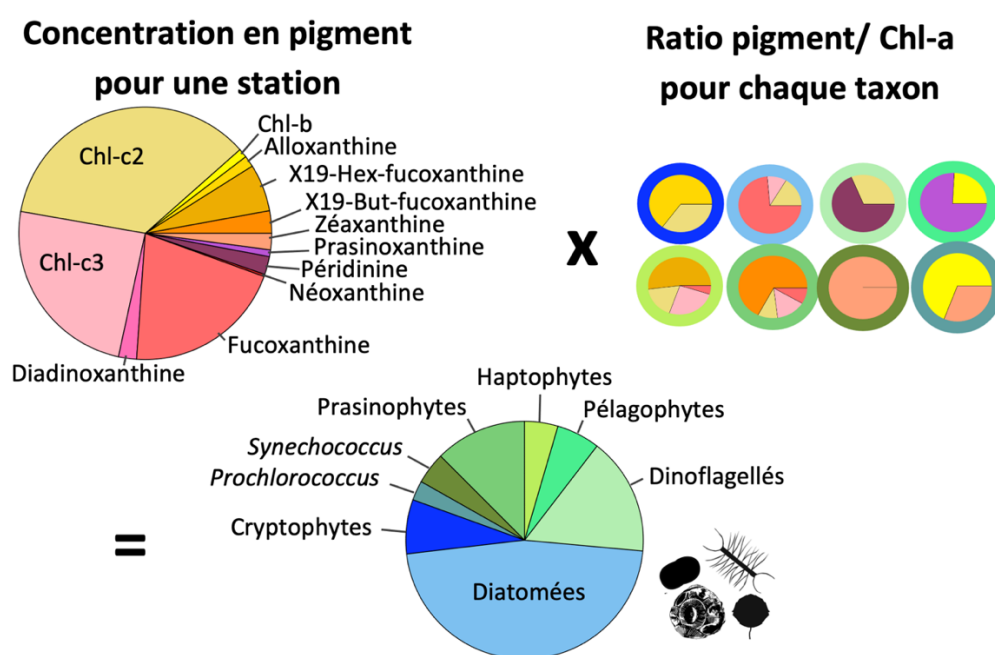


Figure 6. Schéma illustrant de façon simplifiée le fonctionnement de CHEMTAX.

2.5 Mésozooplancton

Les échantillons zooplanctoniques sont prélevés à l'aide d'un filet WP2 cylindro-conique d'une surface d'ouverture circulaire de 0.25m² (diamètre 57 cm) et de maille 200 µm (Tranter et Smith, 1968). Cette méthode est considérée la plus adaptée pour étudier le

mésozooplancton (200 μ m – 20 mm) et pour comparer les résultats avec la littérature notamment celle des côtes françaises (Raybaud *et al.*, 2011). Le filet est déployé verticalement à l'aide d'un lest de 20 kg de façon à filtrer l'intégralité de la colonne d'eau. De plus, un volucompteur (Débitmètre mécanique Maritech, modèle 2030), attaché à l'entrée du filet WP2 permet de déterminer le volume filtré. Ensuite, les échantillons sont fixés et conservés à température ambiante dans une solution à moins 1% de formol qui permet de préserver la pigmentation des organismes (Mastail et Bataglia, 1978).

Ces échantillons sont analysés grâce à une méthode d'imagerie. La méthode d'imagerie permet de classer semi-automatiquement les organismes en utilisant des données d'apprentissage. Cette classification rend l'identification des communautés zooplanctoniques plus rapides qu'à la loupe binoculaire mais de façon moins détaillée. Ainsi, elle permet de contrer le manque de temps et de ressources pour une étude spatiale et temporelle du zooplancton à une petite résolution (Gorsky *et al.*, 2010). Les échantillons sont traités grâce au ZooScan (HYDROPTIC Inc.) et au logiciel associé Zooprocess mais avec une résolution taxinomique relative (Gorsky *et al.*, 2010) en suivant le protocole de Jalabert *et al.* (2022 ; Figure 7).

Les échantillons contenus dans une solution formolée font l'objet d'un traitement précautionneux afin d'éviter tout contact (peau, muqueuses, inhalation) avec le produit. Pour cela, il est indispensable de travailler sous hotte d'extraction avec emploi de gants, à l'abris des projections et des effluves, pour tamiser et rincer abondamment à l'eau douce les échantillons. Ensuite, chaque échantillon est divisé en deux fractions de taille à l'aide d'un tamis de 1 mm de vide de maille. Cette séparation est nécessaire pour ne pas sous-estimer la présence des organismes de grande taille, qui sont, en général, en plus faible abondance. Pour éviter le chevauchement entre les organismes tout en gardant une estimation correcte de la communauté mésozooplanctonique, la fraction de grande taille (a) doit contenir entre 500 et 800 organismes et celle de petite taille (b) environ 1500 organismes (Grosjean *et al.*, 2004 et Warembourg, 2005). Chaque fraction est alors sous-échantillonnée à l'aide d'une boîte Motoda (Motoda, 1959) jusqu'à obtenir cette densité optimale. Après avoir réalisé un blanc pour numériser l'arrière-plan de l'image, les sous-échantillons sont placés sur le ZooScan en milieu liquide et les organismes agrégés sont séparés un à un à l'aide d'une épine en bois. Au total 178 scans ont été réalisés. A partir

du scan de chaque fraction, Zooprocess permet par la suite de segmenter l'image globale du sous-échantillon et de créer une vignette pour chaque objet.

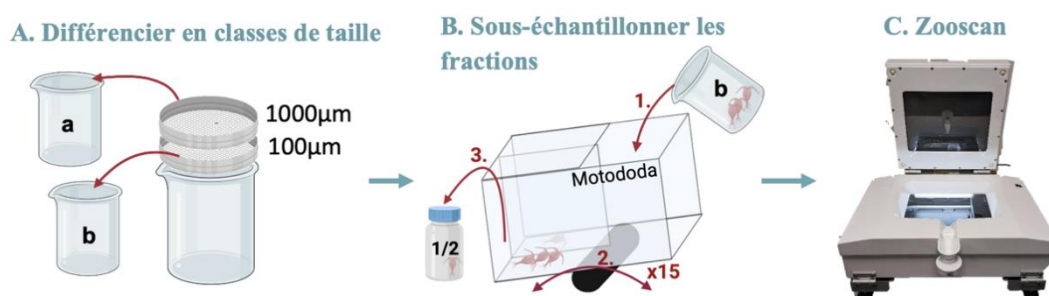


Figure 7. Schéma du protocole à suivre pour zooscanner un échantillon de mésozooplancton.

Les vignettes ainsi obtenues sont importées sur la plateforme en ligne EcoTaxa 2.6 (<https://ecotaxa.obs-vlfr.fr>). Cette plateforme permet d'utiliser un algorithme d'apprentissage pour les classer par taxons à partir d'un fichier d'apprentissage (Irissou *et al.*, 2022). Pour cette étude, deux projets situés au nord de la Méditerranée occidentale sont exploités pour créer le fichier d'apprentissage. Les données hebdomadaires du Point B (43°41.10'N 7°18.94'E) et des campagnes MOOSE (Testor *et al.*, 2010) sont utilisées. Cependant, ce fichier comportait majoritairement des données géographiquement proches mais hors de la zone d'études et couvrent principalement les communautés zooplanctoniques printanières ou estivales. Les classifications obtenues n'étaient donc pas correctes et les 189 863 vignettes obtenues ont donc été reclassées manuellement. Chaque organisme est identifié au rang taxinomique le plus bas possible. Lorsqu'un chaetognathe ou un appendiculaire n'est pas entier, seule la queue est comptabilisée car cette partie était la plus présente chez ces taxons. Dans cette même logique, les copépodes segmentés sont comptabilisés par la tête et les siphonophores sur la base de leurs nectophores. Cependant pour ces derniers, le nombre de nectophores par individu varie selon les espèces et les stades. N'étant pas capable de prendre en compte les spécificités de chaque espèce, une estimation de l'abondance du groupe sur la base du nombre de nectophores a été préférée à ne pas prendre en compte ce groupe du tout. Par conséquent, les abondances des siphonophores sont vraisemblablement surestimées ici et doivent être interprétées en termes relatifs.

A partir de cette classification, l'abondance de chaque catégorie est calculée dans chaque station (A en ind.m³) et obtenue par la formule suivante :

$$A = \frac{1}{V} * \left(\frac{N_a}{D_a} + \frac{N_b}{D_b} \right)$$

où N est le nombre d'individus classés dans la catégorie et D le facteur de division du sous-échantillon pour les fractions a et b et V le volume filtré en m³ par le filet WP2.

2.6 Ichtyoplancton

2.6.1 Capture

L'ichtyoplancton (œufs et larves de poissons) a été capturé grâce à un double filet Bongo combinant deux filets coniques de diamètre d'ouverture de 60 cm avec maillages de 350 et 500 µm respectivement est mis à l'eau et tracté pendant 10 à 20 minutes en pêche oblique (profil en V) jusqu'à environ 5 m du fond à l'aide d'un lest de 20 kg. Pour l'ensemble des opérations, un capteur d'immersion fixé à l'engin permet de suivre en temps réel sa position dans la colonne d'eau afin de s'assurer que l'ensemble des 100 premiers mètres, lorsque la bathymétrie le permettait, soit échantillonné. Des volucompteurs sont fixés à l'entrée de chaque filet afin de mesurer la distance parcourue qui, couplée à la surface d'ouverture du filet, permet de calculer les volumes filtrés et de définir les densités d'ichtyoplancton capturées par échantillon en individus/100m³. L'opération est réalisée deux fois au niveau de la station 14 afin d'obtenir un doublon d'échantillonnage et de permettre un mode de conservation différent pour chaque prélèvement.

2.6.2 Conservation

Afin de garantir la bonne préservation du matériel biologique prélevé, les échantillons sont directement conservés à bord. Comme pour le mésozooplancton, le matériel biologique est conservé dans une solution formolée préparée selon la formulation décrite par Mastail et Battaglia (1978) qui, une fois complétée par de l'eau de mer, permet d'obtenir une concentration finale de formol inférieure à 1%. Cette solution permet une meilleure préservation à long terme des structures et chromatophores indispensable à l'identification taxonomique des œufs et larves de poissons. Au niveau de la station 14, les échantillons doublés sont fixés dans des solutions de conservation différentes : l'un est fixé dans la solution formolée tandis que le second est conservé dans de l'alcool à 99% afin de permettre les analyses moléculaires sur certains taxons difficiles.

2.6.3 Prélèvement de l'ichtyoplancton dans les échantillons zooplanctoniques

Après rinçage à l'eau douce sous hotte d'extraction, un premier tri des échantillons est réalisé dans le but de séparer l'ichtyoplancton des autres taxons zooplanctoniques. Ce tri se réalise sous loupe binoculaire (Carl Zeiss Stemi 2000-C) en diluant l'échantillon dans de l'eau douce et en le transvasant progressivement dans des chambres de comptage pour zooplancton. Le prélèvement de l'ichtyoplancton est effectué à l'aide d'une pince capsulaire Arruga adaptée au prélèvement des œufs dont les structures sont particulièrement fragiles. Pour les échantillons conservés dans l'alcool, en vue d'être soumis à des analyses moléculaires, ceux-ci doivent rester dans l'alcool à tout instant de la manipulation.

Une fois séparés du reste du zooplancton, les taxons sont conservés par stade (œufs/larves) et plus tard par morphotype/taxon dans des micro-tubes Eppendorf de 2,5mL contenant la solution de fixation correspondante à l'échantillon initial. Ces tubes sont ensuite maintenus à température ambiante ($\sim 20^{\circ}\text{C}$) au sein du laboratoire.

2.6.4 Identification taxonomique à l'aide de critères morphologiques

Une fois les larves et œufs séparés du reste du zooplancton, ceux-ci sont triés par morphotypes puis photographiés à l'aide d'une caméra (Carl Zeiss Microscopy GmbH AxioCam 503 couleur) connectée directement à la loupe binoculaire (Carl Zeiss Stemi 508) ainsi qu'au logiciel ZEN permettant la visualisation des images en direct (version ZEN 2.3) (Figure 8).



Figure 8. Tri et photographie de l'ichtyoplancton (a) à la loupe binoculaire Carl Zeiss Stemi 2000-C et (b) à la loupe binoculaire Carl Zeiss Stemi 508 équipée de la caméra Carl Zeiss Microscopy GmbH Axiocam 503 couplée au logiciel ZEN 2.3 dont l'interface est visible en (b) pour les photographies.

Pour les œufs, la séparation par morphotype s'appuie principalement sur les critères d'identification utilisés dans les publications de Crec'hriou *et al.* (2015) et de Marinaro (1971) : la forme globale et le diamètre de l'œuf (Figure 9a et b), le nombre de globules huileux et leur diamètre (Figure 9c), l'aspect du vitellus (Figure 9d et e), l'espace périvitellin (espace entre l'enveloppe de l'œuf ou chorion et le vitellus) (Figure 9f). Il n'est pas toujours possible d'identifier spécifiquement les œufs du fait de leurs caractéristiques morphologiques communes à plusieurs espèces. Dans ce cas, il a été nécessaire de recourir à des complexes d'espèces. Ceux-ci comptent généralement des espèces de niveaux taxonomiques supérieurs phylogénétiquement très différents ce qui rend l'interprétation écologique difficile.

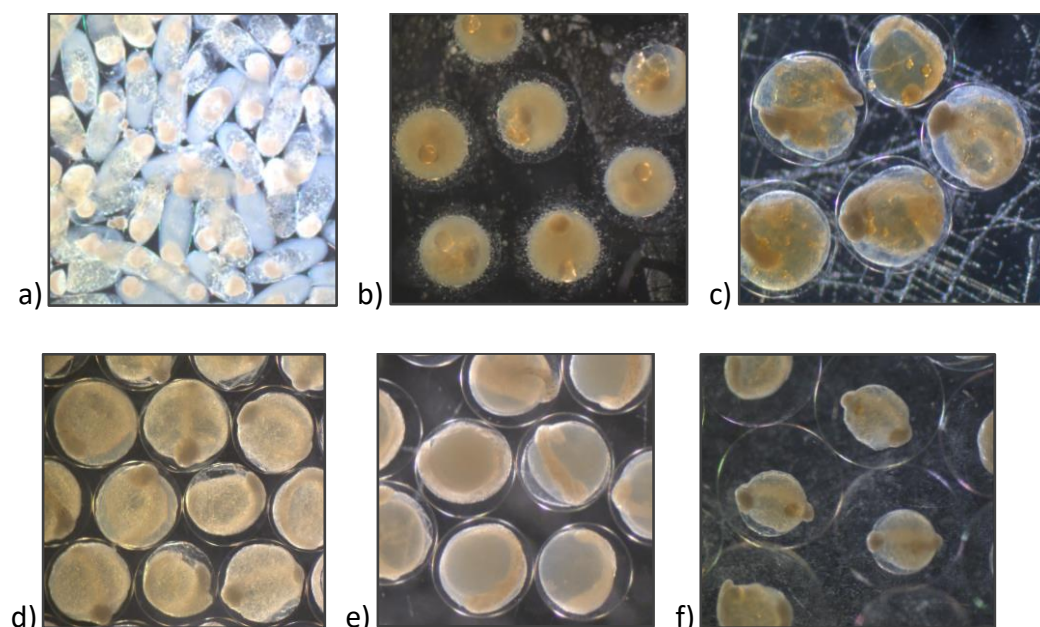


Figure 9. Critères d'identification morphologiques des œufs (a) d'*Engraulis encrasicolus* de forme ovoïde, (b) de *Maurolicus muelleri* entourés d'une structure épineuse autour du chorion, (c) de Soleidae avec de multiples globules vitellins, (d) de *Sprattus sprattus* avec un vitellus segmenté de même diamètre que (e) *Trisopterus minutus* dont le vitellus est non segmenté, (f) de *Sardina pilchardus* avec un espace périvitellin large.

Pour les larves, l'identification taxonomique est principalement basée sur des critères morphologiques et pigmentaires (Rodriguez *et al.*, 2017). D'autres guides de reconnaissance de l'ichtyoplancton, spécifiques ou pas à la Méditerranée ou à certains ordres ou familles, ont également été utilisés (Oz *et al.*, 2022 ; Besbes *et al.*, 2020 ; Ré et

Meneses, 2008 ; Munk et Nielsen, 2005 ; Russell, 1976 ; Moser et Ahlstrom, 1974). Des variations morphologiques et pigmentaires selon la zone étudiée existent et il convient d'être prudent quant à la précision des identifications effectuées. Principalement, ce sont des critères morphologiques et pigmentaires qui sont utilisés tels que la forme générale du corps des larves (Figure 10), la pigmentation (Figure 10a et b), le nombre, la forme et la position des nageoires (Figure 10d et e), la forme de la mâchoire avec présence ou pas de dents caractéristiques (Figure 10f et g), la présence de structures épineuses au niveau des opercules (Figure 10h et i), le nombre de myomères pour la discrimination des Clupéiformes.

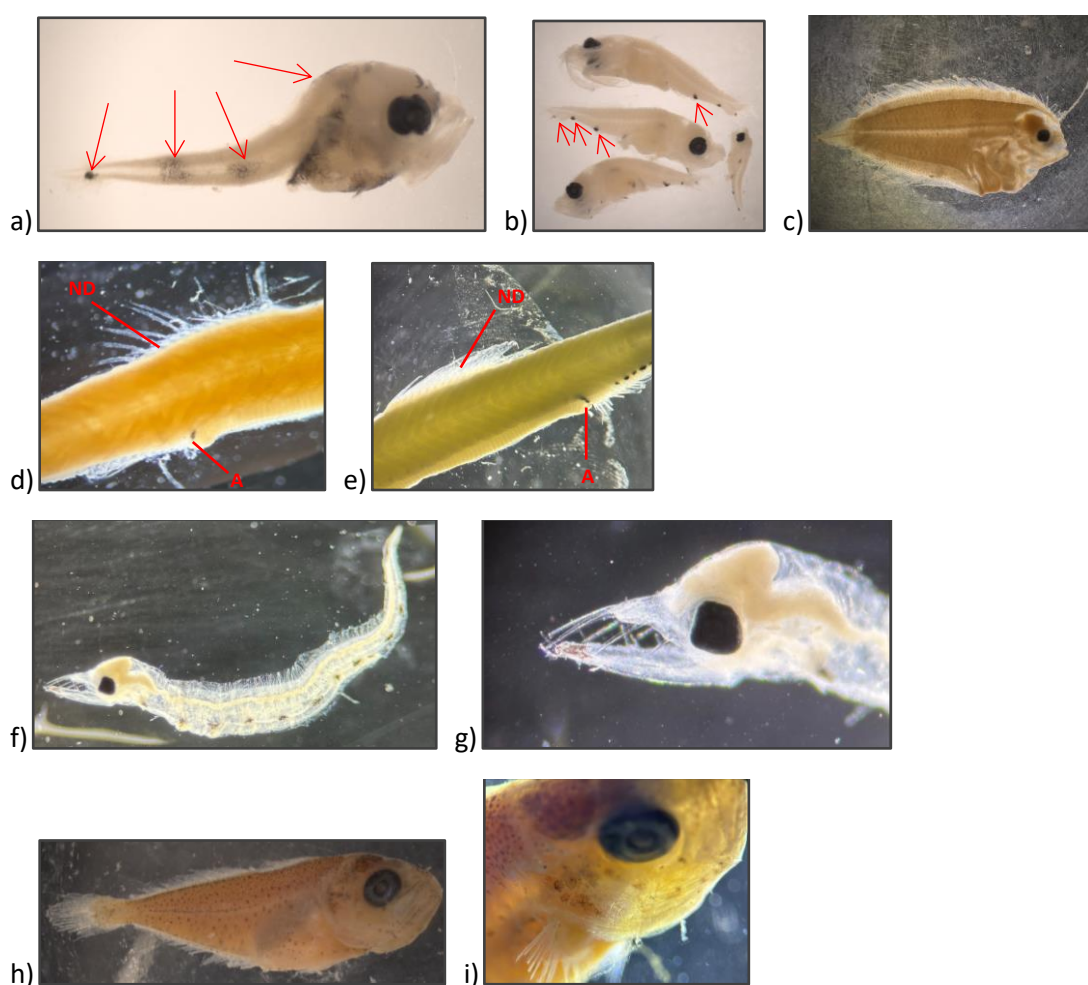


Figure 10. Critères d'identification morphologiques des larves (a) de *Merluccius merluccius* avec quatre chromatophores étoilés caractéristiques de l'espèce (flèches en rouge), (b) de *Serranus hepatus* avec des chromatophores en forme de points noirs (flèches en rouge), (c) d'*Arnoglossus* sp. de forme aplatie en comparaison aux formes allongées de (d) *Sardina pilchardus* et (e) *Engraulis encrasicolus* dont la position de la nageoire dorsale (ND) par rapport à l'anus (A) les discrimine (A en arrière de ND chez *Sardina pilchardus* ; au même niveau chez *Engraulis encrasicolus*), (f) de *Conger conger* avec ses 6 dents caractéristiques visibles en (g), (h) de *Trachurus* sp. dont l'opercule est bordé d'épines visibles en (i).

De plus, l'ensemble des échantillons de larves de clupéiformes identifiés au sein des 9 stations d'intérêt ont été envoyés au pôle Ichtyoplancton du laboratoire Ressources Halieutiques de Ifremer à Boulogne-sur-Mer, afin de les mesurer (de l'extrémité de la tête jusqu'au bout de la notocorde) et de les classer selon quatre stades de développement : stade 1 avec présence de la réserve vitelline, stade 2 avec l'absorption du vitellus et la notochorde droite, stade 3 avec une flexion de la notochorde et stade 4 avec la formation de nageoires où chaque larve a été mesurée.

2.6.5 Identification taxonomique à l'aide d'analyses moléculaires

L'identification taxonomique via des critères morphologiques et pigmentaires présente d'importantes limites à prendre en considération dans les analyses effectuées (Gleason et Burton, 2012 ; Hyde *et al.*, 2005 ; Kucera *et al.*, 2002 ; Marteinsdottir et Begg, 2002 ; Marteinsdottir et Steinarsson, 1998 ; Chambers et Leggett, 1996). Afin de pallier le maximum à ces incertitudes, près de 200 morphotypes d'œufs et larves ont fait l'objet d'analyses moléculaires. Dans le but de préciser leur identification taxonomique, 127 échantillons d'œufs et de larves issus des 4 saisons ont été triés sur la base de leur morphologie (station 14 uniquement). Un catalogue renseignant les critères d'identification de chacun des morphotypes avec prise de photographies permet de mettre en parallèle les données morphologiques de chaque morphotype et les résultats moléculaires obtenus.

Chaque échantillon a été extrait selon la méthode décrite par Duke et Burton (2020) et amplifié pour le gène *CoxI* avec les amorces universelles COI VF1 et COI VR1 décrites dans ce même article. Au total, 92 échantillons (soit 72% des échantillons analysés) ont donné une amplification correcte et ont été envoyés au séquençage (séquençage double brin). Les séquences obtenues ont été assemblées pour chaque échantillon et comparées aux séquences disponibles dans les banques de données via l'algorithme BLAST (site NCBI). Au sein de ces 92 échantillons, 37 espèces différentes ont été clairement discriminées. Pour les 35 échantillons non identifiés, une amplification avec l'amorce 16S, ciblant un gène spécifique des vertébrés, a été utilisée. Un pourcentage d'homologie des séquences est calculé lors des analyses BLAST qui fournit le degré de certitude sur l'espèce identifiée. Le plus bas pourcentage d'homologie conservé est de 82,86%. Un total de 10 échantillons n'a pas pu être identifié mais 49 espèces ont pu être discriminées et sont référencées en Annexe 3.

L'ADN de chaque larve a été extrait séparément. En revanche, concernant les œufs, les premiers essais réalisés sur l'ensemble des œufs contenus dans l'échantillon ayant résulté en une seule amplification (espèce unique, sans mélange), par la suite, l'ADN n'a été extrait que d'un seul œuf par échantillon. Une revue complète de l'ensemble des identifications morphologiques des taxons œufs a été effectuée à la suite de ces résultats afin de confirmer, infirmer ou préciser les identifications morphologiques, en se limitant cependant aux seules stations côtières.

2.7 Analyses des données

Les analyses ont été effectuées avec le langage de programmation R (R Core Team, 2021).

2.7.1 Environnement, Phyto et Zooplancton

2.7.1.1 Homogénéisation du référentiel taxinomique du zooplancton

Les catégories obtenues après la classification morphologique sur EcoTaxa correspondent à des rangs taxinomiques différents, parfois à un stade de vie particulier. De plus, certaines catégories ne sont pas à considérer car elles ne correspondent pas à des organismes zooplanctoniques. Ainsi, ces catégories sont ignorées de même que les catégories appartenant au règne Harosa, organismes unicellulaires. Les abondances des stades adultes et juvéniles d'un même embranchement sont sommées et une homogénéisation des rangs est réalisée. Pour cela, le package *taxize* (Chamberlain *et al.*, 2020) permet d'acquérir la taxonomie pour chaque taxon répertorié dans WoRMS (<https://www.marinespecies.org>).

2.7.1.2 Mesures de diversité bêta et de distances environnementales

Tout d'abord, les variables utilisées pour définir le gradient de variabilité (*i.e.* *turnover*) environnemental sont les indicateurs environnementaux présentés ci-dessus (2.3) et le logarithme de la concentration de Chl-a mesurée par HPLC. Les variables environnementales sont ensuite centrées et réduites afin de leur donner la même magnitude de variation. Une matrice de distance euclidienne est alors calculée à partir de ces variables.

Les variables d'abondance des groupes taxinomiques de phytoplancton et de zooplancton ont des variations fortes et doivent être transformées pour éviter que les

valeurs fortes aient trop de poids lors de l'ordination. Pour ce jeu de données, la transformation d'Hellinger (Legendre et Gallagher, 2001) dont l'équation est décrite ci-dessous a été choisie car elle respectait le mieux l'ordre des distances calculées (stress de la non-Metric Multidimensional Scaling le plus faible) :

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}}$$

où y_{ij} est l'abondance de l'espèce j dans l'échantillon i et y_{i+} est la somme des abondances de toutes les espèces dans l'échantillon i (somme des rangées).

Ensuite, la matrice de distance a été calculée avec la distance de Bray-Curtis, représentant alors une mesure de la diversité bêta spatio-temporelle.

2.7.1.3 Méthodes d'ordination

La méthode d'ordination choisie pour visualiser les matrices de dissimilarités des données environnementales, phyto- et zooplanctoniques est la nMDS (non-Metric Multidimensional Scaling) car elle respectait mieux la distance euclidienne observée, pour les données environnementales, et les distances de Bray-Curtis, pour les données planctoniques, par rapport à une analyse en coordonnées principales (PCoA). Pour visualiser plus facilement les gradients spatiotemporels, une couleur a été attribuée à chaque station en fonction de sa position sur les deux axes de la nMDS. Ainsi, un gradient de couleur colorimétrique RGB (Rouge, Bleu, Vert) a été créé en utilisant les coordonnées des stations dans la nMDS. Par exemple, la valeur de l'axe 1 donne l'intensité de rouge, la valeur de l'axe 2 l'intensité de vert et les valeurs négative de l'axe 1 donne l'intensité de bleu. Plus les communautés sont différentes plus leurs couleurs le sont. Les couleurs sont ensuite reportées sur la carte géographique selon les saisons. Les variables (environnementales ou taxons) sont également représentées dans l'espace réduit en utilisant la fonction *envfit()* du package *vegan* qui permet d'ajuster linéairement des vecteurs sur les axes d'une ordination. La longueur de ces flèches est proportionnelle à la corrélation avec les axes de la nMDS.

2.7.1.4 Classification hiérarchique

Une classification hiérarchique a été appliquée aux matrices de distance afin de définir des assemblages d'espèces et d'identifier des habitats pélagiques homogènes. La méthode de liaison (*i.e. linkage methods*) utilisée afin de déterminer comment agréger les stations dans des groupes est la méthode de Ward (1963). Le choix de cette méthode s'appuie, d'abord sur l'aspect du dendrogramme, puis sur une mesure de l'adéquation entre la matrice de distance et la matrice cophénétique recalculée à partir du dendrogramme (Mérigot *et al.*, 2010). La matrice cophénétique est obtenue avec la fonction *cophenetic()* du package *stats* et correspond à la distance entre les stations telle que mesurée sur le dendrogramme. En outre, le nombre de groupes optimal est défini par la fonction *NbClust()* en comparant le résultat de 30 indices différents. Le nombre de groupe choisi est donc le nombre consensuel de tous les résultats obtenus.

2.7.1.5 Espèces indicatrices

Une espèce indicatrice est attribuée à chaque groupe pour les jeux de données de phyto- et zooplancton en utilisant l'indice IndVal (*Species Indicator Values*), représentant respectivement la spécificité et la fidélité (Borcard *et al.*, 2011). Il est calculé grâce à la fonction *multipatt()* du package *indicspecies* (version 1.7.12) (De Cáceres et Legendre, 2009). La *p-value* est également calculée selon un test de permutation en utilisant 999 répétitions. L'espèce indicatrice d'un groupe est donc l'espèce avec la plus forte association et la *p-value* significative la plus faible.

2.7.1.6 Corrélations entre les différents compartiments

Dans le but de déterminer si les assemblages de communautés planctoniques sont liées entre elles et/ou à l'environnement, une analyse de corrélation entre les axes nMDS est réalisée. Pour ce faire, une matrice de corrélation de Pearson a été calculée entre les coordonnées des axes 1 et 2 des nMDS des communautés phyto- et zooplanctoniques avec les *p-value* associées, grâce à la fonction *rcorr()* du package *Hmisc*, de même pour l'étude de corrélation entre les coordonnées du phyto ou zooplancton et celles de l'environnement. Lorsque la corrélation entre deux axes était significative, une régression linéaire a été réalisée avec la fonction *lm()*.

2.7.2 Ichtyoplancton

Pour l'ensemble des analyses suivantes, l'ensemble des complexes d'espèces, individus indéterminables et morphotypes a été retiré.

2.7.2.1 Analyse de la biodiversité ichtyoplanctonique

Afin de définir la variabilité saisonnière de la structure des communautés ichtyoplanctoniques, sont calculés la richesse taxonomique (RT), définissant le nombre de taxons dans chaque échantillon :

$$RT = T$$

où T est le nombre de taxons par échantillon.

La diversité taxonomique avec l'indice de Shannon (H') qui prend en compte les taxons rares et de Simpson (D), donnant plus de poids aux taxons abondants. Ces deux indices renseignent sur la complexité de la structure d'un assemblage de taxons et rendent compte de la dominance d'un ou plusieurs taxons :

$$H' = \sum_{i=1}^{i=T} \frac{n_i}{N} \times \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{i=T} \left(\frac{n_i}{N} \right)^2$$

où n_i est le nombre d'individus de chaque taxon et N le nombre total d'individus dans un échantillon.

La régularité des taxons est également calculée avec l'indice de Pielou (J'), renseignant sur l'équitabilité entre les densités de chaque taxon.

$$J' = \frac{H'}{\log_2(T)}$$

Les indices de Shannon, Simpson et Pielou étant corrélés, seul l'indice de Shannon est présenté ici.

Ces calculs sont réalisés pour chaque stade de vie indépendamment (œufs et larves) via les packages *vegan* (version 2.6-4) (Oksanen *et al.*, 2022), *plyr* (version 1.8.8) (Wickham, 2011) et *BiodiversityR* (version 2.15-1) (Kindt et Coe, 2005).

Des Analyses de la Variance multifactorielles par permutation (permANOVAs) et tests de corrélation de Spearman ont été réalisés afin de tester, d'une part, les paramètres environnementaux pouvant significativement expliquer les indices calculés et d'autres part la corrélation entre les différents indices de diversité. Des tests non paramétriques sont préférés compte tenu de la non-normalité des données testées via des tests de Shapiro-Wilk (au seuil $\alpha=0,05$).

2.7.2.2 Classification des assemblages ichtyoplanctoniques

Pour l'ensemble des analyses réalisées dans cette partie, l'utilisation des packages R *vegan* (version 2.6-4) (Oksanen *et al.*, 2022) et *stats* (version 4.1.3) (R Core Team, 2022) est requise.

Quatre méthodes de classification ont été testées afin de représenter et regrouper les assemblages ichtyoplanctoniques en groupes (ou sous-assemblages) représentatifs : le partitionnement en k-moyennes (Kmeans) (*stats::kmeans*) non hiérarchique et la classification hiérarchique (*hclust*) (*stats::hclust*). Ces méthodes sont appliquées directement sur les matrices de densités pour la première, de distance pour la seconde ou sur les axes significatifs d'une Analyse en Composantes Principales (ACP). Pour chacune des méthodes, les densités (corrigeant partiellement l'asymétrie de la distribution des données) de l'ensemble des taxons sont log-transformés ($\log(x+1)$) puis la transformation de Hellinger (*vegan::decostand*) (Legendre et Gallagher, 2001) est appliquée, comme présentée dans la partie **2.7.1.2**.

La matrice de densités utilisée comportant un grand nombre de 0, cette transformation non sensible aux doubles zéros est recommandée. De plus, Legendre et Legendre (2012) ont démontré que cette transformation répond de façon plus linéaire aux changements de densité d'un taxon et est donc recommandée dans l'objectif de réaliser une analyse multivariée type analyse en composante principale (ACP) ou analyse de redondance (RDA). La matrice résultant de ces transformations sera désignée par le terme « matrice taxons » par la suite.

Dans cette étude, la méthode non hiérarchique Kmeans sur ACP (*vegan::cca*) a été préférée en utilisant uniquement les vecteurs propres significatifs afin de réduire l'interprétation d'un bruit trop important autour des données.

La deuxième étape consiste à définir le nombre idéal de groupes. Pour cela, l'indice de Calinski-Harabasz (Calinski et Harabasz, 1974) et l'indice de structure simple (SSI) (Dolnicar *et al.*, 1998) aident à la prise de décision (*vegan::cascadeKM*). L'utilisation du SSI a résulté en une classification plus parcimonieuse des groupes et plus écologiquement interprétables. Les saisons d'échantillonnage s'étalent généralement sur plus d'un mois, ce qui ne permet pas d'observer les successions précises de communautés ichtyoplanctoniques et crée un bruit important dans les données. Ainsi, quel que soient les méthodes et indices utilisés, la part de variance de la matrice de densité expliquée par les classifications reste faible. Des classifications avec un nombre variable de groupes proche ou inférieur à celui indiqué par le SSI ont été produites.

Enfin, des RDA sur la matrice taxons utilisant les groupes comme facteurs structurants ont été réalisées en utilisant des permutations de Monté-Carlo pour en évaluer la significativité (α fixée à 0,05) (*vegan::anova.cca*). Une analyse de l'inflation de la variance (*vegan::vif.cca*) est utilisée afin de tester la redondance inter-clusters : si la valeur pour chaque groupe est supérieure à 10 alors la multi-colinéarité inter-groupe est considérée comme haute et les regroupements comme inadaptés. Ainsi, le choix final a été effectué en prenant en compte l'ensemble de ces tests statistiques ainsi que l'interprétabilité écologique des regroupements proposés.

2.7.2.3 Détermination des taxons indicateurs des communautés

Les espèces d'ichtyoplancton indicatrices des différents groupes mis en évidence par les méthodes de classification sont déterminées de la même façon que décrit en **2.7.1.5**.

2.7.2.4 Détermination des paramètres environnementaux structurant les communautés

Pour l'ensemble des analyses réalisées dans cette partie, l'utilisation du package R *vegan* (version 2.6-4) (Oksanen *et al.*, 2022) est requise.

Une RDA sur la matrice taxons a été réalisée, utilisant divers paramètres environnementaux comme facteurs structurants et les testant par permutations de Monté-Carlo (*vegan::anova.cca*). Les paramètres suivants sont testés : latitude, longitude et bathymétrie, SST, SSS, SMT, SMS, hauteur équivalente d'eau douce, profondeur de la pycnocline, profondeur maximale de la CML et la concentration en chlorophylle a. Via une analyse de la multi-colinéarité des paramètres (*vegan::vif.cca*), les effets de certains paramètres tels que la latitude moyenne/bathymétrie ainsi que la SSS/SMS/hauteur d'eau douce équivalente et la profondeur de la pycnocline/profondeur maximale de la CML sont considérés comme fortement corrélés et seuls les premiers termes de chaque paire sont conservés dans l'analyse.

L'ensemble des analyses sont effectuées indépendamment sur les œufs et les larves. Ceci uniquement pour les échantillons issus de la station 14 dans un premier temps, pour explorer les successions temporelles et distinguer leurs saisonnalités. Puis pour l'ensemble des échantillons des 3 radiales exhaustivement analysées, pour explorer les schémas de structures spatio-temporelles des assemblages.

2.7.2.5 Préférence environnementale des taxons d'intérêt

Pour l'ensemble des analyses réalisées dans cette partie, les packages *gam* (version 1.22-2 ; Hastie, 2023) et *car* (version 3.1-2 ; Fox et Weisberg, 2019) sont utilisés.

Des modèles de régression (*gam::gam*) permettent de tester l'existence d'une relation entre le log+1 de la densité totale d'un taxon et des paramètres environnementaux et de déterminer, pour chacun, s'il existe un/des préférendums environnementaux. Afin de s'assurer de l'absence de paramètres environnementaux redondants, leur multi-colinéarité est testée via une analyse de l'inflation de la variance des facteurs (*car::vif*). Les paramètres sont retirés un par un jusqu'à ce que l'ensemble possède des valeurs d'inflation (VIF) inférieures à 2,5.

Ne s'attendant pas à des réponses linéaires, les modèles additifs généralisés (Hastie et Tibshirani, 1990) sont appliqués avec une sélection pas à pas des variables (les mêmes que celles listées en 2.7.2.4.) (*gam::step.Gam*). Pour chaque variable, les modèles nul, linéaire ou utilisant une fonction de lissage non paramétrique de type « spline » de degré 2 ou 3 ont été testés. La sélection pas à pas a été faite de façon à minimiser le critère

d'information d'Akaike (AIC) (Akaike, 1987) et résulte en un modèle final composé des seuls paramètres explicatifs informatifs de la densité étudiée.

Ce type de modèle est utilisé uniquement pour étudier chaque stade de vie disponible pour les taxons d'intérêt suivant : *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, *Merluccius merluccius*, *Mullus sp.*

3 Résultats

Lors de la campagne GOLDYS, 90 échantillons ont pu être récoltés pour le phyto- et le zooplancton. Cependant, le mois de mars 2022 n'a pas pu être échantillonné. Il est également important de signaler qu'en automne et hiver, les conditions météorologiques ont contraint les sorties en mer rendant les échantillonnages plus parsemés dans le temps entre les stations plus facilement accessibles (souvent côtières) et les autres souvent plus au large donc peu voire non accessible en présence de mauvaises conditions météorologiques (Figure 4).

3.1 Environnement, phytoplancton et zooplancton

3.1.1 Données environnementales

La distance des conditions environnementales (*i.e. turnover environnemental*) du GoL d'avril 2022 à février 2023 a été représentée en projetant les axes de l'ordination dans l'espace géographique à l'aide d'un gradient de couleur colorimétrique. Les axes obtenus par nMDS offrent une bonne représentativité de la variance de la matrice de distance environnementale d'origine, tel qu'indiqué par une valeur de stress de 0.129 (Figure 11). La classification hiérarchique indique la présence de trois groupes de stations aux conditions environnementales semblables. Ces groupes ont été représentés dans l'ordination à l'aide d'ellipses dont la couleur représente leurs positions médianes dans le gradient de couleur colorimétrique. Le premier groupe, représenté en rouge (*i.e.* comprenant les stations avec les tons de rouge) se caractérise par un déficit d'énergie potentielle important (moyenne $\pm$ erreur-type : $136.65 \pm 13.23 \text{ kg.m}^{-1}.\text{s}^{-2}$) et des températures de surface et moyennes élevées (22.14 ± 0.44 et $17.03 \pm 0.38 \text{ }^{\circ}\text{C}$) par rapport aux moyennes annuelles qui sont respectivement de 18.80 ± 0.43 et $16.06 \pm 0.26 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Ce groupe représente ainsi toutes les stations échantillonnées en été ainsi que la moitié des stations en automne. Le deuxième groupe représenté en bleu, se distingue du premier groupe (*i.e.* rouge) par une diminution des températures en hiver, et dans une moindre mesure en automne et au printemps. Ainsi, ce groupe se compose majoritairement de stations hivernales et quelques stations du large en automne et printemps. Ce groupe se caractérise alors par une couche de mélange profonde ($21.78 \pm 1.79 \text{ m}$) et une salinité de

surface élevée (37.99 ± 0.05) tandis que les valeurs moyennes annuelles dans l'ensemble du Golfe sont respectivement de 20.11 ± 1.84 m et 37.69 ± 0.08 .

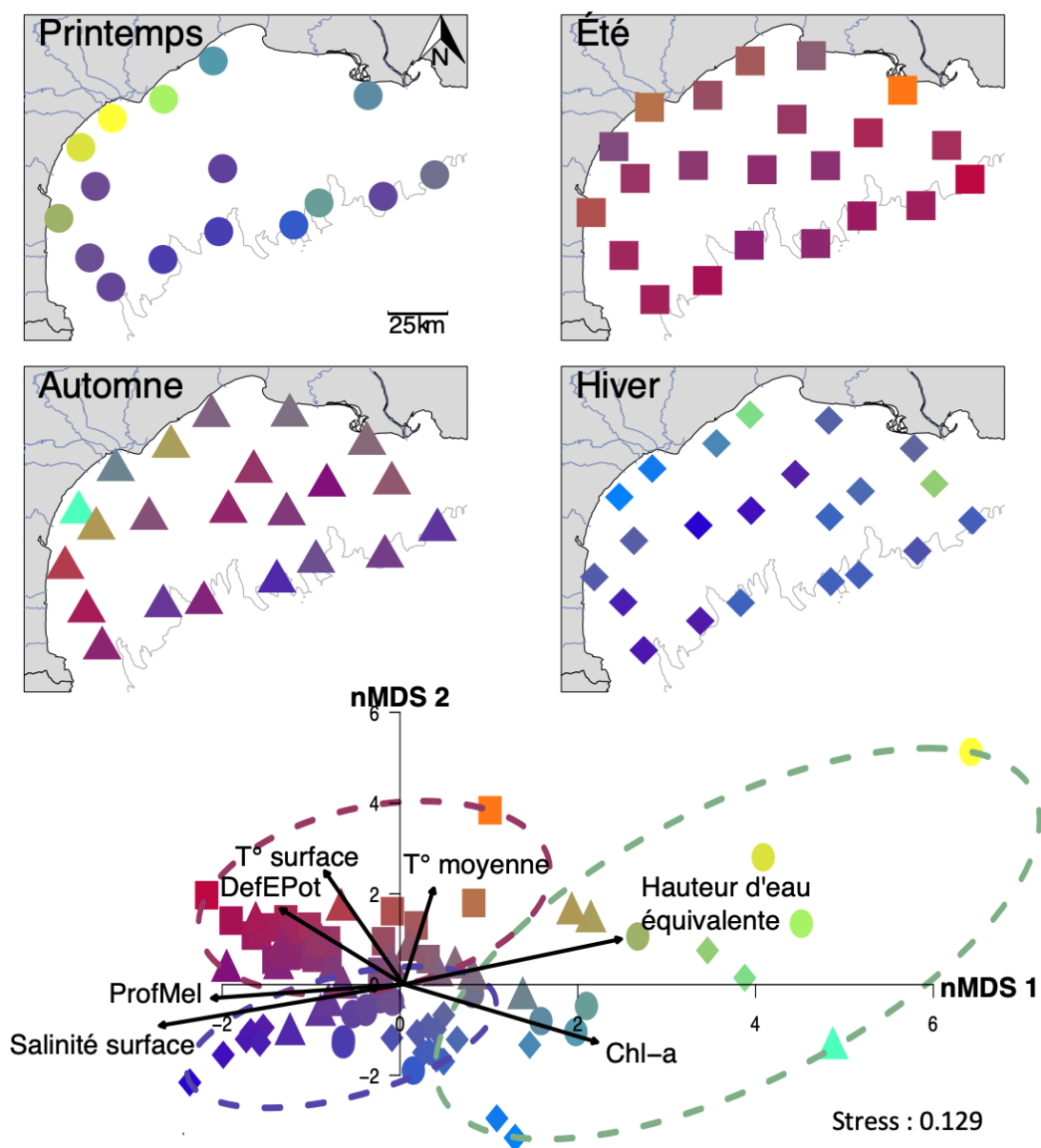


Figure 11. Cartographie de l'ordination des variables environnementales montrant le gradient de variabilité spatio-temporelle. Les couleurs des points dans l'espace bidimensionnel de la nMDS et dans l'espace géographique sont identiques. Les ellipses représentent le résultat de la classification hiérarchique. La couleur de chaque ellipse a été déterminée à partir des valeurs des couleurs primaires des centroïdes de chaque groupe dans l'espace réduit de la nMDS. Les variables utilisées sont la température surface (T° surface), température moyenne (T° moyenne), déficit d'énergie potentielle (DefEPot), la profondeur de la couche de mélange (ProfMel), la salinité de surface, la chlorophylle-a (Chl-a) et la hauteur équivalente d'eau douce.

3.1.2 Phytoplancton

Après la mesure des concentrations des pigments dans l'eau de surface (Figure 12), le logiciel CHEMTAX a permis d'obtenir les quatre matrices de ratios optimales (Tableau 1,

2, 3, 4) et le résultat de l'analyse de chémotaxonomie est présenté sur la figure 13. Ces résultats indiquent que l'abondance et la composition des communautés phytoplanctoniques de surface dans le GoL présentent une variabilité saisonnière et spatiale assez marquée sur l'année 2022-2023.

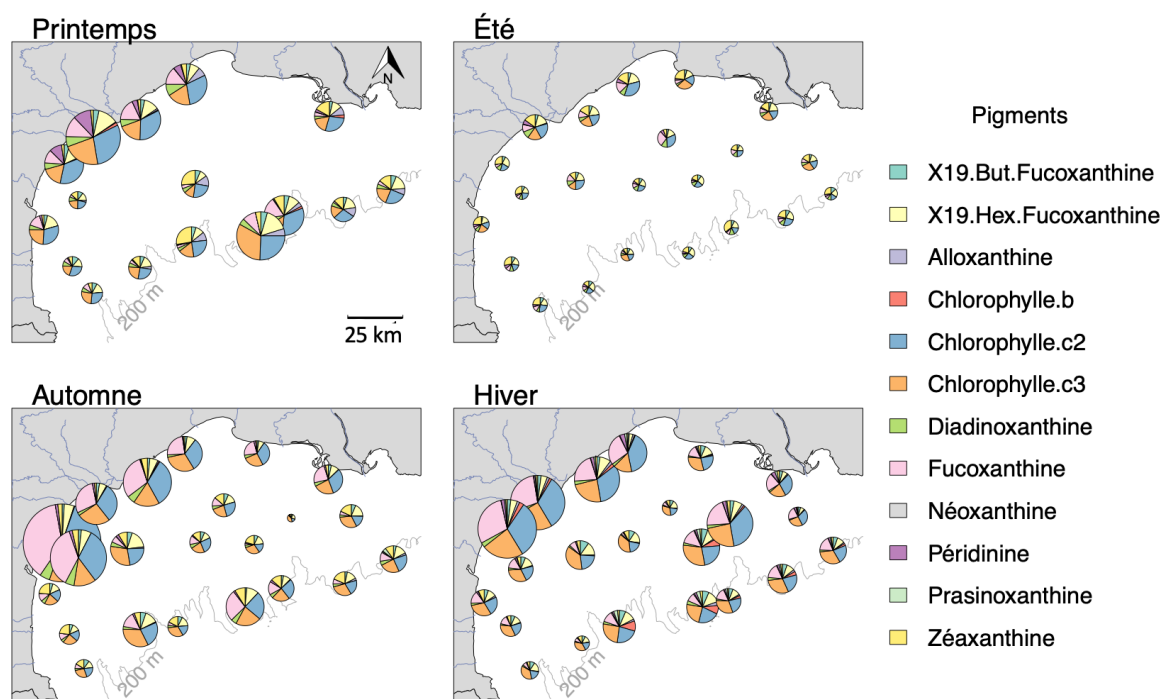


Figure 12. Composition en pigments des eaux de surfaces selon les saisons dans le Golfe du Lion sur l'année 2022-2023. La taille des cercles est proportionnelle à la chlorophylle-a totale.

D'abord, en ce qui concerne la productivité de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique, les résultats indiquent que les concentrations de Chl-a les plus fortes, se localisent au niveau des stations côtières de la partie centrale du Golfe (stations 3, 9, 14 et 18) avec un maximum en automne observé au niveau de la station 3 (1.44 mg.m^{-3}). L'été se caractérise par les concentrations de Chl-a les plus faibles avec une concentration moyenne en Chl-a de $0.06 \pm 0.01 \text{ mg.m}^{-3}$. Par ailleurs, les gradients de variabilité dans l'espace et dans le temps de la composition phytoplanctonique ont été explorés à l'aide d'une nMDS, et qui a permis d'offrir une bonne représentativité de matrices de dissimilarité de Bray-Curtis comme indiqué par une valeur de stress de 0.186 (Figure 14). De même que pour les données environnementales, cette variabilité a été représentée en projetant les axes de l'ordination dans l'espace géographique à l'aide d'un gradient de couleur colorimétrique et en définissant des groupes à l'aide d'une classification

hiérarchique. Le premier groupe représenté par la couleur rouge se caractérise par des stations dominées par des pélagophytes, haptophytes et *Synechococcus* (Figure 14). Cependant, l'indice IndVal suggère qu'uniquement *Synechococcus* et les pélagophytes peuvent être considérés comme espèces indicatrices (Tableau 5). Ce groupe comporte les stations printanières côtières à l'Ouest du Golfe, puis toutes les stations estivales. Il persiste en automne mais reste moins présent qu'en été. Par ailleurs, le deuxième groupe représenté en jaune, regroupe les stations en automne et en hiver situées dans la partie côtière et centrale du Golfe qui se caractérise par la présence de diatomées (Tableau 5, Figure 14). Enfin, le dernier groupe, représenté en bleu, se caractérise d'abord par la présence de Cryptophytes (Tableau 5) mais aussi de *Prochlorococcus* et de prasinophytes. Ce groupe représente la majorité des stations en hiver et au printemps. Il faut cependant noter qu'il existe des variations assez notables au sein de ce groupe notamment en hiver. En effet, les stations situées au centre du Golfe présentent une concentration en Chl-a faible avec une dominance des pélagophytes à l'inverse des stations les plus au large. De même, un gradient côte-large au printemps est notable. Les stations côtières ont une forte proportion de dinoflagellés contrairement à celles du large. Il est également intéressant de noter que les dinoflagellés paraissent comme le groupe taxinomique ubiquiste de toutes les communautés dans le GoL pour l'année 2022/2023. Finalement, l'axe 1 de la nMDS semblerait résumer la variabilité saisonnière définie majoritairement par des fortes concentrations en *Synechococcus* en été et des diatomées en automne et en hiver. L'axe 2 ne semble lui pas définir un gradient particulier.

Les successions phytoplanctoniques décrites ici sont retrouvées dans l'analyse temporelle plus fine des communautés phytoplanctoniques de la station 14 (Figure 15a). En effet, *Synechococcus*, pélagophytes et prasinophytes ont dominé en été puis leur proportion a diminué progressivement jusqu'en février. À l'inverse, la proportion des diatomées a augmenté jusqu'à une dominance de ce taxon en novembre. Ce mois correspond, par ailleurs, au maximum de la Chl-a.

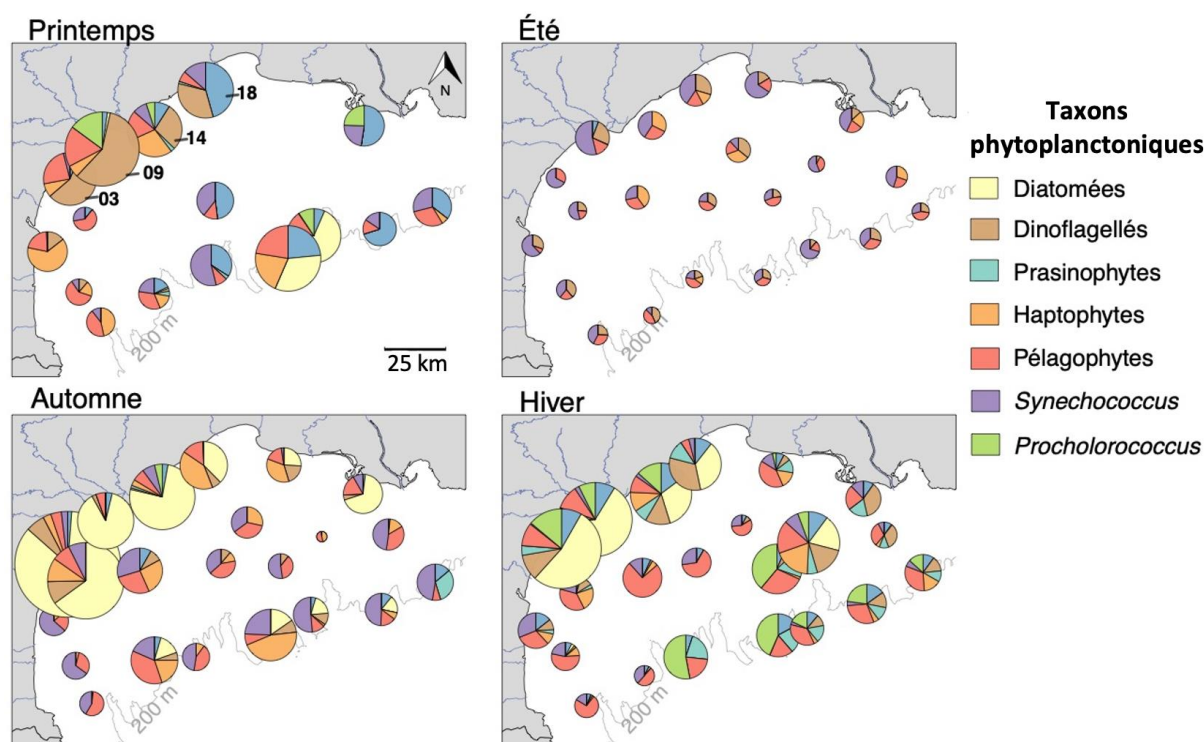


Figure 13. Composition en phytoplancton des eaux de surfaces selon les saisons dans le Golfe du Lion sur l'année 2022-2023. La taille des cercles est proportionnelle à la chlorophylle-a totale.

Tableau 5. Valeurs de l'indice IndVal pour chaque taxon phytoplanctonique caractérisant les groupes de stations. Les taxons indicateurs sont surlignés en gris. Les *p-values* significatives sont inférieures à 0.05 (gras).

Groupe	Taxons	IndVal	<i>p-value</i>
Bleu	Cryptophytes	0.774	0.001
Jaune	Diatomées	0.933	0.001
	<i>Prochlorococcus</i>	0.589	0.007
	Prasinophytes	0.548	0.031
	Dinoflagellés	0.544	0.387
Rouge	<i>Synechococcus</i>	0.692	0.001
	Pélagophytes	0.630	0.003
	Haptophytes	0.551	0.247

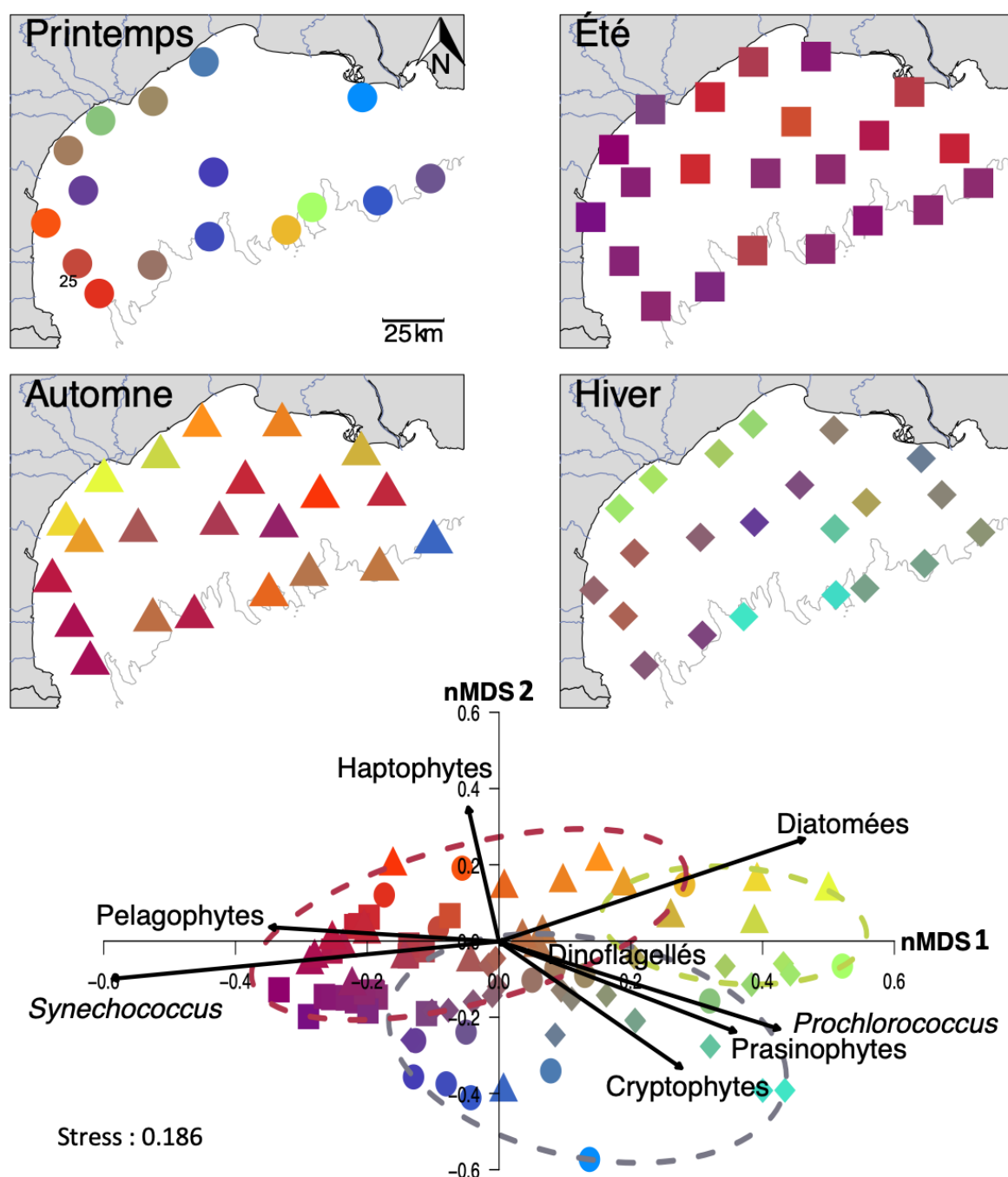


Figure 14. Cartographie de l'ordination des taxons phytoplanctoniques montrant le gradient de variabilité spatio-temporelle. Les couleurs des points dans l'espace bidimensionnel de la nMDS et dans l'espace géographique sont identiques. Les ellipses représentent le résultat de la classification hiérarchique. La couleur de chaque ellipse a été déterminée à partir des valeurs des couleurs primaires des centroides de chaque groupe dans l'espace réduit de la nMDS.

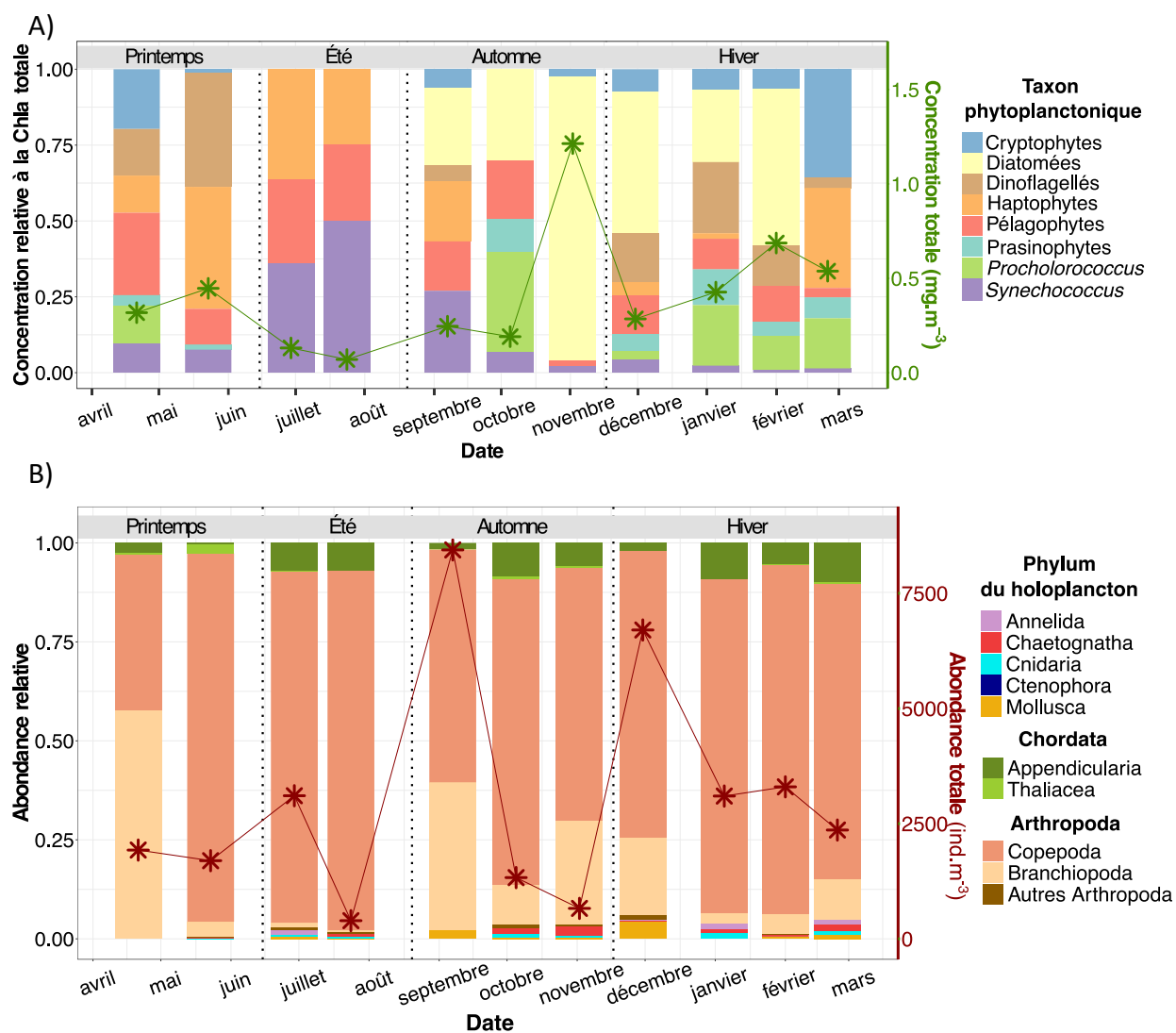


Figure 15. Évolution temporelle de la composition des communautés phytoplanctoniques (a) et holozooplanctoniques (b) à la station 14 dans le Golfe du Lion sur l'année 2022/2023

Tableau 1. Matrice finale de ratios pigments/chlorophylle-a du cluster 1 obtenue par CHEMTAX

	Chl_c3	Chl_c2	Peri	But-fucc	Fuco	Pras	Hex-fuco	Zea	Allo	Chl_b	Chl_a
Cryptophytes	0	0.056	0	0	0	0	0	0	0.101	0	0.843
Diatoms	0.014	0.021	0	0	0.097	0	0	0	0	0	0.866
Dinoflagellates	0	0.038	0.082	0	0	0	0	0	0	0	0.880
Prasinophytes	0	0	0	0	0	0.098	0	0	0	0.031	0.871
Haptophytes	0.035	0.023	0	0	0.006	0	0.069	0	0	0	0.867
Pelagophytes	0.023	0.016	0	0.102	0.012	0	0	0	0	0	0.847
<i>Synechococcus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.191	0	0	0.809
<i>Prochlorococcus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.042	0	0.093	0.865

Tableau 2. Matrice finale de ratios pigments/chlorophylle-a du cluster 2 obtenue par CHEMTAX

	Chl_c3	Chl_c2	Peri	But-fuco	Fuco	Pras	Hex-fuco	Zea	Allo	Chl_b	Chl_a
Cryptophytes	0	0.041	0	0	0	0	0	0	0.096	0	0.863
Diatoms	0.012	0.019	0	0	0.104	0	0	0	0	0	0.866
Dinoflagellates	0	0.031	0.089	0	0	0	0	0	0	0	0.880
Prasinophytes	0	0	0	0	0	0.110	0	0	0	0.023	0.867
Haptophytes	0.029	0.021	0	0	0.005	0	0.068	0	0	0	0.877
Pelagophytes	0.018	0.012	0	0.110	0.008	0	0	0	0	0	0.851
<i>Synechococcus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.169	0	0	0.831
<i>Prochlorococcus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.027	0	0.107	0.866

Tableau 3. Matrice finale de ratios pigments/chlorophylle-a du cluster 3 obtenue par CHEMTAX

	Chl_c3	Chl_c2	Peri	But-fuco	Fuco	Pras	Hex-fuco	Zea	Allo	Chl_b	Chl_a
Cryptophytes	0	0.066	0	0	0	0	0	0	0.057	0	0.877
Diatoms	0.021	0.042	0	0	0.071	0	0	0	0	0	0.866
Dinoflagellates	0	0.026	0.110	0	0	0	0	0	0	0	0.864
Prasinophytes	0	0	0	0	0	0.026	0	0	0	0.045	0.929
Haptophytes	0.022	0.011	0	0	0.005	0	0.100	0	0	0	0.861
Pelagophytes	0.025	0.010	0	0.106	0.008	0	0	0	0	0	0.851
Synechococcus	0	0	0	0	0	0	0	0.195	0	0	0.805
Prochlorococcus	0	0	0	0	0	0	0	0.034	0	0.049	0.917

Tableau 4. Matrice finale de ratios pigments/chlorophylle-a du cluster 4 obtenue par CHEMTAX

	Chl_c3	Chl_c2	Peri	But-fuco	Fuco	Pras	Hex-fuco	Zea	Allo	Chl_b	Chl_a
Cryptophytes	0	0.035	0	0	0	0	0	0	0.110	0	0.855
Diatoms	0.011	0.035	0	0	0.094	0	0	0	0	0	0.860
Dinoflagellates	0	0.025	0.119	0	0	0	0	0	0	0	0.857
Prasinophytes	0	0	0	0	0	0.019	0	0	0	0.046	0.935
Haptophytes	0.017	0.029	0	0	0.013	0	0.078	0	0	0	0.862
Pelagophytes	0.039	0.022	0	0.082	0.008	0	0	0	0	0	0.848
<i>Synechococcus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.176	0	0	0.824
<i>Prochlorococcus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.044	0	0.080	0.876

3.1.3 Zooplancton

Dans l'ensemble de l'année 8 phylums, 20 classes, 37 ordres, 64 familles, 40 genres et 18 espèces ont été identifiés.

Sur l'année 2022-2023, l'abondance totale du mésozooplancton est minimale en hiver ($884.8 \pm 118.4 \text{ ind.m}^{-3}$). Puis, le printemps présente une moyenne un peu plus élevée ($1222.4552 \pm 182.3 \text{ ind.m}^{-3}$), suivie de l'été ($1491.1 \pm 290.4 \text{ ind.m}^{-3}$). L'automne est donc la saison où l'abondance moyenne est maximale ($1968.6 \pm 340.8 \text{ ind.m}^{-3}$). Par ailleurs, le méroplancton (*i.e.* zooplancton temporaire, constitué par des organismes d'espèces benthiques ou nectoniques ne possédant qu'un ou plusieurs stades de vie à l'état planctonique) représente entre 2 et 4% des organismes zooplanctoniques échantillonnés sur toutes les saisons dans le GoL sur l'année 2022–2023 (Figure 16). Cette faible proportion, liée à leur courte vie planctonique (quelques jours à plusieurs semaines), s'est traduite par une grande fluctuation des communautés méroplanctoniques entre les stations et les saisons (Figure 17) et introduit une grande variabilité dans le jeu de données, qui masque les patrons de variabilité de l'holoplancton (*i.e.* organismes qui passent l'intégralité de leur cycle de vie à l'état planctonique). C'est pourquoi, dans la suite des résultats seuls les organismes holoplanctoniques ont été étudiés. A noter qu'on a considéré ici que le taxon Mollusca appartenait à l'holoplancton même s'il n'est pas possible de distinguer par imagerie les stades véligères des mollusques (donc méroplanctonique) de certaines espèces de ptéropodes qui sont holoplanctoniques. De même, il est difficile de distinguer les annélides holoplanctoniques et des annélides méroplanctoniques par imagerie. Ici les larves d'annélides ont été classées dans le méroplancton, et les annélides adultes (essentiellement des Tomopteris, facilement identifiables par imagerie) dans l'holoplancton faute de pouvoir mieux les distinguer.

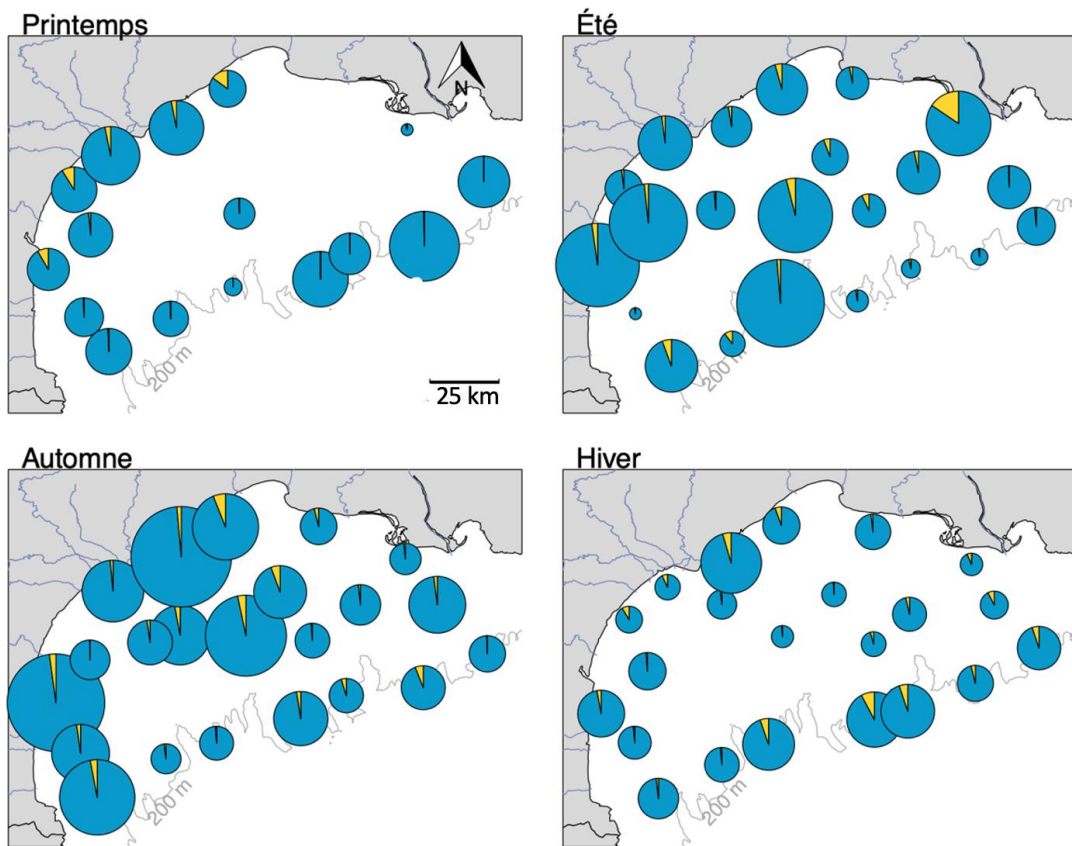


Figure 16. Proportion du méroplancton (jaune) et du holoplancton (bleu) selon les saisons dans le Golfe du Lion sur l'année 2022-2023. La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance totale.

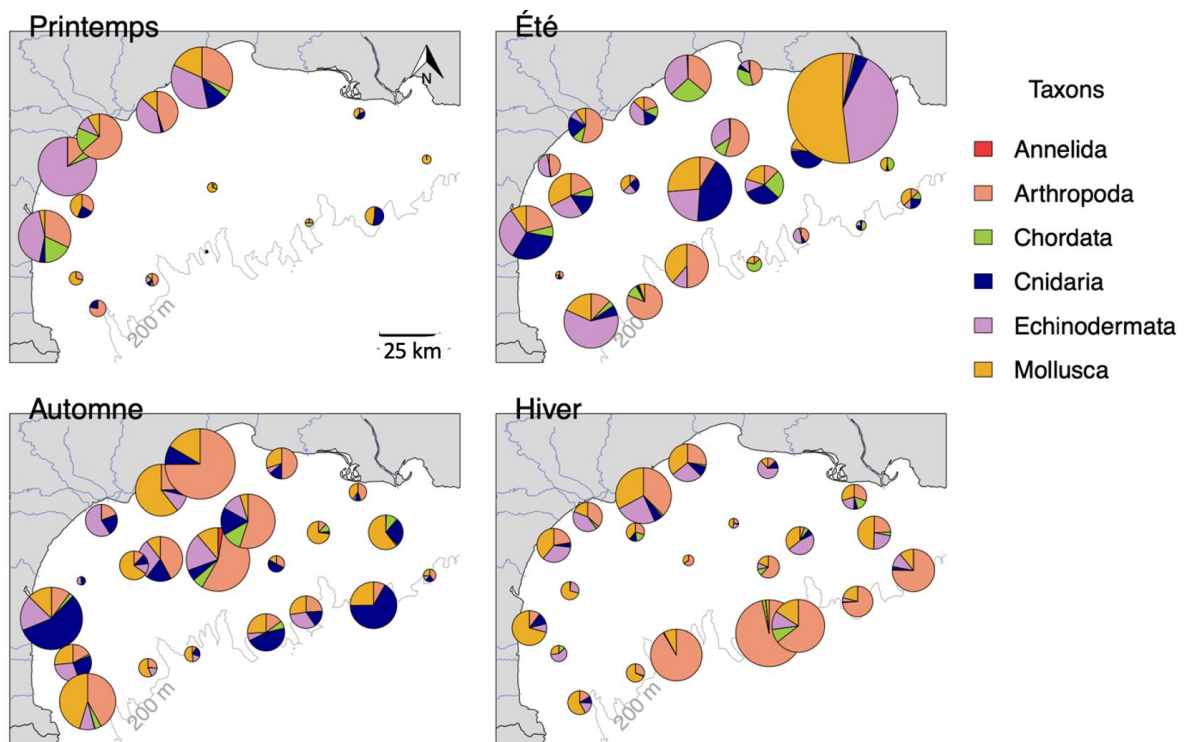


Figure 17. Composition du méroplancton selon les saisons dans le Golfe du Lion sur l'année 2022-2023.

La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance totale du méroplancton.

Ensuite, les résultats indiquent que les arthropodes et les chordés (Appendicularia et Thaliacea, l'ichtyoplancton, traité plus loin, appartenant lui au méroplancton) constituent les deux principaux phylums de l'holoplancton (Figure 18). Ainsi, seules les classes appendiculaires, thaliacés, copépodes et branchiopodes ont été prises en compte dans l'analyse. Les thaliacés comprennent majoritairement les salpes (Salpida). Les « autres arthropodes » comprennent les classes ostracode, amphipode et euphausiacé. Les branchiopodes sont constitués de cladocères Podonidae ou Penilia avirostris. Les copépodes sont majoritaires sur toutes les stations à toutes saisons sauf pour les stations à l'Ouest en automne, où ce sont les cladocères (Figure 18). Malgré la dominance quasi-permanente des copépodes, des variations spatio-temporelles des autres taxons existent. Par exemple, une augmentation de la proportion des thaliacés a été observée au printemps. L'ensemble de ces variations a été résumé à l'aide d'une nMDS qui affiche une valeur de stress de 0.137 (Figure 19) et qui permet de distinguer trois groupes (*i.e.* représentés en rouge, jaune et bleu). Au printemps et en hiver, le groupe bleu, caractérisé par les copépodes (Figure 19, Tableau 6) domine. Ce groupe correspond aux communautés composées presque exclusivement de copépodes. Cependant, les stations côtières centrale du Golfe (3, 9 et 14) font partie du groupe jaune, indicateur des branchiopodes (Tableau 6) au printemps ainsi que les stations à l'Ouest en hiver. Ce groupe des branchiopodes, qui se caractérise aussi par la présence de mollusques, domine en été et en automne particulièrement à l'Ouest et sur les stations les plus au large. Puis, le groupe rouge indicateur des chaetognathes est présent majoritairement à l'Est en été et sur une station en automne. Ce groupe se caractérise par la présence de tous les taxons holoplanctoniques avec une plus faible proportion des copépodes et une augmentation des proportions des appendiculaires, thaliacés, cténophores, annélides et des autres arthropodes. Finalement, l'interprétation des axes de la nMDS indique que l'axe 1 représente le gradient de dominance des copépodes alors que l'axe 2 permet de différencier les communautés à branchiopodes majoritairement à l'Ouest et au large du reste des communautés holoplanctoniques.

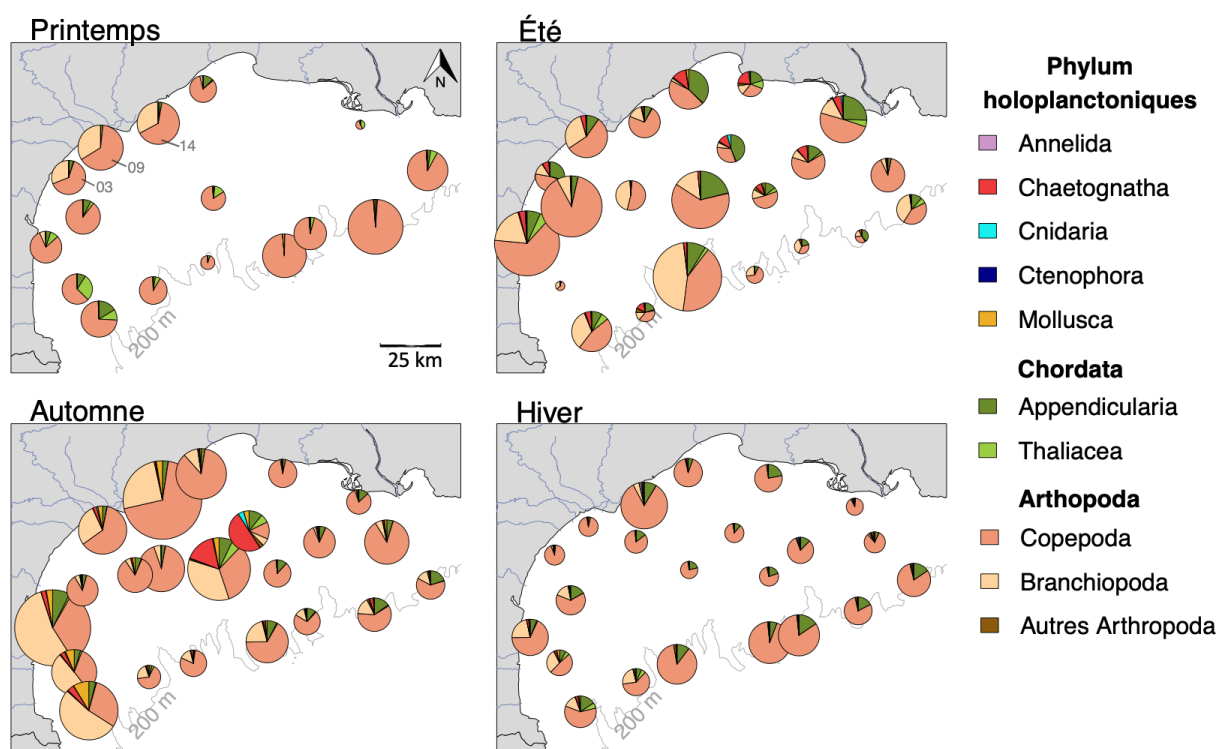


Figure 18. Carte de la composition de l'holoplancton selon les saisons dans le Golfe du Lion sur l'année 2022-2023. La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance totale. Par souci de visibilité, les classes appartenant au phylum Arthropoda et représentant moins de 5% de la communauté pour chaque station sont regroupées dans « Autres Arthropoda ».

Tableau 6. Valeurs de l'indice IndVal pour chaque taxon holoplanctonique caractérisant les groupes de stations obtenus par classification hiérarchique. Les taxons indicateurs sont surlignés en gris. Les *p-values* significatives sont inférieures à 0.05 (gras).

Groupe	Taxons	IndVal	<i>p-value</i>
Bleu	Copepoda	0.638	0.001
Jaune	Branchiopoda	0.738	0.001
	Annelida	0.525	0.709
Rouge	Chaetognatha	0.802	0.001
	Cnidaria	0.744	0.001
	Appendicularia	0.705	0.001
	Autres Arthropoda	0.674	0.025
	Thaliacea	0.662	0.090
	Mollusca	0.630	0.102
	Ctenophora	0.494	0.014

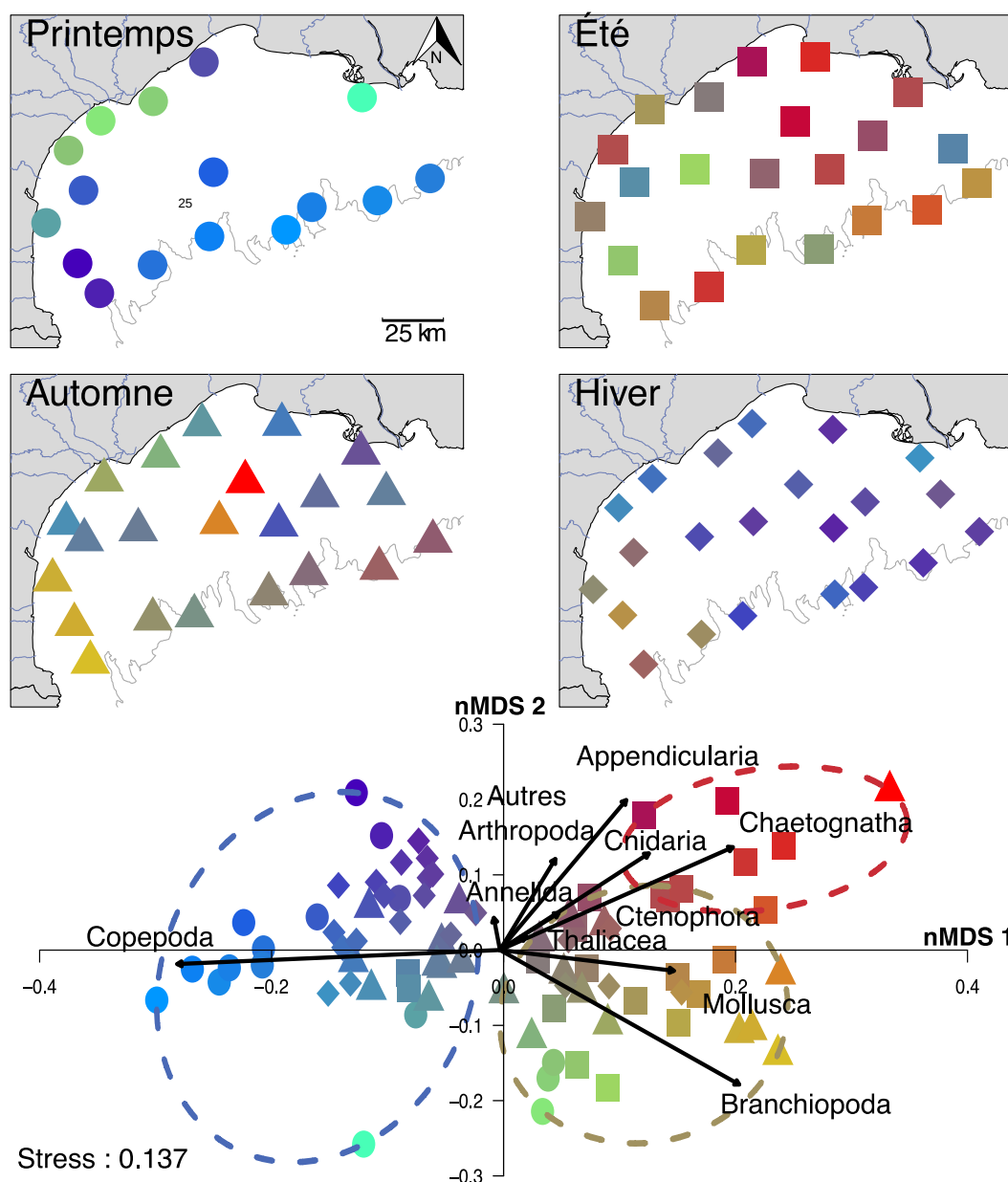


Figure 19. Cartographie de l'ordination des taxons phytoplanctoniques montrant le gradient de variabilité spatio-temporelle. Les couleurs des points dans l'espace bidimensionnel de la nMDS et dans l'espace géographique sont identiques. Les ellipses représentent le résultat de la classification hiérarchique. La couleur de chaque ellipse a été déterminée à partir des valeurs des couleurs primaires des centroïdes de chaque groupe dans l'espace réduit de la nMDS.

L'analyse temporelle des successions des communautés holoplanctoniques de la station mensuelle 14, permet de décrire d'une manière plus fine la dynamique des communautés côtières de la partie centrale du Golfe, et de corroborer les observations précédentes (Figure 15b). En effet, les cladocères représentent plus de la moitié de la densité totale de l'holoplancton en avril, puis sont remplacés par les copépodes devenus dominants en été en composant ainsi la quasi-totalité de la communauté. Un

développement des cladocères et des mollusques est également observé en automne avec une tendance à la baisse jusqu'en février.

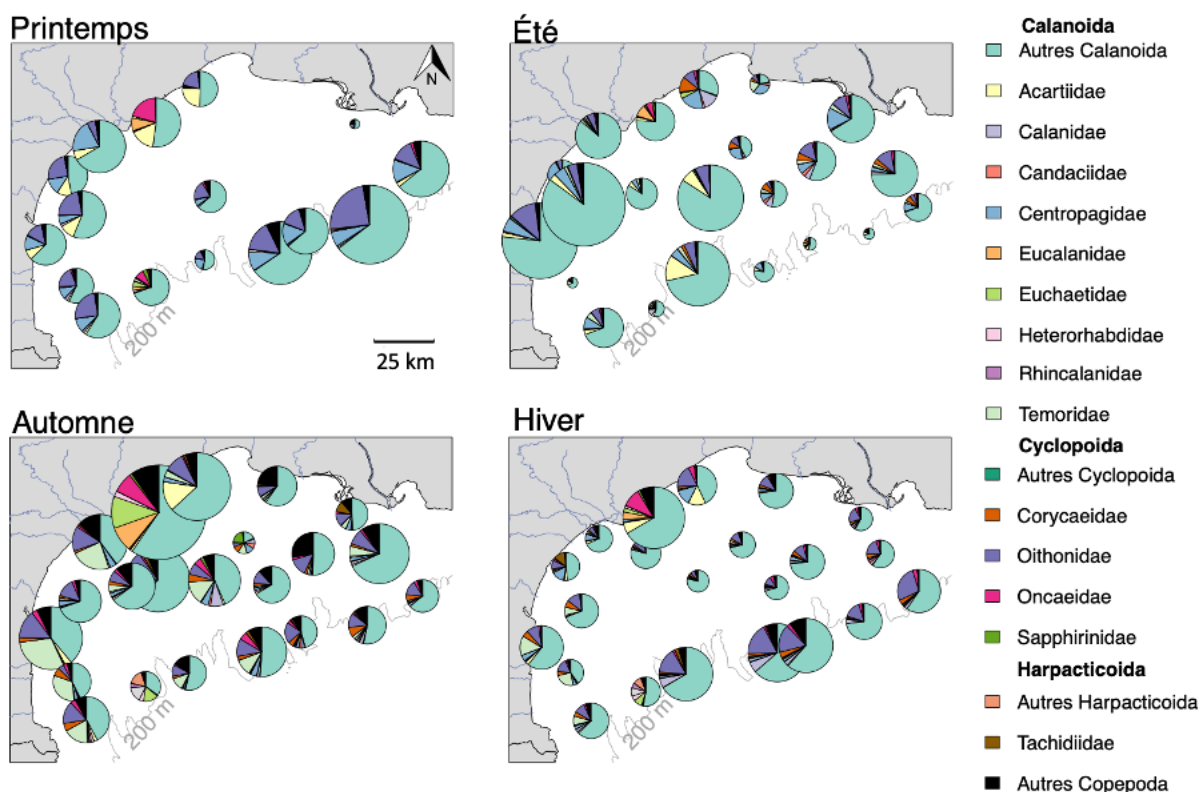


Figure 20. Carte de la composition de la communauté de copépodes selon les saisons dans le Golfe du Lion sur l'année 2022-2023. La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance des copépodes. Par souci de visibilité, les familles représentant moins de 5% de la communauté sont regroupées dans « Autres » avec les organismes dont la famille n'a pas pu être identifiée au ZooScan. « Autres Copepoda » comprend les copépodes dont l'ordre n'a pas été identifié.

La variabilité spatiale et intra-annuelle des copépodes est représentée par la figure 20. L'ordre des copépodes dominant est celui des Calanoida notamment en été, suivi par les Cycloipoda. Les ordres Harpacticoida sont présents mais en plus faible quantité. Par ailleurs, les copépodes dont l'ordre n'a pas pu être identifié représentent une quantité non négligeable (5%) de vignettes notamment en automne (10%). Les Cycloipoda représenté majoritairement par la famille des Oithonidae, étaient plus importants au printemps et en hiver mais peu nombreux en été. De plus, la famille des Corycaeiidae se développe en été et persiste en automne et hiver. Les Oncaeidae se développent sur l'ensemble du Golfe en automne et en hiver. Par ailleurs, la majorité des copépodes sont des stades copépodites de l'ordre des Calanoida dont la famille n'a pas pu être identifiée

à l'aide de l'imagerie du ZooScan. Au sein des Calanoida, les Centropagidae semblent davantage présent au printemps ainsi que les Acartiidae sur les stations côtières. La famille des Temoridae est importante en automne et en hiver notamment à l'ouest. La famille des Candaciidae est plus présente en été mais représente une faible proportion. Les familles Eucalanidae et Euchaetidae sont présentes seulement à la station 14.

3.1.4 Corrélations entre hydrologie, phytoplancton et zooplancton

L'étude des corrélations (r) entre les axes des différentes nMDS montre une corrélation entre l'environnement et chaque communauté planctonique mais également entre le phytoplancton et l'holoplancton (Figure 21). En effet, l'axe 1 de la nMDS des communautés phytoplanctoniques est corrélée avec les deux axes résumant la variabilité de l'environnement ($r = 0.32$; $p\text{-value} = 0.0032$ et $r = -0.42$, $p\text{-value} = 0.0000$ axe 1 et 2 respectivement). De même, il existe une corrélation entre l'axe 1 de l'ordination de l'holoplancton et l'axe 2 de l'environnement ($r = 0.42$; $p\text{-value} = 0.0000$). Les communautés phytoplanctoniques et holoplanctoniques sont également corrélées par l'axe 1 de leur ordination ($r = -0.50$, $p\text{-value} = 0.0000$). Par ailleurs, l'analyse temporelle de la concentration totale en Chl-a et l'abondance totale en zooplancton, confirme ce lien (Figure 22). En effet, les résultats montrent des pics d'abondance des copépodes qui apparaissent avec un décalage après le pic de Chl-a au printemps et en automne. Cependant, le décalage dans la réponse du zooplancton au bloom de phytoplancton n'est pas observable sur l'ensemble de la série, dans la mesure où le maximum annuel du zooplancton a eu lieu simultanément avec un petit pic de Chl-a en septembre.

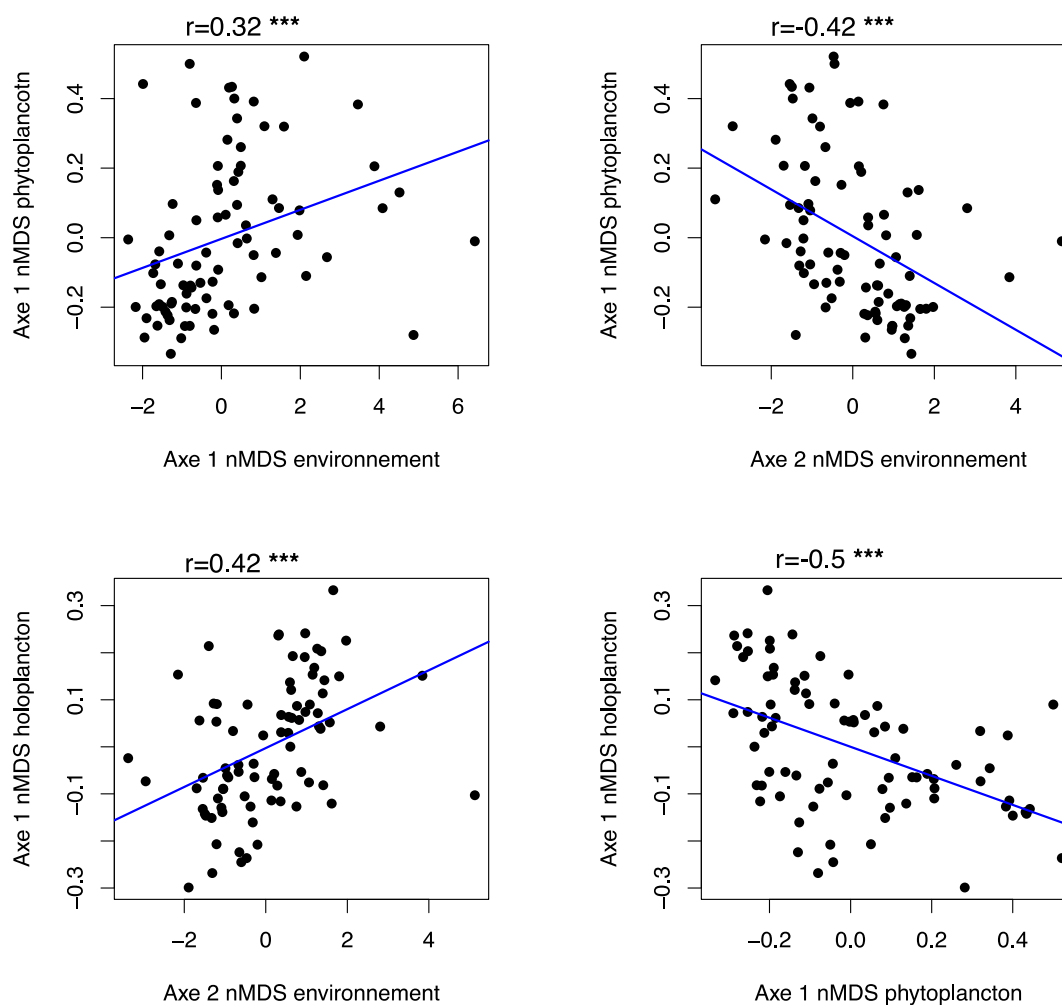


Figure 21. Corrélation significative entre les coordonnées des stations sur les axes de nMDS de l'environnement, du phytoplancton et d'holoplancton calculée avec le coefficient de Pearson (r). * signifie que la p -value est inférieure à 0.0001. Toutes les régressions linéaires (bleu) sont significatives (p -value < 0.005).**

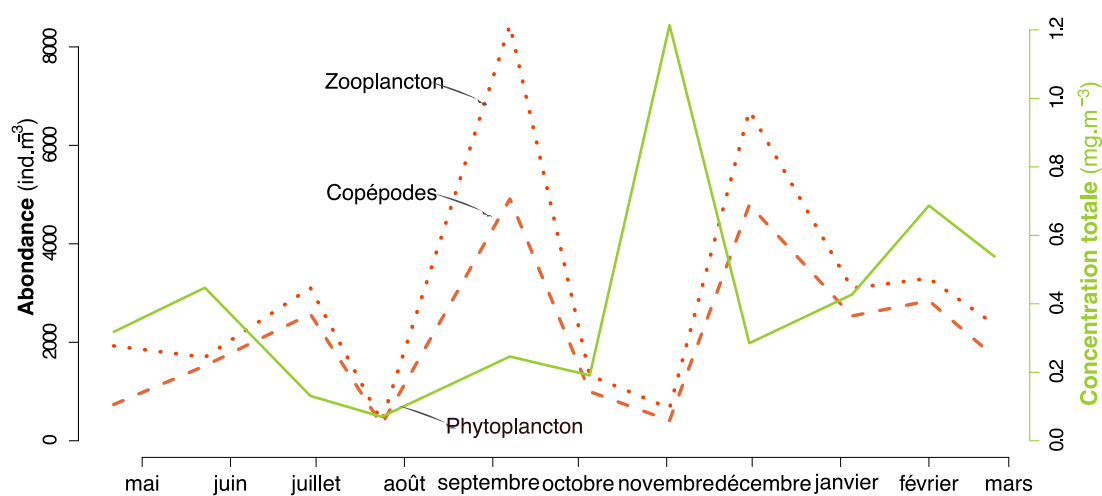


Figure 22. Évolution temporelle de l'abondance totale du phytoplancton et du zooplancton au niveau de la station 14 dans le Golfe du Lion sur l'année 2022/2023.

3.2 Ichtyoplancton

3.2.1 Inventaires faunistiques de l'ichtyoplancton

L'inventaire ichtyoplanctonique total réalisé au niveau des 9 stations échantillonnées exhaustivement est disponible en Annexe 4. Celui-ci renseigne à la fois des densités et de la présence saisonnière de chaque taxon référencé. Également, sont annexées diverses cartographies de la distribution spatio-temporelle des stades de vie ichtyoplanctoniques des taxons observés dans ces échantillons (Annexe 5).

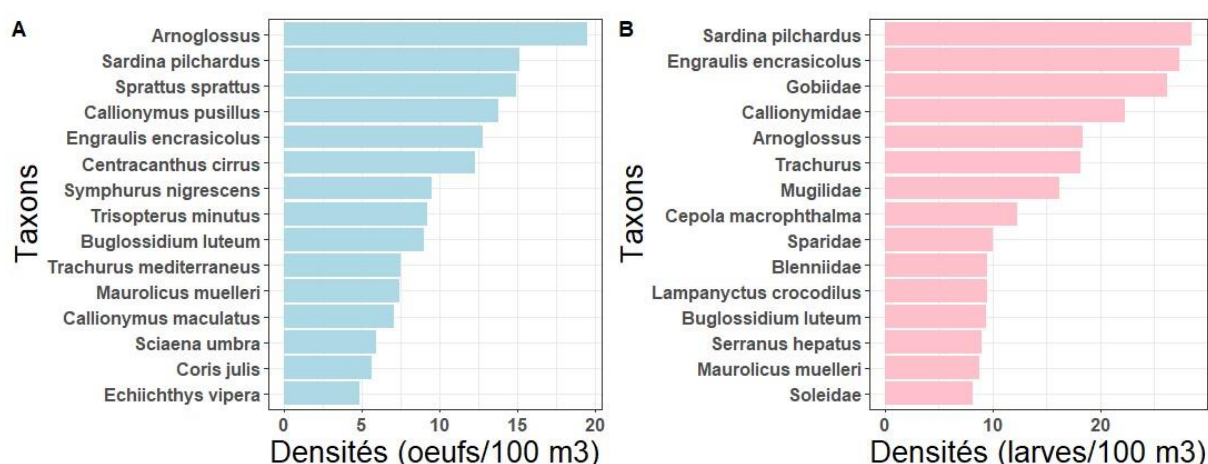


Figure 23. Représentation des 15 taxons dominants l'ensemble des échantillons exhaustivement analysés (soit 9 stations par saison dont la station mensuelle) avec (A) les œufs et (B) les larves.

Pour la totalité des saisons, 14 471 œufs ont été dénombrés dont 81% analysés sur l'ensemble des stations. Parmi ceux-ci 0,5% étaient indéterminables car trop endommagés durant les différentes étapes de prélèvement et traitement des échantillons. 123 taxons œufs dont 67 complexes d'espèces et 5 morphotypes ont été identifiés. Également, 12 200 larves ont été dénombrées dont 84% analysées avec 1,5% d'indéterminables. Au total, 93 taxons au stade larvaire ont été identifiés dont 25 morphotypes. Parmi ces taxons, les clupéiformes (*Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, *Sprattus sprattus*) représentaient à eux seuls 55% et 63% des abondances d'œufs et de larves de l'ensemble des échantillons. Au niveau des 3 radiales exhaustivement analysées, *Arnoglossus sp.*, *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus* et *Callionymus sp.* faisaient partie des taxons dominants les plus densément observés pour les deux stades de vie ichtyoplanctoniques, toutes saisons confondues (Figure 23).

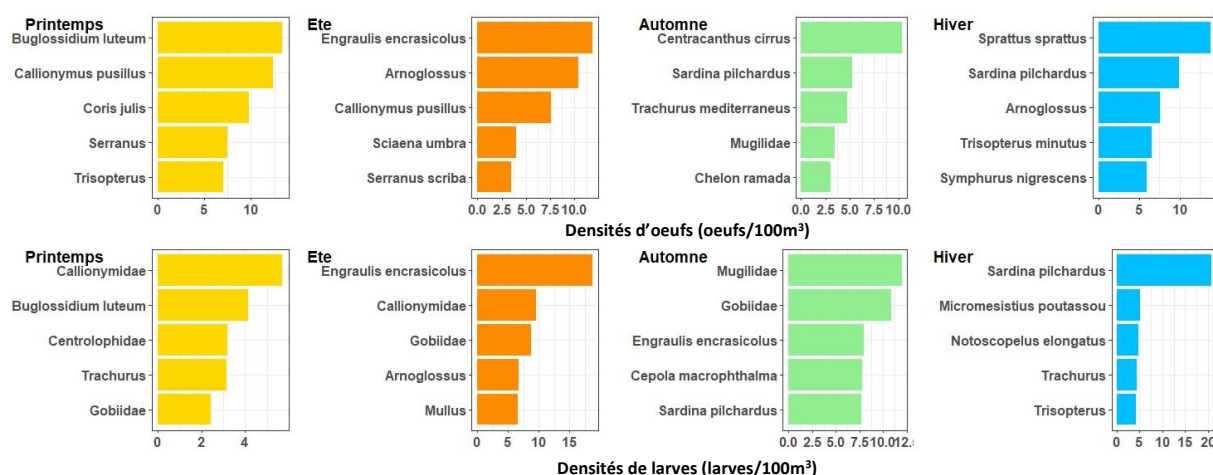


Figure 24. Représentation des 5 taxons dominants (en termes de densités d'individus pour 100 m³) à chaque saison d'échantillonnage avec les œufs (en haut) et les larves (en bas) pour les 9 stations analysées de manière exhaustive dont la station mensuelle 14.

Des différences de composition en taxons dominants ont été cependant observées entre les saisons et entre les stades de vie (Figure 24). Au printemps, *Buglossidium luteum* et plusieurs espèces de *Callionymus sp.* dominaient pour les deux stades. L'identification des œufs permettant une plus grande précision taxonomique indique que *Callionymus pusillus* est l'espèce majoritairement représentante de ce genre pendant cette saison. En été, une forte dominance de larves d'*Engraulis encrasicolus* a été observée tandis qu'au niveau des œufs, ce taxon partageait la dominance avec *Arnoglossus sp.* et *Callionymus pusillus*. En automne, on observait une forte dominance des œufs de *Centracanthus cirrus* tandis que les plus fortes densités larvaires étaient partagées entre les *Mugilidae*, *Gobiidae*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus* et *Cepola macrophthalma*. En hiver, les larves de *Sardina pilchardus* étaient largement dominantes tandis qu'une plus grande régularité était observée au niveau des œufs avec, notamment, la dominance partagée de *Sardina pilchardus* et *Sprattus sprattus*.

3.2.2 Etude de la structure des communautés ichthyoplanctoniques

Les échantillonnages mensuels (station 14) proches des côtes de Sète ont permis d'étudier la dynamique des structures communautaires ichthyoplanctoniques du GoL à une échelle de temps réduite (mois). Les densités totales, richesses taxonomiques (RT) et indice de Shannon (H') ont été calculées par échantillon pour chaque stade de vie (Figure 25). Globalement, à cette station côtière, une importante variabilité inter-mensuelle des structures communautaires ichthyoplanctoniques a été observée. Quel que soit le stade de

vie, ces variations n'ont pu être reliées à aucun des paramètres environnementaux. Trois pics de chacun des paramètres étudiés ont été observés pour les œufs et larves de poissons : au printemps, à l'intersaison été/automne et à la fin de l'hiver pour les premiers ; légèrement décalé à l'intersaison printemps/été, à l'automne et en fin d'hiver pour les seconds. Les périodes inter-pics étaient généralement associées à de faibles densités et richesses

en

taxons.

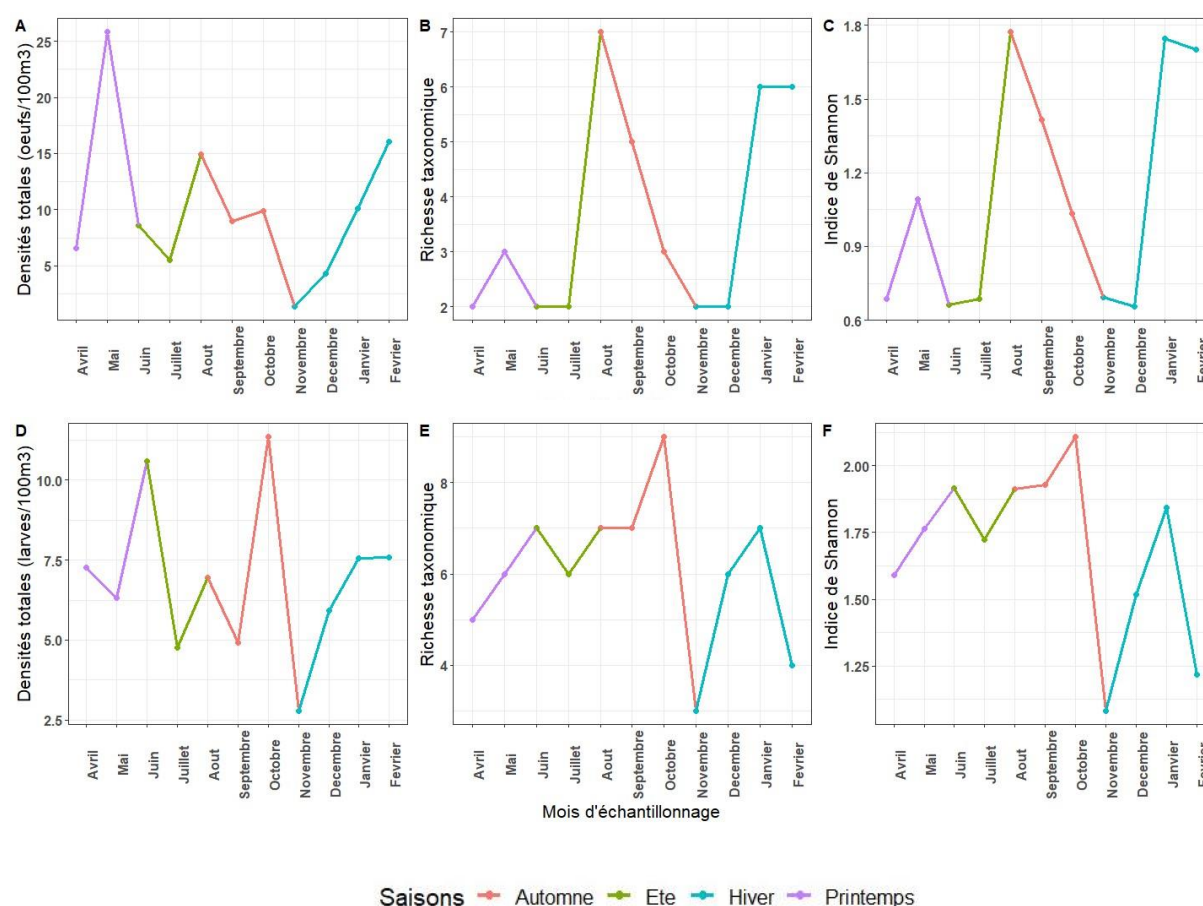


Figure 25. Représentation graphique de l'évolution mensuelle des densités totales, des RT et H' au niveau de la station côtière mensuelle entre avril 2022 et février 2023. Ceci pour les œufs (A, B, C) et les larves (D, E, F). Chaque couleur représente la saison d'échantillonnage.

En s'intéressant maintenant à ces mêmes paramètres au niveau des 9 stations exhaustivement analysées, une variabilité spatiale plus élevée a été observée au niveau des œufs comparativement aux larves (Figure 26). En moyenne, les densités d'œufs étaient plus importantes au printemps/été tandis que pour les larves les maximums se trouvaient en été/automne/hiver. La RT en œufs était maximale en été et se décalait à l'automne pour les larves. Pour ces dernières, la saison printanière se démarquait par de faibles densités et RT.

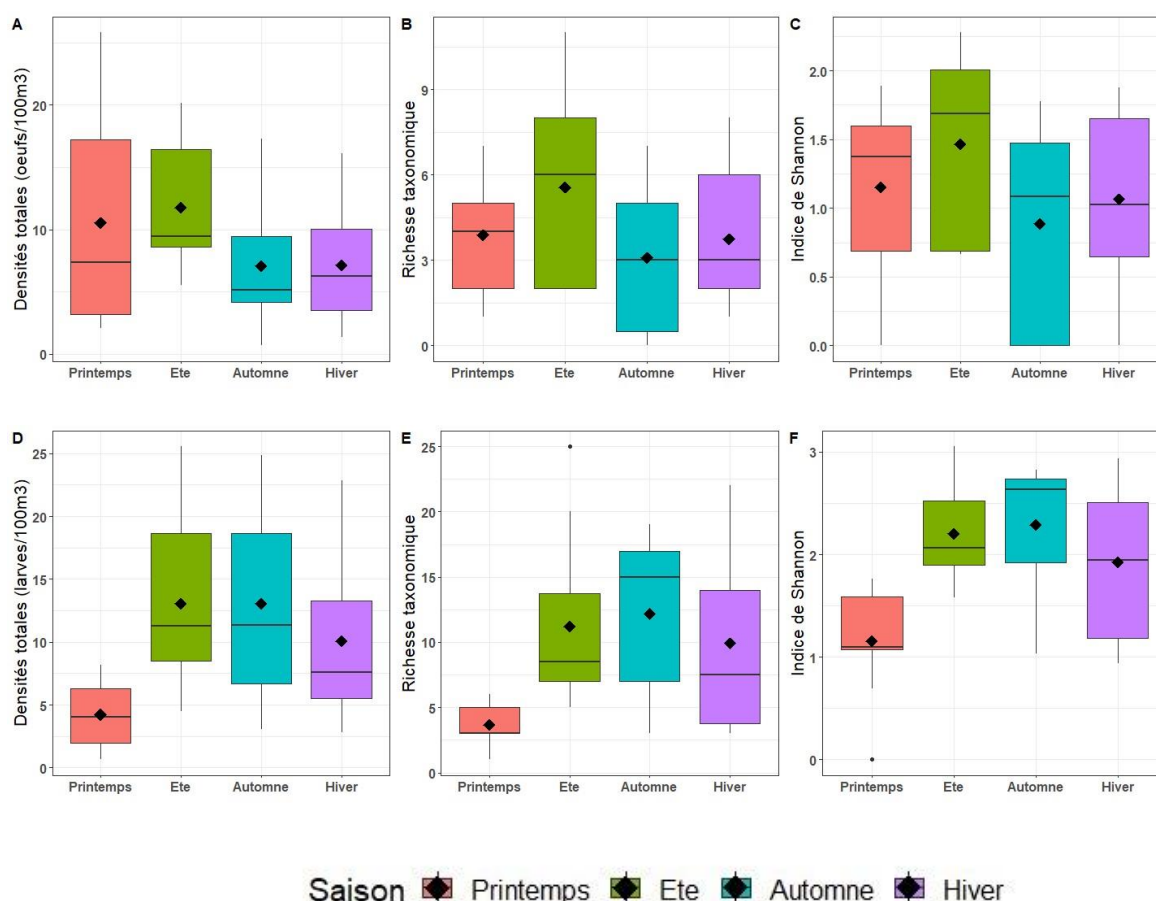
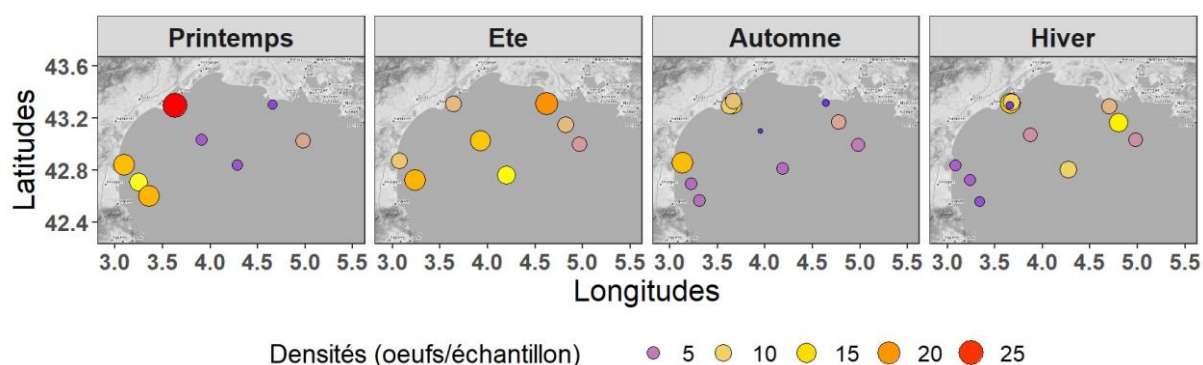


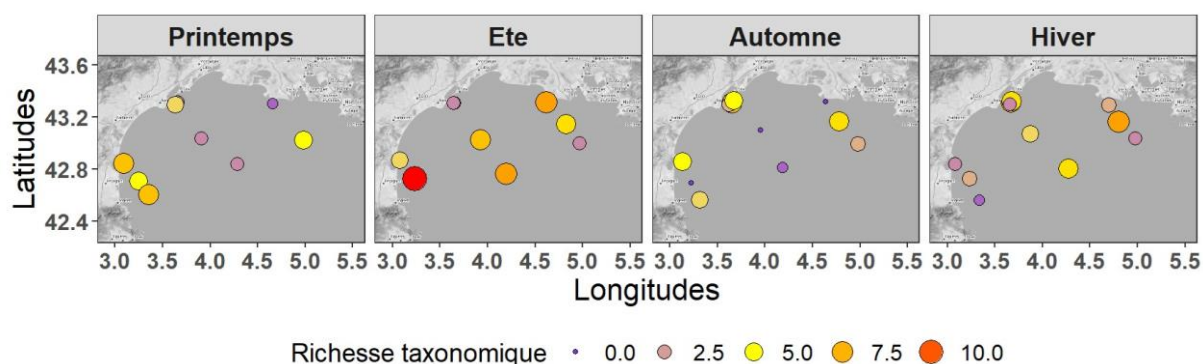
Figure 26. Boxplots représentant les densités totales, RT et H' pour chaque saison d'échantillonnage, au niveau des 9 stations analysées de manière exhaustive. Ceci pour les œufs (A, B, C) et les larves (D, E, F). Les couleurs différencient les saisons d'échantillonnage et les losanges noirs représentent la moyenne saisonnière des indices.

Les stations d'échantillonnage présentant les plus hautes densités étaient également celles où la richesse taxonomique était la plus élevée. Le coefficient de corrélation de Spearman, entre richesse taxonomique et densité totale, est de 0,85 pour les œufs et de 0,95 pour les larves. Que ce soit pour les œufs comme les larves, des permanOVAs démontrent que les densités et la RT des communautés ichtyoplanctoniques sont structurées selon les saisons ($p\text{-values} < 0,05$). La bathymétrie semble structurer les densités totales tandis que les RT affichent un gradient longitudinal avec des valeurs maximales à l'ouest du GoL. Ainsi, les fortes densités d'œufs étaient observées majoritairement sur des stations côtières avec une pycnocline proche de la surface ($< 50\text{m}$) tandis que les plus fortes densités de larves étaient principalement localisées au centre du plateau avec une pycnocline dépassant 125m de profondeur (Figure 27).

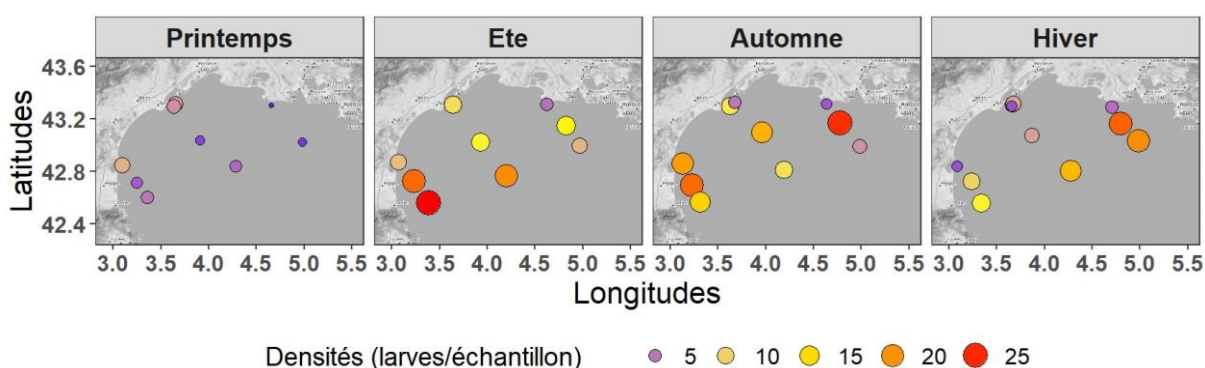
A. OEUFs – Densités



B. OEUFs – Richesse taxonomique (nombre de taxons œufs/échantillon)



C. LARVES – Densités



D. LARVES – Richesse taxonomique

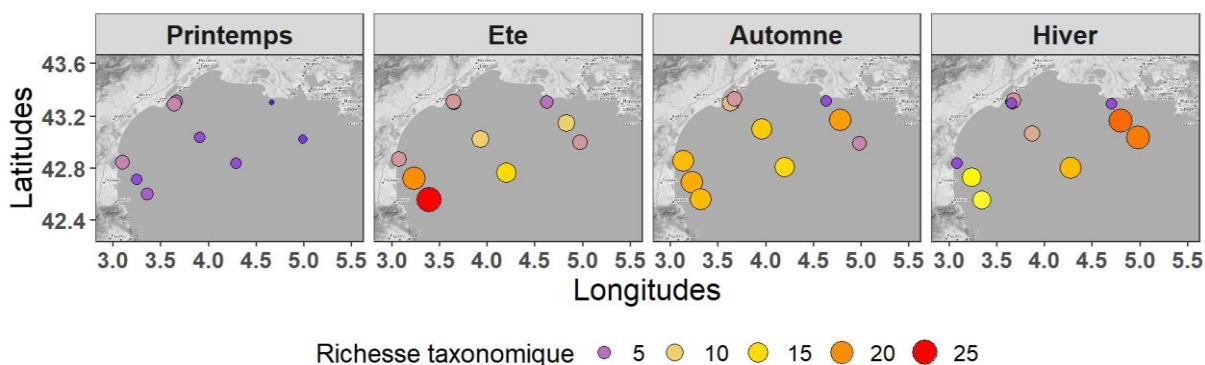


Figure 27. Cartographie saisonnière des indices de structure des communautés ichthyoplanctoniques : les densités totales d'œufs (A) et de larves (C), les RT en œufs (B) et en larves (D), sur les 9 stations analysées de manière exhaustive. Les points de grande taille dont la couleur tend vers le rouge représentent les valeurs les plus élevées.

3.2.3 Étude de la dynamique spatio-temporelle des communautés ichthyoplanctoniques

L'analyse de l'évolution mensuelle de la composition en œufs et larves retrouvés au niveau de la station 14 a permis de mettre en évidence les successions taxonomiques de l'ichthyoplancton tout au long de l'année dans cette zone très côtière (Figure 28). Les blennies, les dragonnets et les petites soles jaunes dominaient les assemblages au printemps, les anchois dominaient en juillet et août puis Les sardines et les sprats dominaient largement les assemblages d'octobre à Février. A l'aide des méthodes de classification type K-means, les 9 stations analysées de manière exhaustive ont été regroupées selon leur similitude en termes de composition taxonomique. La gamme de nombre de groupes à tester a été fixée de 2 à 10 pour l'ensemble des analyses. La classification des échantillons d'œufs et de larves provenant uniquement de la station mensuelle 14 a obtenu un nombre optimal de 6 groupes quel que soit le stade. Pour les analyses comprenant les 9 stations d'échantillonnage, le nombre de groupes optimal était de 5 pour les deux stades de vie ichthyoplanctoniques. Pour l'ensemble de ces classifications, les tests par permutations de Monté-Carlo et les analyses de l'inflation de la variance démontrent une significativité des groupes obtenus pour décrire la structure des communautés rencontrées et rendent compte d'une absence de multi-colinéarité inter-groupes confirmant qu'ils sont bien distincts les uns des autres.

La classification des observations mensuelles de la station 14 permet d'observer, dans un premier temps, de fortes similitudes dans les compositions et structures taxonomiques au cours du temps entre les œufs et les larves. Généralement, les regroupements laissent apparaître une saisonnalité plutôt marquée avec, cependant, des mois de transition formant à eux seuls des groupes : décembre pour les œufs et septembre ou février pour les larves. De plus, un décalage d'un à deux mois entre les deux stades de vie ichthyoplanctoniques est observable (Figure 29).

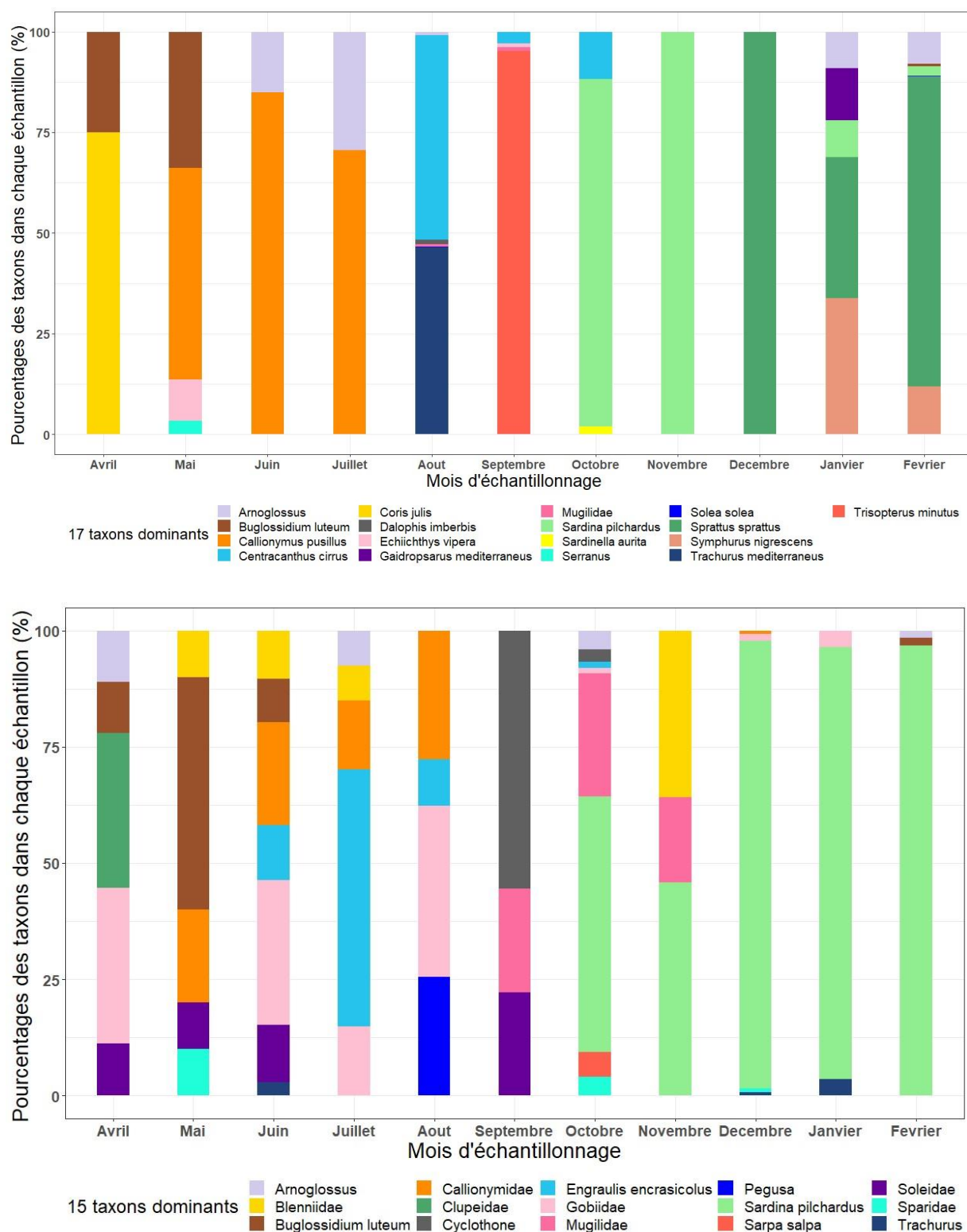


Figure 28. Part des principaux taxons dominants les communautés de la station 14 avec, en haut, les 17 taxons œufs dominants (ne comprenant que les taxons ayant des densités totales > 1 œufs/100m³) et, en bas, les 15 taxons larves dominants (densités totales > 1 larves/100m³).

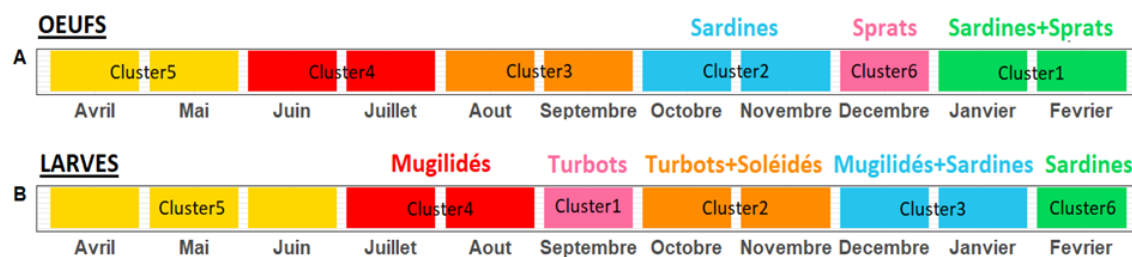
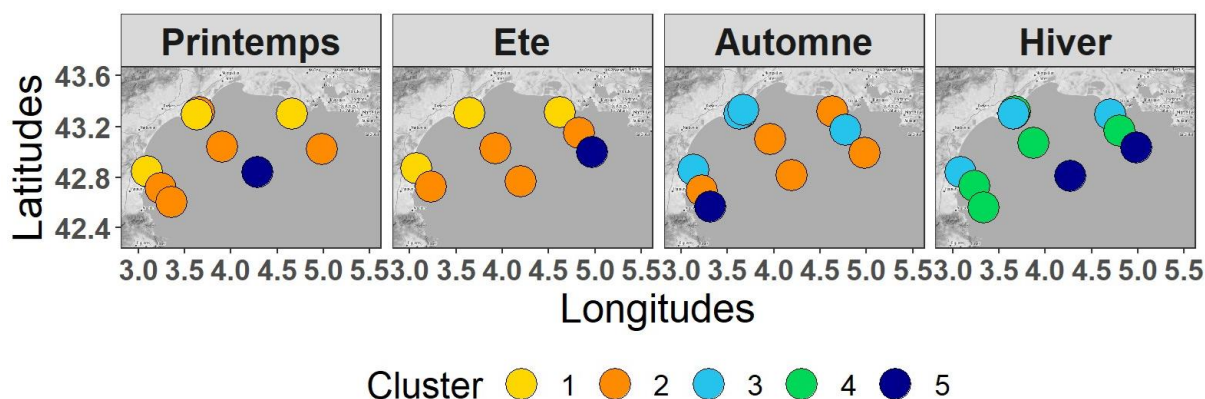


Figure 29. Schéma représentant les regroupements d'échantillons mensuels (station 14) d'une couleur différente. Ces groupes sont obtenus via la méthode d'ordination des K-means sur ACP avec transformation de Hellinger appliquée sur la matrice de densités taxonomiques. Seuls les axes significatifs déterminés via le modèle « brokenstick » sont conservés (Annexe 22a et d). Le nombre de groupes optimal est déterminé via le décrochement des indices SSI (Annexes 22c et f) et le principe de parcimonie et d'interprétabilité écologique. Les taxons indicateurs des différents groupes ont été déterminés via la méthode IndVal.

Sardina pilchardus et *Sprattus sprattus* sont indicateurs de la saison hivernale. En effet, *Sardina pilchardus* est indicatrice des saisons automne et hiver pour les œufs (groupes 2 et 1) et Hiver pour les larves (groupes 3 et 6) (Figure 29). En revanche, aucune larve de *Sprattus sprattus* n'a été identifiée pour les différentes saisons, que ce soit morphologiquement ou génétiquement. Des larves de Mugilidae définissent le regroupement de fin d'été englobant juillet et août (groupe 4, Figure 29) mais sont également indicatrices de la saison hivernale (groupe 3, Figure 29). D'autres espèces sont indicatrices de périodes temporellement rapprochées : c'est le cas des *Buglossidium luteum* définissant les mois d'octobre et novembre (groupe 2) (Figure 29). Ces structures de communautés ichthyoplanctoniques sont expliquées significativement par les températures de surface (SST, $p\text{-values} < 0,1$ pour les œufs et $< 0,05$ pour les larves). Les communautés larvaires sont également structurées par la profondeur de la pycnocline ($p\text{-value} < 0,05$).

Afin de déterminer si ces patrons de variabilité temporelle sont également observables à l'échelle de l'ensemble du GoL, la même méthodologie a été appliquée sur les 9 stations traitées de manière exhaustive afin de prendre en compte l'aspect spatial et déterminer de potentiels gradients latitudinaux et/ou longitudinaux en plus du gradient temporel. Comme l'illustre la Figure 30, un étagement bathymétrique se dessine pour les communautés ichthyoplanctoniques. Celui-ci laisse apparaître des communautés côtières particulièrement dissemblables du reste du GoL. Pour les communautés larvaires, ce gradient latitudinal visible au printemps/été devient longitudinal en automne/hiver.

A. OEUFS – Classification



B. LARVES – Classification

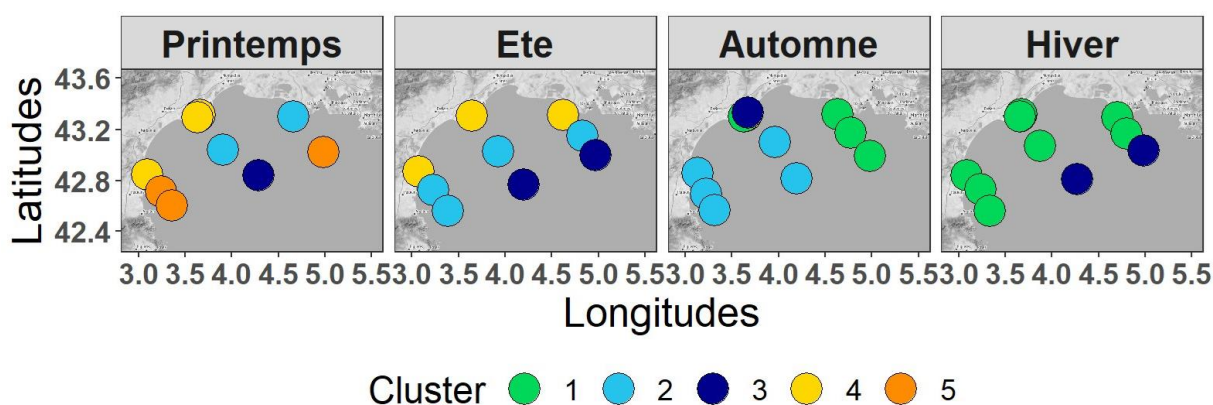


Figure 30 : Cartographie du GoL mettant en évidence la répartition spatio-temporelle des regroupements d'échantillons exhaustivement analysés pour les œufs (A) et les larves (B). Les groupes sont représentés par des couleurs différentes et sont obtenus de la même façon qu'en Figure 11.

Les stations côtières représentées par les groupes 1 et 2 pour les œufs et 4 pour les larves (Figure 30) sont caractérisées par différents taxons : au printemps/été, les stades ont en commun *Callionymus sp.* dont *Callionymus pusillus* ainsi que des Soleidae dont *Buglossidium luteum*, indicateurs de ces saisons (Tableau 7). Les pontes de *Sardina pilchardus*, *Sprattus sprattus* et de *Centracanthus cirrus*, un Sparidae, sont indicatrices de la saison hivernale (groupes 2, 4 pour les œufs et 1 pour les larves). A contrario, les stations les plus au large du GoL sont regroupées et comprennent l'ensemble des saisons (groupe 5 pour les œufs, 3 pour les larves) (Tableau 7). Celles-ci sont caractérisées, tout au long de l'année, par divers taxons mésopélagiques (Tableau 7). Enfin, les larves d'*Engraulis encrasicolus* caractérisent majoritairement la saison estivale en étant indicatrice de l'ensemble des stations de cette saison et secondairement le printemps et

l'automne. Les communautés ichtyoplanctoniques (œufs et larves) sont structurées significativement par la bathymétrie, la profondeur de la pycnocline et la température de surface (SST, $p\text{-value}<0,05$). Les salinités de surface (SSS) et concentration en Chlorophylle a structurent également significativement les communautés ichtyoplanctoniques larvaires ($p\text{-value}<0,1$).

Tableau 7. Taxons indicateurs des différents groupes provenant des 9 stations exhaustivement analysées. Ceux-ci sont déterminés avec l'indice IndVal ($p\text{-values}<0,05$) pour les données œufs (à gauche) et larves (à droite).

Groupe	Taxons œufs indicateurs	Groupe	Taxons larves indicateurs
Groupe 1	<i>Callionymus pusillus</i> , <i>Echiichtys vipera</i> , <i>Buglossidium luteum</i> , <i>Serranus sp</i>	Groupe 1	<i>Sardina pilchardus</i>
Groupe 2	<i>Sciaena umbra</i> , <i>Callionymus maculatus</i>	Groupe 2	<i>Serranus hepatus</i> , <i>Cepola maccrophthalma</i> , <i>Ophidion barbatum</i> , <i>Trachinus draco</i> , Blenniidae, <i>Engraulis encrasicolus</i> , Callionymidae
Groupe 3	<i>Centracanthus cirrus</i> , <i>Sardina pilchardus</i>	Groupe 3	<i>Benthoema glaciale</i> , <i>Lampanyctus crocodilus</i> , <i>Myctophum punctatum</i> , <i>Maurolicus muelleri</i> , <i>Paralepis coregonoides</i> , <i>Boops boops</i> , <i>Microstoma microstoma</i> , <i>Stomias boa</i> , <i>Engraulis encrasicolus</i>
Groupe 4	<i>Sprattus sprattus</i> , <i>Sardina pilchardus</i> , <i>Callionymus maculatus</i>	Groupe 4	Soleidae, Blenniidae, <i>Engraulis encrasicolus</i> , Callionymidae
Groupe 5	<i>Maurolicus muelleri</i>	Groupe 5	Centrolophidae, Callionymidae

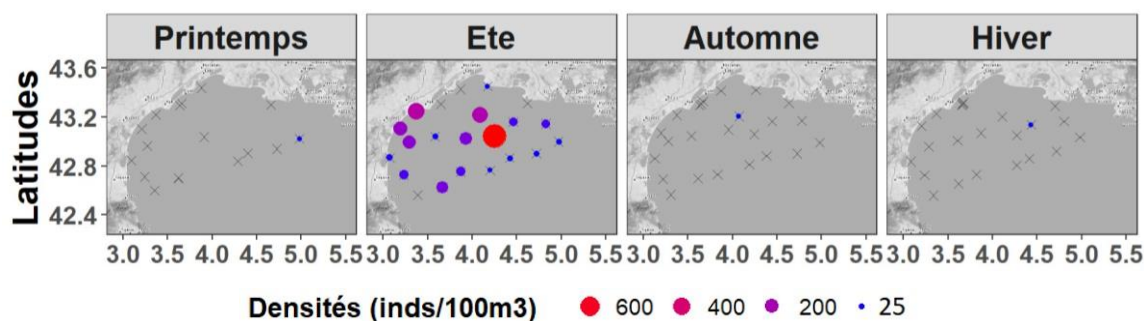
3.2.4 Etude des cycles de vie de 5 taxons d'intérêt halieutique

3.2.4.1 Cycle de vie de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*)

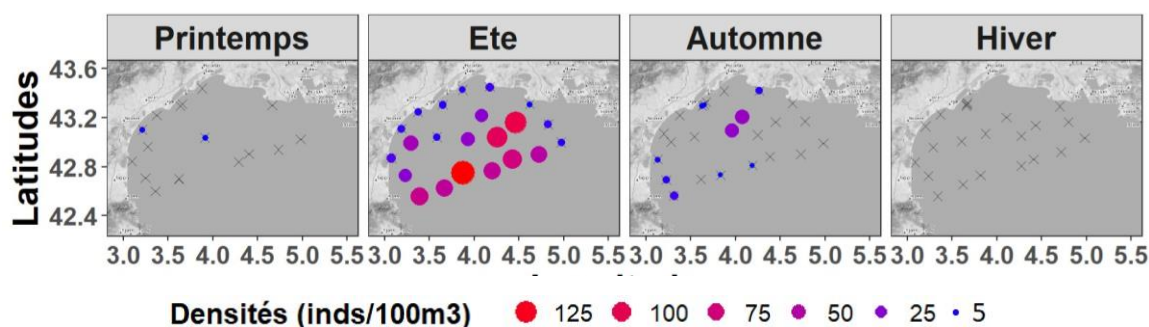
Des pontes d'*Engraulis encrasicolus* ont été observées dans l'ensemble du GoL durant la saison estivale. Les plus fortes densités se situaient au centre du plateau ainsi qu'à la côte Ouest du GoL. Elles semblent structurées par la SST ($p\text{-value}<0,05$). Leurs larves sont également présentes dans l'ensemble des stations estivales échantillonnées mais présentent des pics de densités larvaire plus élevées au large du GoL. La bathymétrie, la SST, la SSS ($p\text{-values}<0,5$) ainsi que la profondeur de la pycnocline ($p\text{-value}<0,1$) structurent significativement ce stade de vie. La bathymétrie structure également les populations de juvéniles ($p\text{-value}<0,05$). A partir de ce stade et jusqu'au stade adulte,

ceux-ci sont retrouvés pendant toute l'année. Tous deux sont densément observé au printemps/automne. Cependant, les juvéniles sont présents à des densités maximales au printemps sur la côte Est et en automne sur la côte ouest du GoL tandis que les adultes peuplent densément le large et le centre du plateau au printemps/automne, le centre et l'ouest du plateau en hiver (Figure 31). Aucun des paramètres environnementaux disponibles n'est ressorti comme structurant significativement le stade adulte.

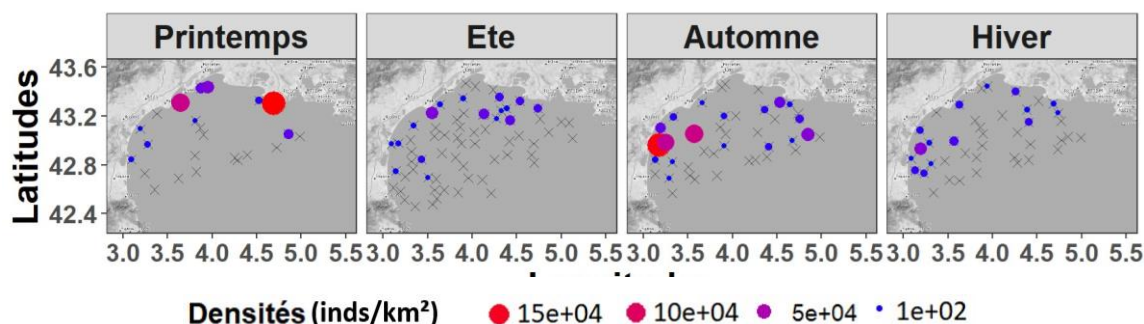
A. ANCHOIS – OEUFS



B. ANCHOIS – LARVES



C. ANCHOIS – JUVENILES



D. ANCHOIS – ADULTES

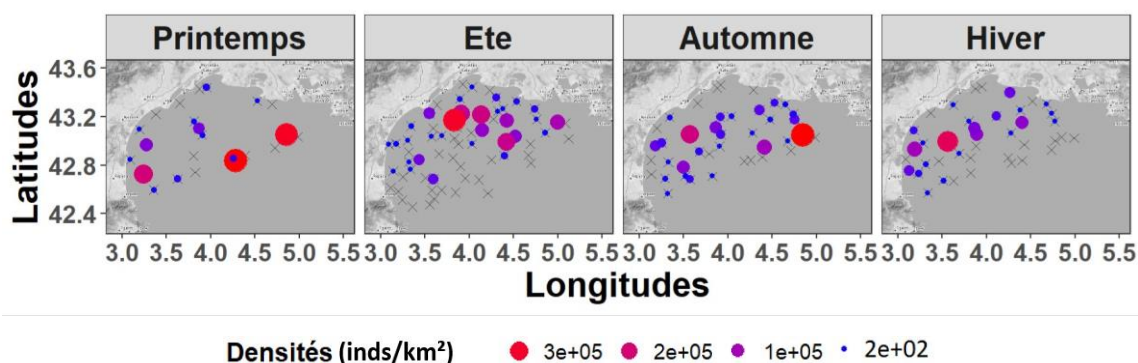


Figure 31. Cartographie de la distribution saisonnière des différents stades de vie d'*Engraulis encrasicolus* dans le GoL avec prise en compte de l'ensemble des stations échantillonnées durant la période allant d'avril 2022 à février 2023. Les points de taille élevée tendant vers le rouge indiquent les plus fortes densités pour chaque stade de vie indépendamment. Ces différents stades sont (A) les œufs, (B) les larves, (C) les juvéniles et (D) les adultes.

La Figure 32 montre la répartition relative des différents stades de développement larvaires selon la saison. Le stade 2 était dominant pour toutes les saisons et en été, l'ensemble des stades de développement ont été observés. En automne, les densités larvaires étaient composées quasiment à part égale des larves de stades 2 et 3. Cette représentation peut cependant donner faussement l'impression que les densités de larves étaient les mêmes chaque saison, alors qu'elles étaient largement supérieures en été.

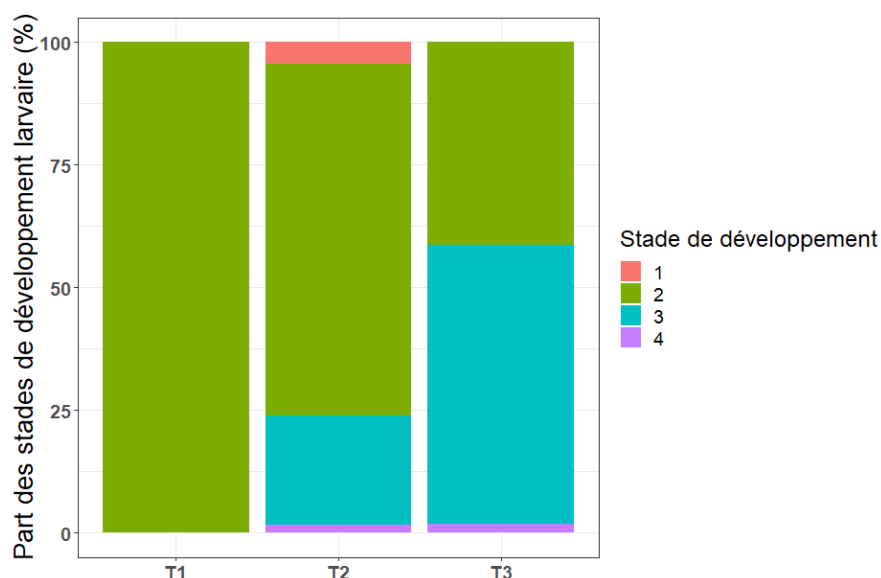
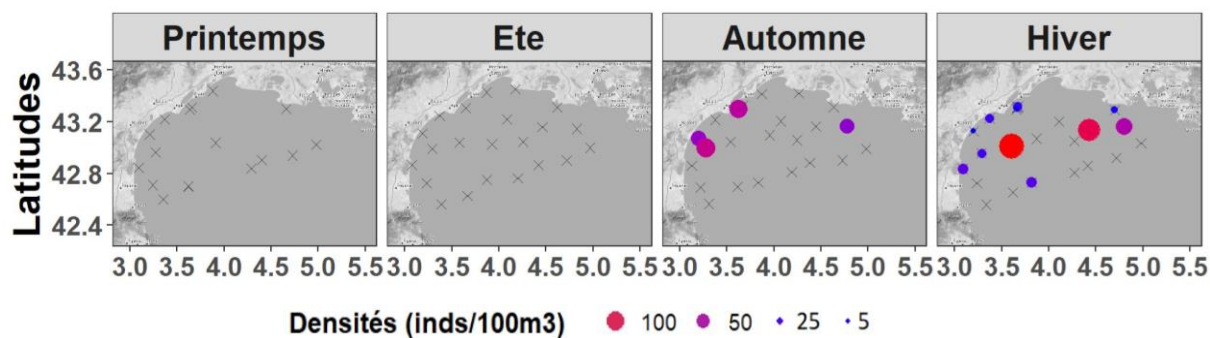


Figure 32. Proportion relative des différents stades de développement larvaires d'anchois par saison. Les saisons sont définies comme suivant : T1= printemps, T2= été, T3= automne.

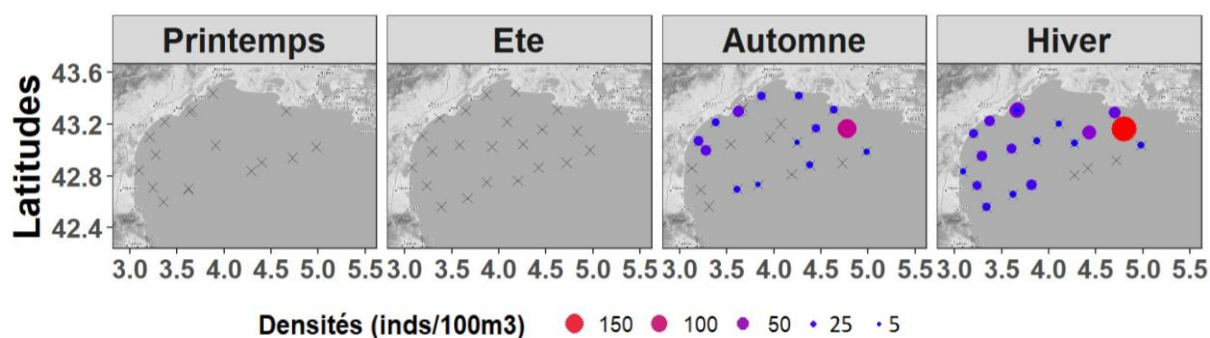
3.2.4.2 Cycle de vie de la sardine (*Sardina pilchardus*)

Les pontes de *Sardina pilchardus* étaient localisées densément vers les côtes en automne tandis qu'elles se localisaient au niveau du plateau pendant l'hiver. Les larves de cette espèce sont également retrouvées en automne et en hiver sur l'ensemble du GoL sauf au centre du plateau en automne. Les plus grandes densités de larves ont été retrouvées à l'Est du GoL (Figure 33). La SST, la concentration en Chl-a ($p\text{-values} < 0,05$) et la bathymétrie ($p\text{-values} < 0,1$ pour les œufs, $< 0,05$ pour les larves) sont des facteurs expliquant significativement la répartition de ces stades de vie dans le GoL. Les juvéniles et adultes sont présents durant l'ensemble de l'année, préférentiellement sur les côtes du GoL et en densités importantes pendant l'automne et l'hiver. Ainsi, pour ces deux stades de vie plus avancés, seule la bathymétrie est considérée comme structurante ($p\text{-values} < 0,05$ pour les juvéniles et $< 0,1$ pour les adultes).

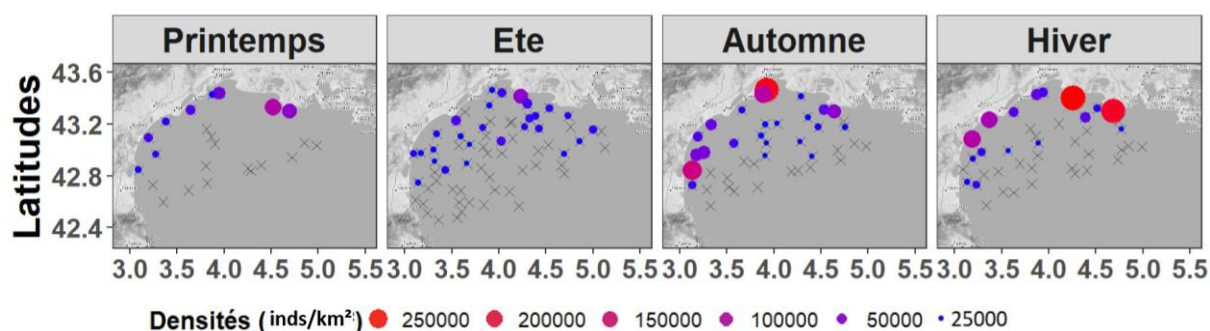
A. SARDINES – OEUFs



B. SARDINES – LARVES



C. SARDINES – JUVENILES



D. SARDINES – ADULTES

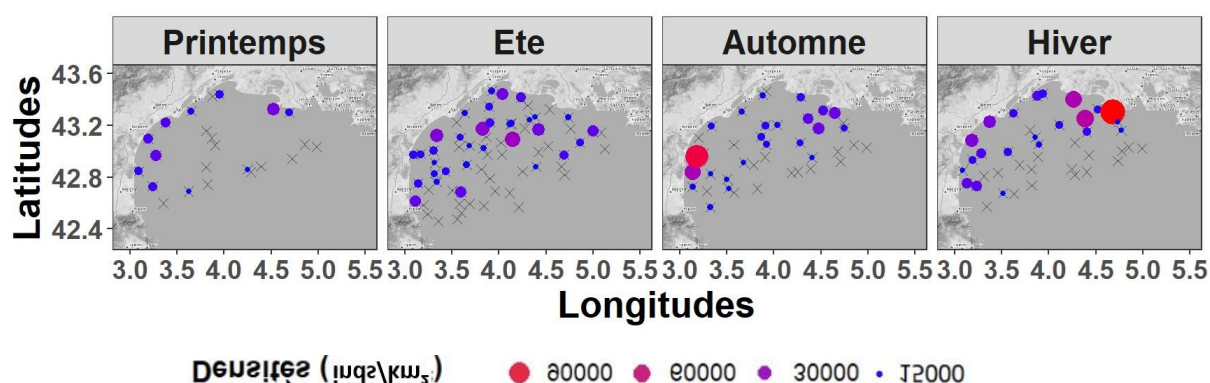


Figure 33. Cartographie de la distribution saisonnière des différents stades de vie de *Sardina pilchardus* dans le GoL avec prise en compte de l'ensemble des stations échantillonnées durant la période allant d'avril 2022 à février 2023. Les points de taille élevée tendant vers le rouge indiquent les plus fortes densités pour

chaque stade de vie indépendamment. Ces différents stades sont les œufs (A), les larves (B), les juvéniles (C) et les adultes (D).

La Figure 34 permet de décrire le stade de développement des larves de sardines. Pendant l'ensemble des saisons où elles sont présentes, le stade 2 représente quasiment l'intégralité des densités larvaires.

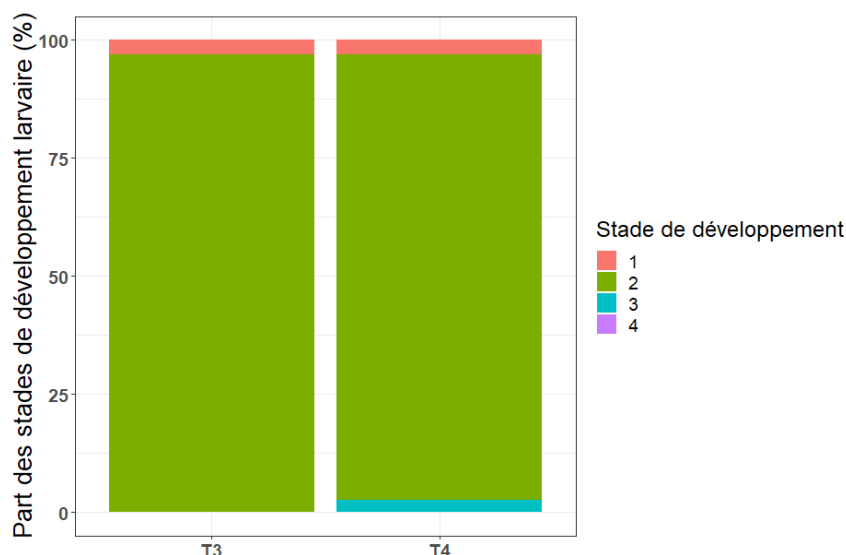
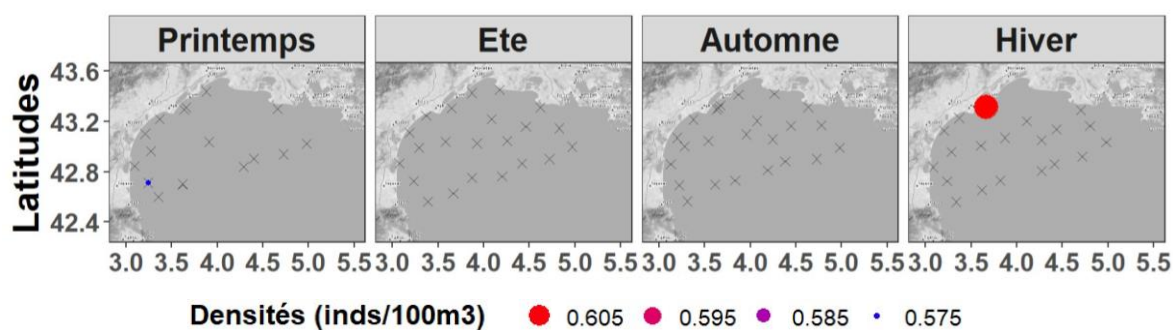


Figure 34. Représentation des parts saisonnières des différents stades de développement des larves de sardines. Les saisons sont définies comme suivant : T3= automne et T4= hiver.

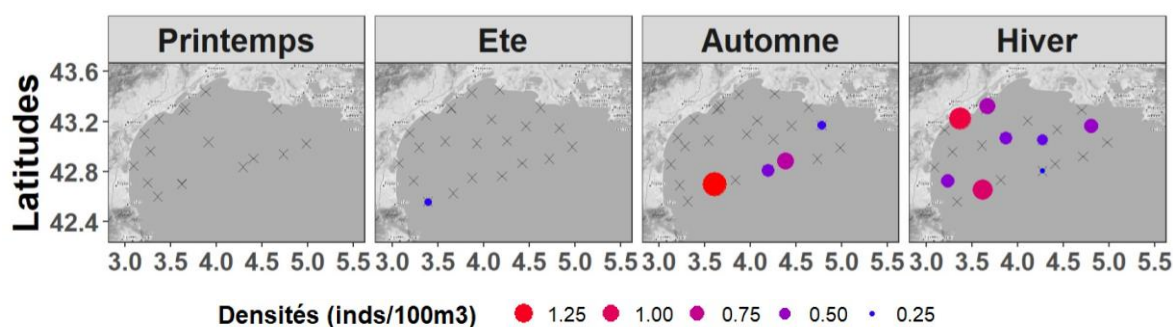
3.2.4.3 Cycle de vie du merlu (*Merluccius Merluccius*)

Aucun œuf de *Merluccius merluccius* n'a été identifié avec certitude. Les densités visibles en hiver sur la Figure 35 correspondent à de potentiels œufs de merlu faisant parti d'un complexe de taxons englobant également des Sparidae, Mugilidae et Scombridae. Les larves, facilement identifiables, ont été retrouvées au large en automne et à l'ouest du GoL en hiver. Aucun paramètre environnemental disponible n'a été trouvé comme structurant ces stades. Les juvéniles et adultes étaient largement répartis dans le GoL et pendant toutes les saisons. Les juvéniles étaient densément présents à l'ouest du GoL au printemps et sur tout le plateau en été tandis que les adultes étaient densément retrouvés en automne et hiver, sur l'ensemble du plateau. La bathymétrie structure significativement les populations des 2 stades de vie ($p\text{-value} < 0,1$ pour les juvéniles et $< 0,05$ pour les adultes) tandis que les SST ($p\text{-value} < 0,05$) semblent structurer les populations de juvéniles et les SSS ($p\text{-value} < 0,05$) ont été identifiées comme structurant les populations d'adultes.

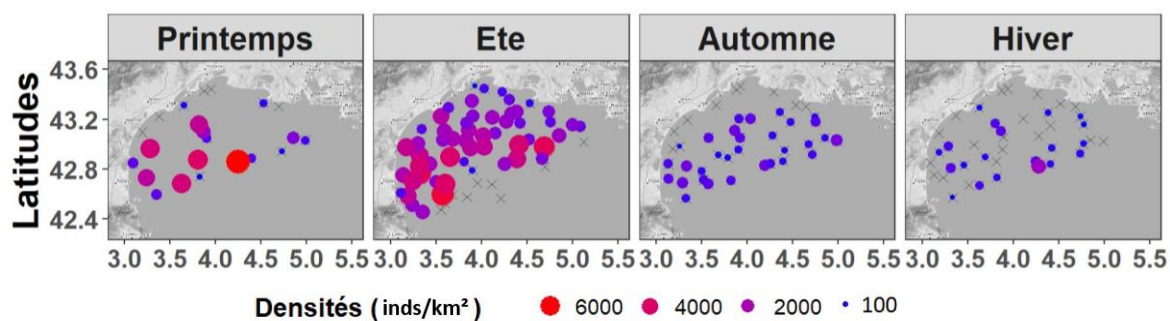
A. MERLUS – OEUFs



B. MERLUS – LARVES



C. MERLUS – JUVENILES



D. MERLUS – ADULTES

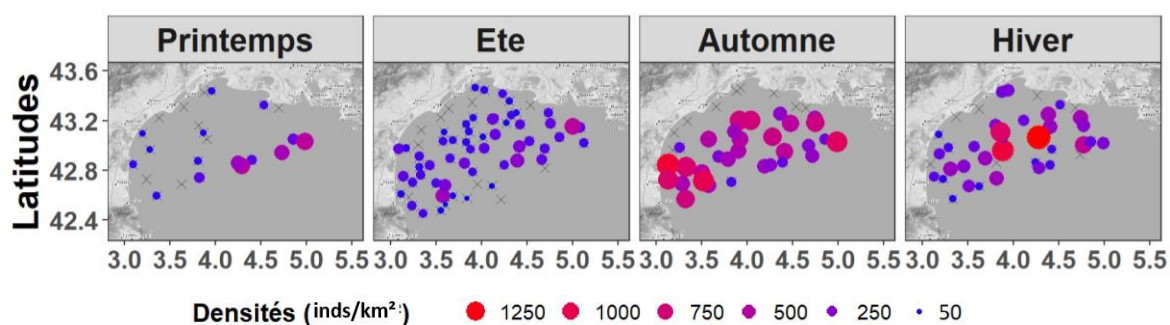


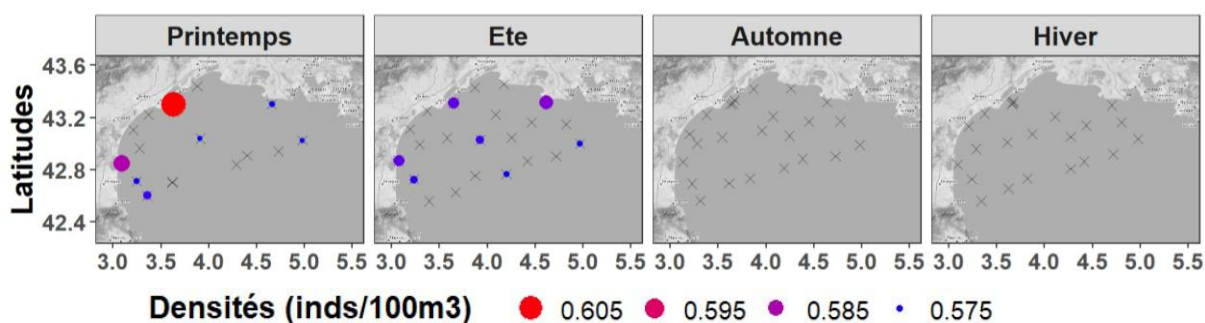
Figure 35. Cartographie de la distribution saisonnière des différents stades de vie de *Merluccius merluccius* dans le GoL avec prise en compte de l'ensemble des stations échantillonnées pour les larves et des 9 stations exhaustivement analysées pour les œufs, ceci durant la période allant d'avril 2022 à février 2023. Les points de taille élevée tendant vers le rouge indiquent les plus fortes densités pour chaque stade

de vie indépendamment. Ces différents stades sont les œufs (A) « potentiels » (compris dans des complexes d'espèces), les larves (B), les juvéniles (C) et les adultes (D).

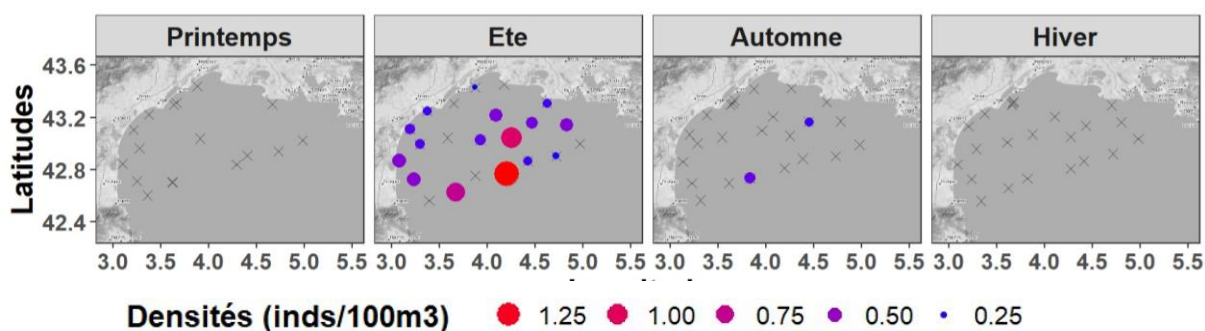
3.2.4.4 Cycle de vie du rouget (*Mullus barbatus* et *Mullus surmuletus*)

Deux espèces du genre *Mullus* ont été retrouvées dans le GoL : *Mullus barbatus* et *Mullus surmuletus*, dont les densités pour chaque stade ont été sommées pour la cartographie de leurs distributions saisonnières et les analyses réalisées (Figure 36). Les pontes observées pour ce genre sont en réalité des pontes potentielles car comprises dans différents complexes d'espèces. Ces pontes se répartissent dans l'ensemble du GoL avec les densités maximales près des côtes durant le printemps et l'été. Les larves étaient retrouvées majoritairement au large du GoL pendant l'été et secondairement en automne. La profondeur de la pycnocline ($p\text{-value} < 0,05$) semblait liée à la distribution des œufs tandis que la SST ($p\text{-values} < 0,05$) et la bathymétrie structuraient les deux stades précoces ($p\text{-values} < 0,1$ pour les œufs et $< 0,05$ pour les larves). Les juvéniles et adultes étaient répartis sur l'ensemble du GoL toute l'année. Cependant, les densités maximales de juvéniles étaient observées à la côte en automne/hiver tandis que les adultes étaient plus densément réparties au printemps/été dans la partie ouest du GoL. Aucun paramètre environnemental testé ne semblait lié à ces stades de vie plus tardifs mais qui regroupe deux espèces aux préférences différents (*Mullus surmuletus* étant plus typique des fonds plus grossiers proche des côtes que *Mullus barbatus*).

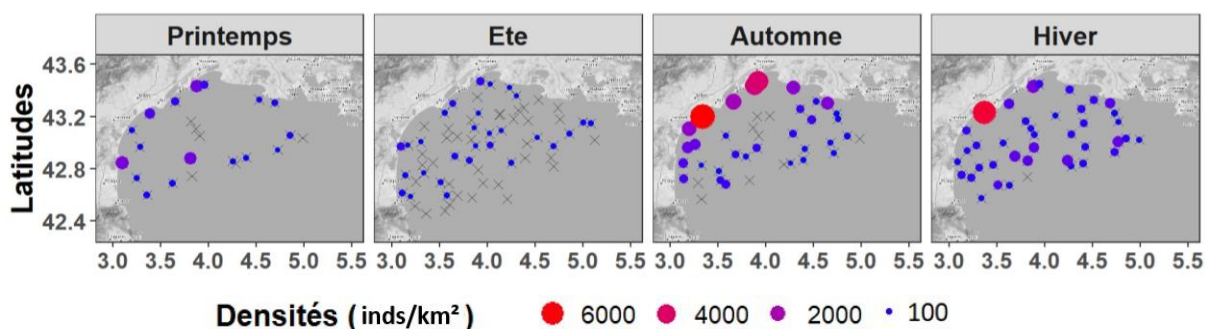
A. ROUGETS – OEUFS



B. ROUGETS – LARVES



C. ROUGETS – JUVENILES



D. ROUGETS – ADULTES

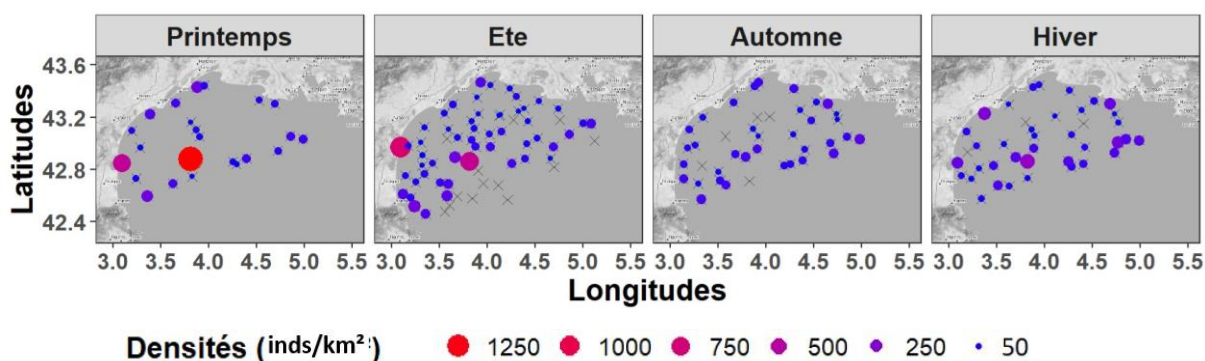


Figure 36. Cartographie de la distribution saisonnière des différents stades de vie de *Mullus sp.* dans le GoL avec prise en compte de l'ensemble des stations échantillonnées pour les larves et des 9 stations exhaustivement analysées pour les œufs, ceci durant la période allant d'avril 2022 à février 2023. Les points de taille élevée tendant vers le rouge indiquent les plus fortes densités pour chaque stade de vie indépendamment. Ces différents stades sont les œufs (A) « potentiels » (compris dans des complexes d'espèces), les larves (B), les juvéniles (C) et les adultes (D).

4 Discussion

L'analyse des communautés planctoniques est indispensable pour appréhender la dynamique des écosystèmes pélagiques. En effet, le phytoplancton est la source majoritaire de production primaire (Field *et al.*, 1998) et le zooplancton permet le transfert du flux de matière entre ces producteurs primaires et les échelons supérieurs. Par ailleurs, les communautés planctoniques, dépendantes des conditions environnementales, demandent une analyse jointe avec celles des conditions physiques du milieu (Labat *et al.*, 2009 ; Möller *et al.*, 2012). C'est pourquoi, ce travail s'intéresse à la caractérisation de la dynamique spatiale et saisonnière du plancton (phyto-, mésozoo- et ichtyoplancton) dans le GoL tout en considérant la variabilité environnementale des habitats pélagiques.

4.1 Données environnementales

D'abord, l'analyse des données environnementales du GoL en 2022-2023 a mis en évidence une saisonnalité typique de cette région (Figure 11). En effet, l'été est caractérisé par une stratification de la colonne d'eau causée par le réchauffement des eaux superficielles au printemps et renforcée en été. Cette stratification d'été crée une couche de surface pauvre en nutriment (Gaudy *et al.*, 2003) induisant une diminution de la production primaire (Conan *et al.*, 1998 ; Bopp *et al.*, 2001 ; Behrenfeld *et al.*, 2006). C'est pourquoi les concentrations minimales de Chl-a sont observées en été 2022 (Figure 13). Puis, l'hiver est marqué par une homogénéisation thermique de la colonne d'eau (Minas et Bonin, 1988 ; Conan *et al.*, 1998 ; Gaudy *et al.*, 2003 ; Espinasse *et al.*, 2014 ; Pisano *et al.*, 2020) et une formation d'eaux denses, surtout dans l'Ouest du Golfe qui se traduit par un approfondissement de la couche de mélange (~70 m) dans certains secteurs (e.g. stations 5, 8 et 13). Ces variations saisonnières peuvent avoir des variations interannuelles qui dépendent principalement du régime de vent. En effet, les vents violents permettent une intensification de l'homogénéisation de la colonne d'eau (Conan *et al.*, 1998) et une formation d'eaux denses en hiver à l'Ouest, au large du plateau, où la couche de surface s'épaissit (Figure 11).

De plus, les résultats montrent un gradient côte-large avec des côtes plus productives et des eaux moins salées particulièrement à l'Ouest au printemps (Figure 11).

En effet, le Rhône affecte l'ensemble du plateau continental du GoL, à cette période, en se rendant responsables de 20 à 40% de la Chl-a totale (Macias *et al.*, 2017). De plus, d'autres fleuves se déversent dans le Gol tel que l'Hérault, l'Aude, l'Orb, l' Têt, l' Tech, l' Vidourle et l'Agly (Bourrin et Durrieu de Madron, 2006) et les épisodes cévenols augmentent l'apport d'eau douce au printemps et surtout en automne (Robins *et al.*, 2018). Par ailleurs, cet apport d'eau douce avec le réchauffement des eaux au printemps crée une couche de mélange profonde (Gaudy *et al.*, 2003, Espinasse *et al.*, 2014). Le Mistral et la Tramontane sont également responsables de blooms printaniers et automnaux du GoL en influençant les remontées côtières d'eaux, mélangeant ainsi les eaux douces et salées (Cruzado et Velasquez, 1990). En hiver, l'influence du Rhône est limitée aux régions côtières avec des eaux plus froides et des salinités faibles. Le reste du plateau continental reste, lui, sous l'influence du courant du Liguro-Provençal apportant des températures plus élevées et des eaux plus salées (>38 ; Kouwenberg, 1994 ; Espinasse *et al.*, 2014). L'homogénéisation de la colonne d'eau en hiver, qui a surtout lieu au niveau des stations les plus aux larges et celles à la côte, se traduit par un mélange vertical important qui permet un apport de sels nutritifs à la surface (Gaudy *et al.*, 2003). Le milieu du golfe reste quant à lui stratifié en hiver en raison de la formation des eaux denses, en particulier dans le secteur Ouest (Figure 11).

4.2 Phytoplancton

Une succession des communautés a été mise en évidence au cours de l'année 2022-2023 dans le GoL avec une dominance de *Synechococcus* en été (Figures 13 et 14). Cette dominance, liée au minimum de Chl-a et à des conditions oligotrophes causée par une stratification de colonne d'eau, est bien documentée en Méditerranée (Volpe *et al.*, 2007 ; Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Ce pic estival de *Synechococcus* a déjà été observé dans une région proche du GoL, à la station DYFAMED en Mer de Ligure (Marty, 2002) ainsi qu'au large et à la côte de la mer Catalane (Nunes *et al.*, 2018 ; Latasa *et al.*, 2022). Si la caractérisation de *Synechococcus* dans le GoL est connue (Mella-Flores *et al.*, 2011 ; Quero *et al.*, 2023), sa dominance estivale sur le phytoplancton n'est pas aussi évidente car les données historiques sont majoritairement basées sur des observations microscopiques qui ne permettent pas de réaliser un suivi du picophytoplancton (0.2 – 2 µm). A notre connaissance, seul Navarro *et al.* (2017) relève cette dominance dans le GoL par l'analyse

d'images satellites. Cette dominance semble être le résultat de processus physiologiques. En effet, en raison de leur grand ratio surface-volume, les cyanobactéries (e.g. *Synechococcus* et *Prochlorococcus*) sont privilégiées, par rapport aux plus grandes cellules (e.g. diatomées et dinoflagellés), quand peu de nutriments sont disponibles (Kjørboe, 1990 ; Charles *et al.*, 2005). De plus, *Synechococcus* prolifère de façon optimale sur les côtes en Méditerranée occidentale à des températures élevées (24°C) et ne croît pas à des températures inférieures à 11°C (Agawin *et al.*, 1998). Par ailleurs, les pélagophytes sont également présents en été (Figures 13 et 14) car ce taxon est présent lorsque la quantité de nutriments, et particulièrement de phosphore, est basse (Latasa *et al.*, 2022).

Puis, en automne, hiver et printemps une augmentation des concentrations en phytoplancton de plus grandes tailles s'accompagne d'une diminution de *Synechococcus* (Figure 14). Cette succession du picophytoplancton vers du phytoplancton de plus grandes tailles est également observée en mer Catalane (Arin *et al.*, 2005). Ainsi, un développement des haptophytes, taxons composant les communautés à *Synechococcus* persistantes en automne, est observé (Figures 13 et 14). De plus, les stations côtières centrales se distinguent avec une dominance de dinoflagellés au printemps puis de diatomées en automne et en hiver (Figures 13 et 14). Cette dominance du microplancton (>20µm) dans le GoL durant les blooms phytoplanctoniques côtiers au printemps et en automne est connu (Naudin *et al.*, 1997 ; Harmelin-Vivien, 2008). Il est vrai qu'à l'inverse des cyanobactéries, le microplancton est favorisé lorsqu'il existe un apport de nutriment. Les diatomées, en particulier, sont donc des indicateurs d'un apport nouveau de nutriments soit par des remontées d'eaux soit par l'arrivée d'apports fluviaux (Lefèvre *et al.*, 1997). Ainsi, la présence de diatomée au printemps, aux stations du large (Figure 13) témoignerait de l'influence des convections profondes. Le maximum de Chl-a en automne, auquel les diatomées contribuent majoritairement, se situe aux stations côtières centrales (*i.e.* vers Agde et Sète ; Figure 13). Ce bloom serait la conséquence de l'apport de plusieurs rivières, des épisodes méditerranéens et de plusieurs cellules de remontées d'eaux côtières. Ce pic automnal des diatomées s'explique par un apport de nutriment et de turbidité par ces rivières. De plus, en hiver les eaux du Rhône et des autres fleuves apportent de nutriments dans cette zone et contribuent aux blooms hivernaux de cryptophytes et de diatomées (Jacques, 1970). C'est ainsi qu'Espinasse *et al.* (2014) décrit

ces stations comme un habitat particulier du GoL. Cependant, plusieurs études mettent en évidence une concentration maximale de Chl-a au printemps dans le GoL se basant sur des mesures réalisées à la profondeur du maximum de fluorescence (Jacques, 1970 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 2008). Or, les diatomées et les dinoflagellés sont souvent associés au maximum de Chl-a qui se situe plus profondément au printemps qu'en automne. Les prélèvements réalisés ici se situant toujours en surface, ceci pourrait expliquer ces différences de résultats par rapport à ce qui est rapporté dans la littérature.

Par ailleurs, les diatomées se développent davantage à la côte (Figure 13, Not *et al.*, 2005) où le mélange vertical et les apports en nutriments sont plus importants qu'au large. Ainsi, les communautés du large sont majoritairement caractérisées par les haptophytes, pélagophytes et cryptophytes, moins limitées en phosphore que les diatomées (Latasa *et al.*, 2022). En effet, la communauté à cryptophytes représentée également par les prasinophytes et les *Prochlorococcus* domine au large, particulièrement au printemps et en hiver (Figure 14). Les cryptophytes sont effectivement majoritaires en hiver et au printemps (Jacques, 1970). D'autres part, l'apport de nutriments par le lessivage de sols lors de tempêtes favorise le développement des prasinophytes en hiver (Nunes *et al.*, 2018). En outre, la disparition de *Prochlorococcus* en surface en été et son abondance maximale en hiver sont mises en évidence de façon récurrente en méditerranée occidentale (Nunes *et al.*, 2018). Cette saisonnalité s'explique par la capacité de *Prochlorococcus* à se développer lorsque les nutriments et notamment le phosphore sont rares et quand les températures sont faibles (Latasa *et al.*, 2022).

4.3 Zooplancton

Dans la présente étude, l'abondance totale du zooplancton est maximale en automne et minimale en hiver (Figure 16) comme cela a déjà été rapporté dans la baie de Marseille en 2016 et 2017 (Chen *et al.*, 2019). Cependant, d'une manière générale, la biomasse du zooplancton est habituellement maximale au printemps notamment en mars-avril dans le GoL (Kouwenberg, 1993 ; Berline *et al.*, 2012), en Corse au large de Calvi (Fullgrabe *et al.*, 2020) ou encore à Villefranche-sur-Mer selon une analyse de 1995 à 2019 (Feuilloley *et al.*, 2022). Néanmoins dans le cas présent, l'échantillonnage au printemps ne comprend pas le mois de mars, ce qui pourrait induire une sous-estimation du bloom printanier (Figure 4). De plus, un pic de zooplancton peu ne durer que 2-3 semaines et la

fréquence mensuelle d'échantillonnage peu avoir été insuffisante pour détecter le pic printanier.

Nos résultats montrent également que la composition zooplanctonique méditerranéenne présente une forte stabilité dans son ensemble contrairement aux communautés phytoplanctoniques (Feuilloley *et al.*, 2022). Ainsi, le méroplancton représentait moins de 10% des organismes sur l'ensemble des saisons, concordant avec les observations de Gaudy *et al.* (2003). De plus, les communautés zooplanctoniques observées sont dominées par les arthropodes (Figure 18, Feuilloley *et al.*, 2022) dont les cladocères et les copépodes qui représentent les taxons les plus abondants dans les eaux côtières en Méditerranée occidentale (Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Ces taxons doivent avoir un impact important sur le phytoplancton et surtout les cladocères qui se nourrissent de phytoplancton de plus petite taille que celui utilisé par les copépodes (Sommer *et al.*, 2001). Les autres taxons zooplanctoniques sont généralement beaucoup moins abondants en Méditerranée (Gaudy *et al.*, 1985). Les copépodes majoritaires appartenaient à l'ordre des Calanoida mais la méthode utilisée ne permettait pas une identification plus précise (Figure 20). En effet, les côtes méditerranéennes sont composées majoritairement de petits copépodes (<1mm ; Calbet *et al.*, 2001). Ainsi, les familles de Clausocalanidae, dominante tout au long de l'année (Kouwenberg, 1993 ; Gaudy *et al.*, 2003) et de Paracalanidae n'ont pas pu être différenciées au ZooScan en raison de leur petite. Ces familles ont alors été classées comme « Autres Calanoida » (Figure 20).

Les communautés zooplanctoniques présentent généralement des variations saisonnières (Berline *et al.*, 2012 ; Fullgrabe *et al.*, 2020 ; Feuilloley *et al.*, 2022). En effet, le printemps 2022 est caractérisé par des communautés composées en très grande majorité de copépodes (Figure 19). Le même schéma est observé au large de Villefranche-sur-Mer, où la communauté zooplanctonique du printemps est également composée de copépodes en grande majorité (Feuilloley *et al.*, 2022). Effectivement, le développement des copépodes suit les blooms de phytoplancton avec un développement successif des herbivores/omnivores et puis des carnivores (Sommer *et al.*, 1986). Ainsi, Centropagidae (omnivores) et Clausocalanidae (herbivores) apparaissent sur les côtes du GoL lors du bloom printanier (Figure 20, Andersen *et al.*, 2001 ; Gaudy *et al.*, 2003 ; Chen *et al.*, 2019).

Les Cyclopoida ont également représenté une part importante des copépodes au printemps en 2022. Ils sont dominés par les Oithonidae (Figure 20) ainsi que par les Oncaeidae qui sont connus pour se développer rapidement au printemps (Kouwenberg, 1993). Si Oncaeidae n'est pas présent au printemps 2022 dans l'ensemble des stations, cette famille l'est en automne, où la concentration de Chl-a est maximale. Par ailleurs, cette saison présentait également le pic d'abondance des thaliacés (Figure 18) comme cela a déjà été observé en mer Catalane où ils ont représenté 4% du zooplancton total au printemps pour moins de 2% en hiver (Saiz *et al.*, 1999).

Les résultats pour les communautés estivales indiquent un développement des branchiopodes à l'Ouest et au large et un développement des chaetognathes et des autres taxons minoritaires (*i.e.* appendiculaires, thaliacés, cnidaires, cténophores) à l'Est (Figures 18 et 19). Il est vrai que les copépodes et les chaetognathes ont besoin d'un à deux mois pour se développer après le pic de phytoplancton en Méditerranée occidentale (Berline *et al.*, 2012). Ceci explique l'apparition de ces taxons quelques mois après le pic de production primaire printanier. D'ailleurs, Fullgrabe *et al.* (2020) décrit l'été comme la saison de développement du zooplancton carnivore tels les chaetognathes, méduses, scyphonophores, etc... Cependant, les copépodes restaient majoritaires dans les observations estivales, notamment les Calanoides non identifiés (majoritairement clauscalanus et paracalanus). Paracalanus (herbivore, filtreurs de fines particules) est d'ailleurs connu pour pondre lors de forte chaleur à la surface (Vives, 1963; Funestin, 1979). Par ailleurs, le développement des appendiculaires dans la partie Est du GoL à partir de juin corrobore les observations réalisées en mer Catalane et à Villefranche-sur-Mer (Saiz *et al.*, 1999 ; Feuilletoy *et al.*, 2022). Ces organismes filtrent de très grandes quantités d'eau (Alldredge et Madin, 1982) et se nourrissent de microplancton mais aussi de procaryotes tel que les *Synechococcus*. Par ailleurs, le gradient Ouest/Est observés dans la distribution des cladocères (Figure 19) est également décrit dans la littérature. En effet, les cladocères représentent seulement 7% du zooplancton totale à l'Est, dans la Baie de Marseille (Chen *et al.*, 2019) alors qu'elles peuvent représenter plus de 15% du zooplancton à l'Ouest, au large de Banyuls (Thiriot, 1973). A l'Ouest du GoL, la dynamique des cladocères a été étudiée par Thiriot (1973) qui a démontré la présence de la famille Podonidae tout au long de l'année et d'une invasion de *Penilia avirostris* en été et en

automne. Cette dernière se développe généralement après le maximum thermique en été mais surtout après un apport d'eau diluée (Casanova, 1965). Les stations les plus à l'Ouest (*i.e.* 1, 3 et 9) étaient composées respectivement de 53, 34 et 26% de *Penilia avirostris*. Par ailleurs, Evadne (Podonidae) est retrouvé au large du GoL (Thiriot, 1973) expliquant la présence de cladocères au large en été et en automne (Figure 19).

En automne et en hiver, les communautés zooplanctoniques étaient composées presque exclusivement de copépodes (à l'Est) ou présentaient une forte abondance de cladocères (à l'Ouest) (Figures 18 et 19). De façon générale, les cladocères se développent en zone néritique lors d'un apport d'eau douce et d'une forte abondance de phytoplancton (Thiriot, 1973). Le panache du Rhône et des autres fleuves côtiers du GoL et le maximum de Chl-a se trouvant aux stations côtières à l'Ouest expliquent la dominance des cladocères. Par ailleurs, un développement de la famille des Temoridae (herbivore) est observé en automne (Figure 20) dans tous le Golfe et qui persiste en hiver à l'Ouest comme rapporté par Kouwenberg, 1993.

4.4 Ichtyoplancton

4.4.1 Variabilité saisonnière

Une forte variabilité saisonnière en termes de richesses et de densités des taxons ichtyoplanctoniques dans le zooplancton est observée tout au long de l'année dans le GoL (Fage, 1920, Palomera et Olivar, 1996, Sabatés *et al.*, 2003, Alemany, 1997). Cette variabilité saisonnière, liée aux cycles de ponte des adultes, est illustrée par des changements brusques dans les structures communautaires. Notamment, une importante variabilité inter-mensuelle a été mise en évidence au niveau de la station côtière GLD14 et se retrouve globalement au niveau de l'ensemble du GoL. Des périodes de forte productivité ichtyoplanctonique (fortes densités et fortes richesses taxonomiques observées) sont entre-coupées par des périodes de transition faiblement productives. De plus, la succession entre les deux stades de vie œufs puis larves est logiquement marquée. L'ichtyoplancton, partie intégrante du zooplancton est soumis, comme lui, à des boucles de rétroaction expliquant ces variations importantes mais aussi aux périodes de reproduction et aux capacités reproductrices des adultes. Quelle que soit l'espèce, suite à une ou plusieurs pontes, l'état « Post-ponte » caractérise l'inaptitude

gonadiques des reproducteurs à produire le matériel gamétique nécessaire à la reproduction, ceci expliquant les mois de latence observés. Des espèces se reproduisent à certaine(s) période(s) de l'année préférentiellement. La plupart des espèces de poissons de la région fraient au printemps et en été (Sabatés *et al.*, 2007). C'est le cas des Callionymidae et Mullidae dont les œufs pour les premiers et larves pour les deux sont retrouvés sur l'ensemble des étages bathymétriques du GoL lorsque les températures sont élevées, au printemps et en été. Ces mêmes auteurs indiquent néanmoins une distribution larvaire de ces deux familles comme majoritairement concentrées dans les zones de plateau plus profondes, entre 40 et 80m en dessous de la thermocline pour les Callionymidae, au-dessus en surface pour les Mullidae. Cependant ici, pendant la fin de saison printanière, les œufs et larves sont plus densément observés dans les communautés côtières au niveau desquelles la pycnocline est peu profonde. Cette situation diffère de ce qui a pu être observé à l'Ouest du GoL par Sabates (1990) et Sabates et Olivar (1996) décrivant des densités larvaires maximales au large, en amont du talus continental. En revanche, Olivar *et al.* (1998) et Sabates et Maso (1992), ont identifié une situation où la présence d'eaux moins salées était à l'origine de la formation d'un front de densité cantonnant les larves de poissons à proximité des côtes et qui pourrait également expliquer les observations présentes. Des œufs et larves de Blenniidae, Gadidae, Gobiidae, Labridae, Mugilidae, Sparidae, Serranidae, Trachinidae sont identifiés dans l'ensemble du GoL et semblent avoir des périodes de reproduction distinctes en fonction des espèces pour une même famille. En croisant l'identification morphologique et génétique à diverses sources (Froese et Pauly, 2023, Crec'hriou *et al.*, 2015, Russell, 1976), certaines successions de périodes de ponte et de périodes au stade larvaire au sein même d'une famille ont pu être identifiées. A titre d'exemple, quatre espèces de Mugilidae ont été identifiées via la génétique (Annexe 3) : *Chelon saliens* dont les œufs sont pondus au printemps/été et les recrutement observés fin été/automne. *Chelon ramada* pondant en été, automne. Et enfin, *Chelon auratus* et *Mugil cephalus* ont une plus large période de ponte allant du printemps à l'automne et un recrutement s'étalant sur de longues périodes allant de l'hiver au printemps avec un maximum début automne, ce qui concorde et complète les données récoltées durant Goldys. En effet, des larves de Mugilidae n'ont été identifiées qu'en automne et hiver. Celles-ci pourraient potentiellement comprendre les espèces pondues plus tardivement, en hiver. C'est ainsi que Brusle et Cambrony (1992)

ajoutent notamment la présence de *Chelon labrosus* en Méditerranée possédant une période de reproduction hivernale (février à avril, Froese et Pauly, 2023) et recrutant au printemps.

La distribution de différents clupéiformes montrait également des successions saisonnières (Tableau 8).

Tableau 8. Variation de la période de ponte (lignes « Œufs ») et de la période larvaire (lignes « Larves ») de trois espèces de petits pélagiques. Les périodes sont indiquées par les saisons. Les occurrences de chacun pour chaque stade de vie ichtyoplanctoniques sont représentées en bleu ou en orange lorsqu'il s'agit de présence potentielle non confirmée par l'identification moléculaire et morphologique. Les saisons dans lesquelles sont observés les maximums de densités chacun des taxons par stade sont encadrés en rouge.

		Printemps	Été	Automne	Hiver
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Œufs				
	Larves				
<i>Sardina pilchardus</i>	Œufs				
	Larves				
<i>Sprattus sprattus</i>	Œufs				
	Larves				

La période de ponte de *Sardina pilchardus* succède à celle d'*Engraulis encrasicolus*. Les pontes de ces deux espèces sont structurées à la fois par les températures, comme l'ont observé Aldebert et Tournier (1971) avec un maximum d'intensité de pontes de *Sardina pilchardus* observé avec le refroidissement des eaux tandis qu'un réchauffement intensifie les pontes d'*Engraulis encrasicolus*. Elles sont également structurées par des concentrations en Chl-a différentes entre les deux espèces : celles-ci étant minimales en été tandis qu'elles sont maximales à la côte en automne, période de densités maximales de *Sardina pilchardus*. De plus, différentes communautés phytoplanctoniques sont

observées entre ces deux périodes : l'été dominé par les *Synechococcus*, les Haptophytes et pélagophytes tandis que les diatomées dominent les saisons automnales et hivernales. Des communautés zooplanctoniques différentes sont également observées d'une saison à l'autre et peuvent impliquer et de potentielles des préférences alimentaires divergentes entre ces deux espèces de téléostéens (Figures 13 et 15). Cet aspect a été largement abordé dans le cadre des problématiques liées à l'état nutritionnel d'*E. encrasicolus* et *S. pilchardus* aux stades post-larvaires dont les tailles et la condition corporelle diminuent avec les changements de régime trophique. Ainsi, de profonds changements environnementaux observés au cours du temps dans le GoL ont pu affecter la productivité phytoplanctonique du GoL et par conséquent, l'ensemble des réseaux trophiques associés (Feuilloley, 2020). Divers auteurs ont démontré que les stades plus avancés d'*E. encrasicolus* se nourrissent sur des copépodes de grande taille, favorisés par de fortes densités en diatomées tandis que *S. pilchardus* filtrent plus efficacement du zooplancton de plus petite taille se nourrissant sur des taxons phytoplanctoniques différents (Tam *et al.*, 2008 ; Van der Lingen, 2002 ; Van der Lingen *et al.*, 2006). Ces deux espèces ont des stratégies de ponte différentes : *E. encrasicolus* forment ses ovocytes tout au long de la saison de ponte à contrario de *S. pilchardus* qui les forment avant la période de ponte (Hocevar *et al.*, 2022). Ainsi, *E. encrasicolus* sera plus impacté par la disponibilité des proies durant cette période. De très faibles concentrations estivales en diatomées démontre un contrôle top-down par des communautés zooplanctoniques prédatrices, ces dernières profitant aux populations d'*E. encrasicolus* en été. Les pontes de *S. pilchardus* chevauchent celles de *Sprattus sprattus* dont les œufs ont une survie plus favorable à des températures froides (8-11°C d'après Fage, 1920). D'importantes concentrations en œufs de *S. sprattus* ont été identifiées au niveau de la station 14. Cependant, la génétique n'a identifié aucune larve de cette espèce pendant les mois de janvier/février. Les œufs de ces deux espèces sont extrêmement différents en termes de taille (0,8 à 1 mm pour les œufs de *S. sprattus* échantillonnés contre 1,38 à 1.9 mm pour ceux de *Sardina pilchardus*). Huret *et al.* (2016) ont démontré que les œufs de *S. pilchardus* ont une flottabilité moindre du fait de leur taille importante. De plus, durant l'hiver, des vents forts influencent les conditions hydrodynamiques du GoL (Estournel *et al.*, 2003) pouvant éventuellement permettre un transport différencié et une ségrégation spatiale des deux espèces pendant leurs premiers stades de vie. Les larves de *S. sprattus* seraient potentiellement

transportées plus au large, au niveau du plateau du GoL ou au niveau d'autres stations côtières où aucun échantillon destiné à l'identification génétique n'a été initié. Alternativement, l'absence d'observations en mars 2022 et 2023 aurait pu conduire à un échec de détection de ce stade de vie. Cependant, les œufs de sprats éclosent au bout de 3 à 7 jours (Russel, 1976) et une partie de leurs œufs a été observée dès fin décembre 2022 ce qui rend peu probable cette hypothèse. Enfin, la variabilité importante d'échantillonnage et la stochasticité des captures liées à l'utilisation d'un filet Bongo (Pepin et Shears, 1997) pourraient également être un facteur explicatif, bien que très peu probable compte tenu de l'intensité de l'échantillonnage, de ces absences d'observations.

D'autres poissons se reproduisent toute l'année, potentiellement dans des zones différentes en fonction de la période de l'année et des conditions environnementales. C'est par exemple le cas d'un certain nombre de Pleuronectiformes (*Arnoglossus sp.*, *Buglossidium luteum* notamment), retrouvés à diverses stations du GoL.

4.4.2 Variabilité spatiale

Un gradient latitudinal des communautés ichthyoplanctoniques influencé par la bathymétrie de la zone a également été mis en évidence et distingue clairement les zones côtières du reste du GoL.

4.4.2.1 Les communautés côtières

Malgré l'étagement bathymétrique des communautés ichthyoplanctoniques mis en évidence, beaucoup des taxons ichthyoplanctoniques dominants sont communs entre ceux identifiés pour les neuf stations d'intérêt couvrant l'ensemble du GoL (Figure 23) et ceux observés au niveau de la station 14 (Annexe 26). La moitié des taxons ichthyoplanctoniques sont retrouvés au niveau de cette unique station (23/52 et 31/74 des taxons œufs et larves) démontrant l'importance écosystémique des zones côtières et leur rôle essentiel afin d'assurer les recrutements de nombreuses espèces. Plusieurs espèces de Pleuronectiformes ont été identifiées comme dominantes dans les échantillons provenant de la station 14 (Figure 28).

Retrouvées sur l'ensemble des latitudes du GoL, elles sont caractérisées comme étant des espèces migratrices utilisant les zones côtières et lagunaires du GoL comme zones de nourriceries (*Solea solea* : Dierking *et al.*, 2012 et Darnaude *et al.*, 2001 ; *Arnoglossus*

laterna et *Buglossidium luteum* : Darnaude *et al.*, 2001). De plus, ces espèces sont également influencées par le type de sédiments formant l'habitat avec une préférence pour les substrats majoritairement sableux (Fernandez-Zapico *et al.*, 2017) au niveau desquels elles pondent. Ces substrats étant retrouvés à la fois au niveau des côtes et sur le bord du plateau du GoL, (Figure 37 ; Morfin, 2013), ceci explique les fortes occurrences (et fortes densités) de leurs stades ichtyoplanctoniques ainsi que leur large distribution dans le GdL incluant les zones côtières.

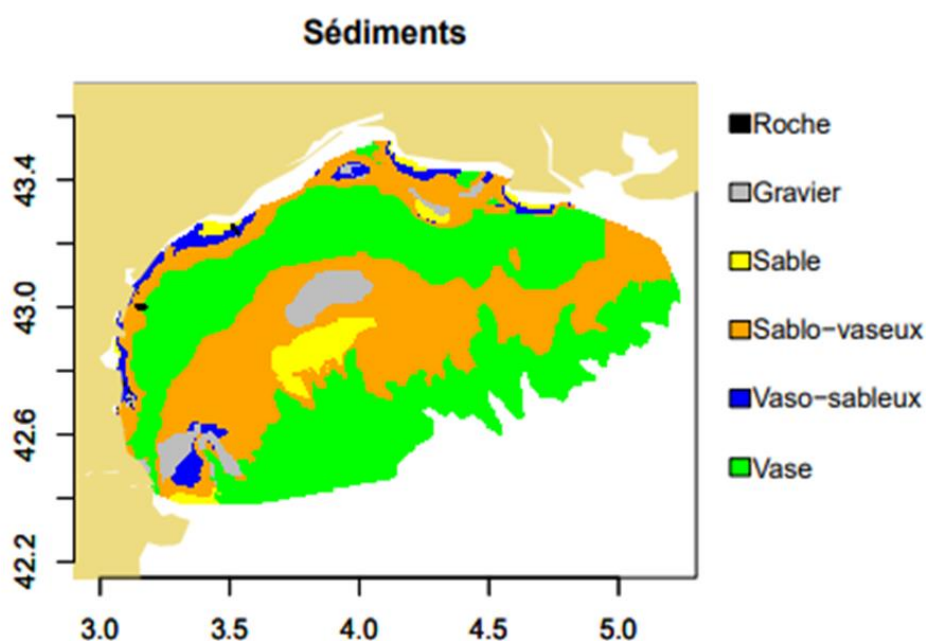


Figure 37. Distribution spatiale des types de sédiments retrouvés au niveau du GoL (Morfin, 2013).

Des familles telles que les Sparidae et Mugilidae, identifiées morphologiquement et génétiquement comme présentes au sein de la station 14 (Annexe 3), sont également caractérisées par des espèces migrant vers les côtes et les lagunes, caractérisant ainsi les zones côtières tout en occupant différents habitats du GoL au cours de l'année et de leur vie (Farrugio et Le Corre, 1986). Différentes espèces d'intérêt halieutique passent une période de leur vie au niveau de ces habitats côtiers. C'est notamment le cas de *Sardina pilchardus*, dont les densités maximales sont observées au niveau des zones de forte productivité phytoplanctonique, et des Mullidae (durant la période de ponte uniquement). Également, la présence côtière récurrente de larves de *Cyclothone braueri* en automne (pic de densités saisonnier confirmé par Sabatés et Maso, 1990) est observée. Cette espèce mésopélagique possède un stade adulte océanique (retrouvé préférentiellement à des profondeurs supérieures à 200m, au-delà des canyons sous-

marins, OBIS, 2023). Elle est non observée lors des opérations de chalutages échantillonnant les stades plus tardifs de vie mais fait partie des taxons dominants les communautés ichtyoplanctoniques larvaires côtières. Aucun œuf n'a été identifié dans les échantillons traités. Ceci suggère l'existence d'habitats divergeant en fonction du stade de vie de l'espèce. Les adultes reproducteurs (et œufs) se localisant au large du GoL, aux abords du talus continental, donneraient naissance à des larves soumises à l'hydrologie particulière du GoL impliquant la pénétration accrue des eaux du talus vers le plateau et ceci les transportant jusqu'aux côtes (Sabatés *et al.*, 2007). D'autres espèces dont les stades adultes sont décrits comme mésopélagiques sont également retrouvées au niveau des côtes de la région (*Benthosema glaciale*, *Lampanyctus crocodilus*, *Maurolicus muelleri*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus elongatus*).

4.4.2.2 Les communautés du large

Les habitats au large du GoL sont caractérisés par diverses familles mésopélagiques telles que les Microstomatidae, Myctophidae, Sternoptychidae, Stomiidae pour lesquelles seules les larves ont été observées dans les échantillons analysés à l'exception de *Coelorinchus caelorhincus* et *Maurolicus muelleri* pour lesquels les œufs facilement reconnaissables ont été observés au niveau des stations longeant le talus continental. Les données MEDITS (2022-2023) ont permis de démontrer que les adultes reproducteurs sont retrouvés en grandes densités au niveau des canyons bordant le talus continental du GoL. Ainsi, ces espèces pondraient dans ces zones plus difficilement accessibles avec le matériel de capture utilisé et à des profondeurs supérieures à celles explorées ici. Cette hypothèse a été décrite pour *Merluccius merluccius* dont la période larvaire dure en moyenne deux mois (Motos *et al.*, 1998, Morales-Nin et Moranta, 2004), temps pendant lequel les larves sont soumises aux conditions hydrodynamiques du GoL. *M. merluccius* se reproduit toute l'année (Campillo, 1993) cependant, seules les saisons automnales et hivernales ont permis d'observer les larves de ces poissons dans la zone d'étude. Ces périodes sont davantage soumises aux forçages par les vents importants dans la région. Ce qui explique potentiellement les observations de larves de *M. merluccius* au large en automne puis dans l'ensemble du GoL en hiver à contrario du printemps/été où les larves pourraient se retrouver cantonnées aux habitats des canyons sous-marins au large du plateau continental. D'autres taxons à fort intérêt halieutique possèdent leur stade

larvaire largement distribué du centre jusqu'au large du plateau : c'est le cas des *E. encrasicolus* et des Mullidae pendant l'été. Les œufs de Mullidae pondus à la fin du printemps sont cantonnés à la côte par un front de densité comme expliqué précédemment. Puis, les faibles précipitations et apports d'eau douce en été contribuent à une augmentation de la salinité de la zone et permettent la dispersion des larves au large du GoL correspondant à une situation classiquement décrite par Sabates (1990) et Sabates et Olivar (1996). C'est également le cas des Gadidae en hiver dont les fortes densités d'œufs sont identifiées proche des côtes. Dans cette situation, Herrmann *et al.* (2008) et les travaux du groupe MEDOC (1970) décrivent des processus de formation d'eau dense et convection profonde des masses d'eau pouvant permettre d'expliquer ces différences de distribution entre les stades œufs et larves. Ces phénomènes se déroulent au niveau du plateau du GoL, pendant la saison hivernale et sont causés par d'importants vents à l'origine d'un refroidissement élevé des masses d'eaux qui sont entraînées au large du golfe et plongent à des profondeurs importantes le long du talus continental. Enfin, des œufs et larves de Triglidae sont également observables au large du GoL de l'été à l'hiver. Ainsi, selon la saison et selon les taxons d'intérêt, la dispersion larvaire semble différer. La variabilité à faible pas de temps des conditions hydrodynamiques du GoL, la variabilité de comportement dispersif des larves selon l'espèce ou encore la durée de phase larvaire des individus peuvent être des facteurs explicatifs de ces variations.

4.4.2.3 Les communautés du plateau

Comme pour les échantillons côtiers, les clupéiformes (*E. encrasicolus*, *S. pilchardus* et *S. sprattus*) dominant largement les communautés ichthyoplanctoniques du plateau du GoL. En effet, *S. pilchardus* possède deux zones de ponte qui diffèrent en fonction des saisons : côtière pendant l'automne et au niveau du centre du plateau en hiver. Une troisième zone de ponte de cette espèce a été identifiée au niveau des côtes marseillaises par Aldebert et Tournier (1971). Une importante variabilité dans les structures de communautés ichthyoplanctoniques a été mise en évidence (d'autant plus pour les larves), mettant en avant un gradient longitudinal. Cette variabilité a été qualifiée de maximale au niveau de la zone du plateau en comparaison aux autres étages bathymétriques (côte et talus) considérés comme davantage homogènes entre eux (Blanchard, 2001). En effet, ici, le centre du plateau est généralement caractérisé par de faibles densités (à l'exception

des clupéiformes). Au niveau de la zone Ouest du plateau du GoL, de fortes densités larvaires de *Trachurus sp.*, *Callionymus sp.*, *Cepola macrophthalma*, Centrolophidae, Labridae, Scorpaenidae, Serranidae, Trachinidae et Sparidae sont observées. Cette forte richesse observée s'accorde avec une large hétérogénéité de substrats dans la zone, pouvant être un facteur influençant la biodiversité ichthyoplanctonique (Figure 38). De plus, des eaux dessalées à la côte reflètent divers apports d'eau douce enrichies en nutriments auxquels s'ajoutent des phénomènes de cascading ou au contraire de remontées d'eaux profondes enrichies en nutriments (en fonction des vents) sur le talus continental. Ces derniers affectent également cette zone du fait de la proximité entre les zones côtières et les zones de canyons sous-marins. De plus, le passage du courant Ligure influence largement cette zone et peut également expliquer ces particularités d'assemblages ichthyoplanctoniques. La zone orientale du plateau continental présente une importante biodiversité notamment en automne et en hiver avec la présence de Gadidae, Mugilidae, Sparidae, *Sarpa salpa* ainsi qu'en été avec de fortes densités de Scombridae. Cette radiale se situe à l'embouchure du Rhône, source majeure des apports fluviaux du GoL enrichissant de façon variable le plateau du GoL en nutriments en fonction de l'étendue et de la position de son panache (Annexe 28, Gatti, 2008) qui peut s'étendre parfois jusqu'à l'embouchure de l'Hérault (Durand *et al.*, 2004). Dufour *et al.* (2009) ont démontré que les zones de pontes de *Dicentrarchus labrax* sont généralement associées à celles de *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758), aux Mugilidae et *Sarpa salpa*, cette dernière présentant de fortes densités de larves aux embouchures du Rhône et de l'Hérault, et, plus modérément, à proximité du Têt et du Tech. Ces mêmes auteurs ont suggéré que les zones de nurseries de ces espèces étaient préférentiellement localisées au niveau des zones fortement anthropisées, favorisant ainsi leur accumulation dans ces zones spécifiques.

4.5 Vision écosystémique

L'analyse des corrélations entre les axes des analyses multivariées a mis en évidence de possibles forçages environnementaux affectant les assemblages planctoniques ainsi qu'une corrélation dans la structuration des communautés phyto- et zooplanctoniques (Figure 21). L'axe 1 de l'environnement représente un gradient spatial côte/large où les apports d'eau douce et des eaux productives caractérisent les côtes (Figure 14). Au vu des

corrélations significatives obtenues (Figure 21), le développement *Synechococcus* et pélagophytes est associé aux zones peu productives et de faibles apports d'eau douce. A l'inverse, les diatomées, *Prochlorococcus* et les prasinophytes préfèrent des conditions opposées. Ce gradient spatial est également mis en évidence par les analyses portant sur les communautés ichtyoplanctoniques. Les densités d'œufs de poissons tendent à diminuer lorsque l'on s'éloigne de ces zones côtières productives. Les conditions trophiques peuvent jouer un rôle important dans la fertilité qui varie notamment selon la taille et le poids des poissons, en lien avec leur condition corporelle. Ainsi, les côtes, plus riches en termes de production primaire et secondaire, forment un environnement optimal pour un grand nombre d'espèces de poissons du GoL, y compris pendant la reproduction (Petit, 1953 ; Mathias et Salvy, 1958 ; Amanieu, 1973 ; Chauvet, 1979 et 1981). Les stades larvaires dispersifs, quant-à-eux sont davantage soumis aux conditions hydrodynamiques et vont être transportés vers le large, au niveau du plateau du GoL. Ainsi, ces larves ne restent pas cantonnées à ces environnements côtiers ce qui, indirectement, favorisent leur survie avec une diminution de la pression de prédation en comparaison avec les zones côtières de nourriceries.

L'axe 2 de l'environnement définissant le gradient saisonnier, selon l'intensité de la stratification et de la température, est corrélé avec l'axe 1 du phytoplancton et de l'holoplancton. Ces conditions environnementales définissent les assemblages phytoplanctoniques et holoplanctoniques dans le GoL sur l'année 2022-2023 et impactent également la reproduction de diverses espèces de poissons. Ainsi, des eaux chaudes, stratifiées et peu productives, typiques des conditions estivales, favorisent le développement des *Synechococcus* et des taxons appartenant au groupe indicateur des branchiopodes et des chaetognathes. Ces températures chaudes, l'augmentation de la durée du jour et les faibles salinités caractéristiques de l'été sont favorables pour des espèces telles que le rouget ou l'anchois dont la stratégie de ponte (*indeterminant spawners*, Ferrer-Maza, 2015) reposant sur la disponibilité en proies pendant la saison de reproduction est hautement soutenue par les fortes abondances zooplanctoniques pendant cette saison. Les autres saisons où la stratification est plus faible favorisent la dominance des copépodes et des diatomées tout en constituant des conditions nécessaires à la gamétogénèse d'autres espèces de poisson telles que les sardines, sprats,

daurades, saupes notamment, dont les pontes particulièrement denses sont observées aux abords des zones plus fortement soumises aux forçages fluviaux (notamment au niveau du Rhône).

Par ailleurs, les corrélations entre les communautés de phyto- et mésozooplancton sont également significatives sur des prélèvements effectués le même jour bien qu'il existe un certain décalage d'adaptation du zooplancton, comme observé à la station 14 (Figure 22). Ce délai entre le maximum de Chl-a et celui de l'abondance maximale dépend du temps que le zooplancton met à se développer. Ces délais sont différents selon la région et la saison (Heinrich, 1962), et témoignent de l'efficacité du broutage du zooplancton. Un même décalage est observé entre les différents stades de vie ichtyoplanctoniques, faisant apparaître une succession logique entre les œufs et larves de poissons (Figure 28). Par ailleurs, la station 14 étant très côtière, elle est soumise à un renouvellement de la masse d'eau qui pourrait également expliquer des changements de communautés planctoniques.

Finalement, au printemps la température des eaux et l'ensoleillement augmentent, ce qui favorise les blooms phytoplanctoniques côtiers et au bord du plateau continental. Cette saison est caractérisée par le développement des cryptophytes, prasinophytes et *Prochlorococcus*. Les blooms phytoplanctoniques entraînent le développement des salpes mais surtout des copépodes, notamment des herbivores/omnivores comme les Centropagidae et vraisemblablement les Clausocalanidae (mais malheureusement non-identifiables au ZooScan), et les carnivores à reproduction lente (*i.e.* Oithonidae). Des espèces de Callionymidae et divers poissons plats viennent pondre au niveau de la côte durant cette saison.

Puis, l'été est une saison se démarquant particulièrement des autres par une forte stratification liée au réchauffement des eaux, créant des conditions oligotrophes. Ainsi, les cyanobactéries *Synechococcus* sont privilégiées par le grand ratio surface/volume et les pélagophytes par leur préférence pour des eaux pauvres en phosphore. Si l'été est la saison la moins productive en termes de production primaire, elle présente cependant le maximum d'abondance du zooplancton (production secondaire) et une dominance plus faible des copépodes. En effet, les filtreurs de petites particules (*i.e.* branchiopodes, appendiculaires, Paracalanidae) se développent avec les carnivores du zooplancton tel

que les chaetognathes et les copépodes Candaciidae et Corycaeidae. Les branchiopodes se développent à l'Ouest, région caractérisée par des eaux peu salées, et les autres taxons du mésozooplancton plutôt à l'Est. Cette saison présente également les maximums de densités d'oeufs pondus par diverses espèces de poissons présentent au sein du GoL. Ses caractéristiques environnementales en font, notamment, une saison optimale pour la reproduction des anchois et rougets, se nourrissant massivement sur les communautés zooplanctoniques proliférant abondamment.

Ensuite, l'automne est caractéristique d'une transition des conditions environnementales et des communautés planctoniques de l'été vers celles de l'hiver. De ce fait, une homogénéisation thermique de la colonne d'eau commence et le vent et les apports d'eau douce créent des remontées d'eaux côtières induisant des blooms côtiers avec le maximum annuel de Chl-a composés majoritairement de diatomées. Les branchiopodes notamment *Penilia avirostris* atteignent leur maximum d'abondance à l'Ouest à cette saison alors qu'à l'Est les communautés sont composées en grande majorité de copépodes. La famille d'herbivores Temoridae s'y développe. Ces fortes abondances zooplanctoniques et le refroidissement des températures permettent l'établissement de nombreuses populations de poissons s'établissant au niveau des côtes. C'est le cas notamment des sardines dont les pontes succèdent aux pontes estivales des anchois et sont observables en fortes densités pendant cette saison.

Enfin, en hiver, l'homogénéisation thermique est installée dans le GoL et les côtes sont soumises à un apport d'eau douce où les diatomées sont présentes. Au large, les cryptophytes, prasinophytes et *Prochlorococcus* sont présents en surface. Comme décrit par Lozano *et al.* (2015), la saison hivernale permet d'observer un second pic de reproduction des poissons du GoL avec d'importantes densités en oeufs et larves. Les sardines, sprats, merlus, daurades et saupes se reproduisent abondamment dans les zones fortement influencées par les apports fluviaux (Rhône) et leurs stades larvaires sont particulièrement impactés par les forts vents présents durant l'hiver, cantonnant l'ichtyoplancton au niveau des côtes du GoL.

5 Limites et perspectives

Ce travail a permis de mettre en évidence les gradients de variabilité spatiale et saisonnière des communautés phyto-, zoo- et ichthyoplanctoniques dans le GoL sur l'année 2022-2023 ainsi que le lien avec la variabilité environnementale. La majorité du zooplancton échantillonné était composée de copépodes, particulièrement de petits Calanoida (Clauscalanidae, Paracalanidae). Également, les communautés ichthyoplanctoniques sont dominées successivement par les œufs et larves de petits pélagiques type anchois, sardines et sprats. L'inventaire planctonique réalisé à ce jour n'est sûrement pas exhaustif mais démontre l'importance d'un suivi des communautés planctoniques non seulement l'été mais également tout au long de l'année.

Cependant, en raison des fortes variabilités interannuelles observées dans la zone d'étude (Nithard, 2021), il serait important de poursuivre ces suivis sur quelques années afin de pouvoir généraliser les tendances décrites dans cette étude basée sur une seule année.

De plus, l'échantillonnage d'une saison s'étalant sur trois mois, les patrons décrits ici vont refléter simultanément un mixte de variabilité spatiale et temporelle (Figure 4). Comme, les conditions environnementales peuvent différer de façon significative en un mois (Huret *et al.*, 2018), avec des conséquences sur les communautés planctoniques, l'état de l'écosystème pélagique va donc être différent entre le début et la fin de chaque saison. Ceci se traduit donc par une distorsion des patrons spatiaux observés qui peut brouiller le gradient Est-Ouest et côte-large (Huret *et al.*, 2018). Par ailleurs, le suivi mensuel au niveau de la station fixe, en permettant de réaliser une analyse temporelle plus fine, contribue à confirmer le patron saisonnier observé à la côte uniquement. Il y a donc un peu plus d'incertitudes autour des successions temporelles observées au large.

L'analyse de chémotaxonomie permet d'identifier le picophytoplancton contrairement à l'analyse microscopique. Cependant, cette méthode suppose de connaître les taxons présents dans la zone étudiée. De plus, ici le divinyl-Chl_b n'a pas été quantifié alors qu'il permet de discriminer les *Prochlorococcus* car ce pigment n'est présent que dans ce groupe (Latasa *et al.*, 2022). Ce taxon a tout de même été gardé pour

l'analyse CHEMTAX car il était également caractérisé par la présence de zéaxanthine (partagée avec les *Synechococcus*) et de la Chl-b (partagée avec les prasinophytes). De ce fait, les *Prochlorococcus* ont vraisemblablement été sous-estimées. Par ailleurs, l'analyse des communautés phytoplanctoniques de surface sans prendre en compte celles présentes à la profondeur du maximum de fluorescence peut introduire un biais dans les analyses entre les compartiments. Le zooplancton a effectivement été prélevé sur toute la colonne d'eau et certaines espèces zooplanctoniques se nourrissent au niveau du maximum de Chl-a, notamment en été (Cahet *et al.*, 1972).

L'analyse du zooplancton par un système d'imagerie limite la précision de l'identification taxinomique comparativement à des observations à la loupe binoculaire (Gorsky *et al.*, 2010). La plupart des organismes ont été traités selon leur ordre ou familles comme la plupart des études sur les communautés zooplanctoniques (Lombard *et al.*, 2019). Cependant ce manque de définition taxinomique a limité l'analyse détaillée des communautés de copépodes, pourtant le groupe majoritaire du zooplancton. C'est pourquoi, une étude plus fine des variations au sein des communautés de copépodes devrait être entreprise. Par ailleurs, seule l'abondance du zooplancton a été étudiée ici. Il serait intéressant d'analyser ces communautés en termes de biovolumes car cela pourrait changer notre perception de la dynamique spatiale et saisonnière des communautés.

Par ailleurs, l'analyse microscopique a permis l'identification taxonomique de l'ichtyoplancton via l'utilisation de critères morphologiques. Ces méthodes ont été complétées par des analyses moléculaires réalisées au niveau de taxons côtiers qui ont permis de rendre compte de la diversité spécifique retrouvée dans les échantillons. Compte-tenu de la faiblesse de notre expertise actuelle en termes d'identification taxonomique de l'ichtyoplancton méditerranéen, cette dimension moléculaire serait à développer au niveau des divers étages bathymétriques du GoL. Ceci paraît indispensable pour une meilleure discrimination des œufs, dont plusieurs taxons sont morphologiquement très semblables.

Enfin, l'échantillonnage des communautés mésozooplanctoniques par un filet WP2 sous-estime l'abondance et la diversité des organismes gélatineux dans la communauté zooplanctonique (Feuilloley *et al.*, 2022). De même, le filet Bongo servant à l'échantillonnage de l'ichtyoplancton a été décrit par Pepin et Shears (1997) comme

pouvant présenter une importante variabilité d'échantillonnage, une surestimation des densités ainsi qu'une sous-estimation de la diversité ichtyoplanctonique du fait de sa capacité moindre à capturer à la fois les très jeunes stades (stades vitellins) et les stades larvaires plus âgés qui peuvent adopter un comportement d'évitement. Les abondances de ces derniers sont également plus faibles du fait de la mortalité importante subie au cours de leur développement et de leur dérive, ce qui peut également entraîner une sous-estimation par un engin comme le bongo qui filtre des volumes d'eau relativement faibles. De plus, les échantillonnages de jour peuvent présenter une capturabilité plus faible et aléatoire que ceux réalisés la nuit du fait des migrations nyctémérales des espèces zooplanctoniques. Les filets abîment également ces organismes fragiles ce qui limite parfois leur identification. De plus, à l'échelle d'un échantillonnage par station par saison, il est certain que l'inventaire réalisé à ce jour n'est que partiellement représentatif de l'ensemble des espèces que l'on peut retrouver à des pas de temps plus courts. L'ensemble de ces facteurs génère donc une forte stochasticité dans les observations. L'acquisition de données supplémentaires est donc nécessaire afin de compléter de façon la plus exhaustive possible la connaissance des cycles de vie et périodes de reproduction des poissons du GoL ainsi que la distribution des zones fonctionnelles essentielles telles les frayères et les nourriceries et leurs conditions environnementales et trophiques.

6 Conclusion

Pour conclure, cette étude a permis de décrire les variations saisonnières et spatiales avec une couverture géographique complète du GoL sur l'année 2022-2023 tout en considérant plusieurs compartiments de l'écosystème pélagique, incluant des données sur l'environnement physique, le phytoplancton, le mésozooplancton et l'ichtyoplancton. Concernant le phyto- et le zooplancton, elle a révélé que l'été était la saison où la production primaire était minimale avec le développement des *Synechococcus* et des pélagophytes ainsi que le développement des branchipodes à l'Ouest du Golfe et des chaetognathes, appendiculaires, cnidaires à l'Est. Les autres saisons étaient caractérisées par une plus forte variabilité spatiale, où les diatomées dominaient aux côtes grâce aux apports d'eaux douces alors que les cryptophytes, haptophytes, prasinophytes se développaient au large. Ainsi, les zones côtières et de talus étaient généralement plus productives que le milieu du plateau. Les copépodes représentaient presque la totalité du mésozooplancton au printemps, automne et hiver sauf aux stations les plus à l'Est caractérisées par une forte abondance de branchiopodes. Concernant le compartiment ichtyoplanctonique, plusieurs paramètres environnementaux influencent leurs structures. Spatialement, un étagement bathymétrique est observé comme ce qui a pu être relevé pour les communautés démersales du GoL. De plus, d'importants forçages régionaux liant notamment les activités humaines aux apports fluviaux tendent à démontrer l'existence de zones à forte productivité ichtyoplanctonique à l'embouchure des fleuves de la région, notamment au niveau du Rhône, zone de ponte et de passage d'un grand nombre d'espèces provenant du Golfe de Marseille et dérivant via le courant côtier de Ligure d'Est en Ouest. Les SST sont un autre forçage environnemental influençant significativement les cycles de vie de nombreuses espèces de poissons du GoL mais semblent également structurer les communautés planctoniques dans leur ensemble. Bien que cette étude ne permette pas de généraliser les variations interannuelles et qu'elle souffre de certaines limitations méthodologiques, elle permet d'avoir pour la première fois une vision globale du fonctionnement pélagique du Golfe du Lion. Cette compréhension des premiers échelons trophiques de cet écosystème est essentielle pour appréhender le fonctionnement global du Golfe du Lion, qui est l'une des zones les plus

productives de la Méditerranée, supportant de nombreuses espèces exploitées par la pêche et qui fait face à de nombreuses pressions d'origine anthropique.

7 Références

Agawin NS, Duarte CM, Agusti S (1998) Growth and abundance of *Synechococcus* sp. in a Mediterranean Bay: seasonality and relationship with temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 170 : 45-53

Agostini VN, Bakun A, Francis RC (2007) Larval stage controls on Pacific sardine recruitment variability: high zooplankton abundance linked to poor reproductive success. *Mar Ecol Prog Ser* 345 : 237-244

Akaike, Hirotugu, (1987). Factor Analysis and AIC. In *Selected Papers of Hirotugu Akaike*, édité par Emanuel Parzen, Kunio Tanabe, et Genshiro Kitagawa. Springer Series in Statistics. New York, NY: Springer New York (1987): 86-371. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_29.

Aldebert, Yvonne, Tournier Henri, (1971). La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le Golfe du Lion. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* (1971): 35(1), 57-75. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2386/>.

Aleman, F, (1987). *Ichthyoplancton del mar Balear. Resultados de las campañas "Balears", "Miver", "Canal de Ibiza", Proyecto "Bahía" y Proyecto "Radiales"*. Doctoral dissertation, PhD Thesis University of the Balearic Islands (1997).

Allredge AL, Madin LP (1982) Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *Bioscience* 32 : 655 –663

Amanieu, M. (1973). *Ecologie et exploitation des étangs et lagunes saumâtres du littoral français*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 103 (1): 79-94.

Andersen V, Gubanov A, Nival P, Ruellet T (2001) Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 2. Vertical distributions and migrations. *J Plankton Res* 23 (3) : 243-261

Arin L, Estrada M, Salat J, Cruzado A (2005) Spatio-temporal variability of size fractionated phytoplankton on the shelf adjacent to the Ebro river (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 25 (9) : 1081-1095

Barrier N, Petrenko AA, Ourmieres Y (2016) Strong intrusions of the Northern Mediterranean Current on the eastern Gulf of Lion: insights from in-situ observations and high resolution numerical modelling. *Ocean Dynamics* 66 : 313-327.

Beaugrand G, Reid PC, Ibanez F, Lindley JA, Edwards M (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296 (5573) :1692-1694

Beaugrand G, Brander KM, Alistair Lindley J, Souissi S, Reid PC (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426 (6967) : 661-664

Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Siegel DA, McClain CR, Sarmiento JL, Feldman GC, Milligan AJ, Falkowski PG, Letelier RM, Boss ES (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444 (7120) : 752-755

Berline L, Siokou-Frangou I, Marasović I, Vidjak O, Fernández de Puelles MA, Mazzocchi MG, 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

Besbes, Raouf, Amina Besbes Benseddik, Lambros Kokokiris, Thomas Changeux, Ahlem Hamza, Fathi Kammoun, et Hechmi Missaoui (2020). Thicklip (*Chelon Labrosus*) and Flathead (*Mugil Cephalus*) Grey Mullet Fry Production in Tunisian Aquaculture. *Aquaculture Reports* 17 (juillet 2020): 100380. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100380>.

Biseau, Alain, (2023). Diagnostic 2022 sur les ressources halieutiques débarquées par la pêche française hexagonale. Ifremer, Ref. RBE/ederu/RS/2023.1, (2023): 44. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00819/93085/>.

Blanchard, F (2001). Dynamics of harvested demersal fish communities: analysis of the species diversity in the Bay of Biscay (Atlantic Ocean) and in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources* 14, no 1 (février 2001): 29-40. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(00\)01095-0](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(00)01095-0).

- Bopp L, Monfray P, Aumont O, Dufresne JL, Le Treut H, Madec G, Terray L, Orr JC (2001) Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles* 15 (1) : 81-99
- Borcard, Daniel, Francois Gillet, et Pierre Legendre (2011). *Numerical Ecology with R*. New York, NY: Springer New York (2011): <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>.
- Bourdeix, Jean-Hervé (2022) PELMED 2022 cruise, RV L'Europe, <https://doi.org/10.17600/18001922>
- Bourdeix, Jean-Hervé et Hattab Tarek (1985). PELMED – Pélagiques Méditerranée, <https://doi.org/10.18142/19>.
- Bourrin F, Durrieu de Madron X (2006) Contribution to the study of coastal rivers and associated prodeltas to sediment supply in North-western Mediterranean Sea (Gulf of Lions). *Life and Environment* 56 (4) : 307-314
- Boyce DG, Lewis MR, Worm B (2010) Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466 (7306) : 591-596
- Brosset P, Le Bourg B, Costalago D, Bănaru D, Van Beveren E, Bourdeix JH, Fromentin JM, Ménard F, Saraux C (2016) Linking small pelagic dietary shifts with ecosystem changes in the Gulf of Lions. *Mar Ecol Prog Ser* 554 : 157-171
- Brusle, J, et M Cambrony (1992). Les lagunes méditerranéennes : des nurseries favorables aux juvéniles de poisson euryhalins et/ou des pièges redoutables pour eux ? Analyse critique de la croissance des populations de Muges de plusieurs étangs saumâtres du Languedoc-Roussillon, au cours de leur première année de vie. *Vie et Milieu / Life & Environment* (1992): 193-205. <https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03044503>.
- Cahet G, Fiala M, Jacques G, Panouse M (1972) Production primaire au niveau de la thermocline en zone neritique de Mediterranee Nord-Occidentale. *Mar Biol* 14 : 32-40
- Calbet A, Garrido S, Saiz E, Alcaraz M, Duarte CM (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 MR (2004) Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnol Oceanogr* 49 : 51–57
- Calinski, T., et J. Harabasz (1974). A Dendrite Method for Cluster Analysis. *Communications in Statistics - Theory and Methods* 3, no 1 (1974): 1-27. <https://doi.org/10.1080/03610927408827101>.
- Campillo, Albert (1993). Les pêcheries françaises de Méditerranée. Synthèse des connaissances. Contrat CEE/IFREMER n°92/1211625/TF (1993): <https://archimer.ifremer.fr/doc/00393/50468/>.
- Casanova JP (1965) *Penilia avirostris* indicateur d'eau diluée. *Revue Trav Inst (scient, tech) Pêch marit*, 29 (2) : 197-204
- Chamberlain S, Szoecs E, Foster, Boettiger C, Ram K, Bartomeus I, Baumgartner J, O'Donnell J, Oksanen J (2020) Package 'taxize' Taxonomic Information from Around the Web
- Chambers, R. Christopher, et William C. Leggett (1996). Maternal Influences on Variation in Egg Sizes in Temperate Marine Fishes. *American Zoologist* 36, no 2 (avril 1996): 180-96. <https://doi.org/10.1093/icb/36.2.180>.
- Charles F, Lantoine F, Brugel S, Chrétiennot-Dinet MJ, Quiroga I, Rivière B (2005) Seasonal survey of the phytoplankton biomass, composition and production in a littoral NW Mediterranean site, with special emphasis on the picoplanktonic contribution. *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*, 65(1-2) : 199–212.
- Chauvet, C (1979). Préliminaire à l'étude de la biologie et de la dynamique du stock tunisien de *Sparus aurata* (L. 1758). Synopsis de la croissance de groupes 0, 1, 2. *Bull. Off. Nat. Pêches, Tunis* 3 (2) (1979) : 241-253.
- Chauvet, C (1981). Etude préliminaire de la mortalité dans l'ichtyofaune du lac de Tunis occasionnée par les rejets de la centrale thermique. *Pollutions marines en Méditerranée. Workshop on pollution of the Mediterranean*. Cagliari, 9-13 Octobre 1980. Monaco, CIESM, 749-756 (1981).
- Chavez FP, Messié M, Pennington JT (2011) Marine primary production in relation to climate variability and change. *Annual review of marine science* 3 : 227-260

Chen CT, Bănar D, Carlotti F, Faucheux M, Harmelin-Vivien M (2019) Seasonal variation in biochemical and energy content of size-fractionated zooplankton in the Bay of Marseille (North-Western Mediterranean Sea). *Journal of Marine Systems* 199 : 103-223

Conan P, Pujo-Pay M, Raimbault P, Leveau M (1998). Variabilité hydrologique et biologique du golfe du Lion. II. Productivité sur le bord interne du courant. *Oceanologica acta* 21 (6) :767-782

Crec 'Hriou, Romain, J. Y. Marinaro, Serge Planes (2015). Advance in identification of pelagic eggs of mediterranean teleostean fish: development of a new identification key. *Vie et Milieu / Life & Environment* (2015): 65 (1), 47-61. (hal-01160066).

Cruzado A, Velasquez ZR (1990) Nutrients and phytoplankton in the Gulf of Lions, northwestern Mediterranean. *Continental Shelf Research* 10 (9-11) : 931-942

Darnaude, A.M., M.L. Harmelin-Vivien, et C. Salen-Picard (2001). Food Partitioning among Flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) Juveniles in a Mediterranean Coastal Shallow Sandy Area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81, no 1 (février 2001): 119-27. <https://doi.org/10.1017/S0025315401003460>.

De Cáceres, Miquel, et Pierre Legendre (2009). Associations between Species and Groups of Sites: Indices and Statistical Inference. *Ecology* 90, no 12 (décembre 2009): 3566-74. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>.

Dierking, Jan, Fabien Morat, Yves Letourneur, et Mireille Harmelin-Vivien(2012). Fingerprints of Lagoonal Life: Migration of the Marine Flatfish Solea Solea Assessed by Stable Isotopes and Otolith Microchemistry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 104-105 (juin 2012): 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.03.018>.

Dolnicar, Sara, Klaus Grabler and Josef A Mazane (1998). A tale of three cities: Perceptual charting for analyzing destination images. *Vienna University of Economics and Business Administration* (17 septembre 1998).

Doney SC (2006) Plankton in a warmer world. *Nature* 444 (7120) : 695-696

Dufour, V., M. Cantou, et F. Lecomte (2009). Identification of Sea Bass (*Dicentrarchus Labrax*) Nursery Areas in the North-Western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, no 7 (novembre 2009): 1367-74. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000368>.

Duke, Elena M., et Ronald S. Burton (2020). Efficacy of Metabarcoding for Identification of Fish Eggs Evaluated with Mock Communities. *Ecology and Evolution* 10, no 7 (avril 2020): 3463-76. <https://doi.org/10.1002/ece3.6144>.

Durant, N., Berné S., Boyer J., Carbonnel P., Choppin L., Gensous B., Guennoc P., Labaune C., Lenôtre N., Satra C., Tesson M (2004). Evaluation des stocks sédimentaires dans le Golfe du Lion. Phase A : inventaire des données existantes pour le Golfe du Lion. Rapport final. BRGM/RP-52777-FR (2004): 138, fig. 32, ann. 8.

Espinasse B, Carlotti F, Zhou M, Devenon JL (2014) Defining zooplankton habitats in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea) using size structure and environmental conditions. *Mar Ecol Prog Ser* 506 : 31-46

Estournel, C (2003). Observation and Modeling of the Winter Coastal Oceanic Circulation in the Gulf of Lion under Wind Conditions Influenced by the Continental Orography (FETCH Experiment). *Journal of Geophysical Research* 108, no C3 (2003): 8059. <https://doi.org/10.1029/2001JC000825>.

Fage, L (1920). Engraulidae, Clupeidae. Rep. Danish Oceanogr. Exped. 1908-10, Medit. Adjac. Seas, 2, Biology. A.9 (1920): 140, figs. 1-49.

Farrugio, Henri, Le Corre Gildas (1986). Interactions entre pêcheries de lagunes, pêcheries côtières et pêche au chalut dans le golfe du Lion. DRV- 86.003/RH (1986): <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1655/>.

Fernández de Puellas ML, Valencia J, Vicente L (2004) Zooplankton variability and climatic anomalies from 1994 to 2001 in the Balearic Sea (Western Mediterranean). *ICES Journal of Marine Science* 61(4) : 492-500

Fernández-Zapico, Olaya, Antonio Punzón, Alberto Serrano, Jorge Landa, Susana Ruiz-Pico, et Francisco Velasco (2017). Environmental Drivers of the Distribution of the Order Pleuronectiformes in the

Northern Spanish Shelf. Journal of Sea Research 130 (décembre 2017): 217-28.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.02.013>.

Ferrer-Maza, Dolors, Marta Muñoz, Josep Lloret, Elisabeth Faliex, Sílvia Vila, et Pierre Sasal (2015). Health and Reproduction of Red Mullet, *Mullus barbatus*, in the Western Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 753, n° 1 (juillet 2015): 189-204. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2205-5>.

Feuilloley, Guillaume (2020). Analyse de la variabilité spatio-temporelle du zooplancton dans le Golfe du Lion et conséquences sur les populations de petits pélagiques. PhD Thesis, Université de Montpellier. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00724/83571/>

Feuilloley G, Fromentin JM, Saraux C, Irisson JO, Jalabert L, Stemmann L (2022) Temporal fluctuations in zooplankton size, abundance, and taxonomic composition since 1995 in the North Western Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* 79 (3) : 882-900

Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281 (5374) : 237-240

Frayse M, Pairaud I, Ross ON, Faure VM, Pinazo C (2014) Intrusion of Rhone River diluted water into the Bay of Marseille: Generation processes and impacts on ecosystem functioning. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119 (10) : 6535-6556

Froese, R. and D. Pauly (2023). Editors. FishBase. World Wide Web electronic publication (février 2023): www.fishbase.org.

Fromentin JM, Planque B (1996) Calanus and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Mar Ecol Prog Ser* 134 : 111-118

Fox, John, et Sanford Weisberg (2019). car: An R Companion to Applied Regression. R package version 3.1-2. Thousand Oaks (CA): Sage (2019): <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

Fullgrabe L, Grosjean P, Gobert S, Lejeune P, Leduc M, Engels G, Dauby P, Boissery P, Richir J (2020) Zooplankton dynamics in a changing environment: a 13-year survey in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine environmental research* 159 : 104-962

Furnestin M (1979) Planktonic mollusks as hydrological and ecological indicators. *Pathways in Malacology* 8

Gatti J (2008) Intrusions du Courant Nord Méditerranéen sur la partie est du plateau continental du Golfe du Lion. Aix-Marseille Université

Gaudy R (1985) Features and peculiarities of zooplankton communities from the western Mediterranean. *Mediterranean marine ecosystems* 279-301

Gaudy R, Youssara F, Diaz F, Raimbault P (2003) Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* 26 (4) : 357-372

Gorsky G, Ohman MD, Picheral M Stéphane Gasparini, Stemmann L, Romagnan JB, Cawood A, Pesant S, García-Comas C, Prejger F (2010) Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *J Plankton Res* 32 (3) : 285-303

Gleason, Lani U., et Ronald S. Burton (2012). High-throughput Molecular Identification of Fish Eggs Using Multiplex Suspension Bead Arrays. *Molecular Ecology Resources* 12, no 1 (janvier 2012): 57-66. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03059.x>.

Grosjean P, Picheral M, Warembourg C, Gorsky G (2004) Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES Journal of Marine Science* 61 (4) : 518-525

Harmelin-Vivien M, Loizeau V, Mellon C, Beker B, Arlhac D, Bodiguel W, Ferraton F, Hermand R, Philippon X, Salen-Picard C (2008) Comparison of C and N stable isotope ratios between surface particulate organic matter and microphytoplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 28 (15) : 1911-1919

Hastie TJ Tibshirani, R. J. (1990). Generalized additive models. Monographs on statistics and applied probability. Chapman & Hall, 43, 335.

Hastie, Trevor (2023). gam: Generalized Additive Models. R package version 1.22-2 (2023): <https://CRAN.R-project.org/package=gam>.

Heinrich AK (1962) The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J Cons Int Explor Mer 27(1) : 15-24

Hensen V (1887) Über die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. Ber. Kommn wiss. Unters. dt. Meere 5 : 109

Higgins HW, Wright SW, Schluter L (2011) Quantitative Interpretation of Chemotaxonomic Pigment Data. In : Roy S, Llewellyn CA, Egeland ES, Johnsen G (éds) Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography. Cambridge University Press, p 257-313

Herrmann, Marine, Claude Estournel, Michel Déqué, Patrick Marsaleix, Florence Sevault, et Samuel Somot (2008). Dense Water Formation in the Gulf of Lions Shelf: Impact of Atmospheric Interannual Variability and Climate Change. Continental Shelf Research 28, no 15 (août 2008): 2092-2112. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.03.003>.

Hočevár, Sara, Jeffrey A. Hutchings, et Anna Kuparinen (2022). Multiple-Batch Spawning: A Risk-Spreading Strategy Disarmed by Highly Intensive Size-Selective Fishing Rate. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 289, n° 1981 (31 août 2022): 20221172. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1172>.

Huret M, Bourriau P, Doray M, Gohin F, Petitgas P (2018) Survey timing vs. ecosystem scheduling: Degree-days to underpin observed interannual variability in marine ecosystems. Progress In Oceanography 166 : 30-40

Huret M, Sourisseau M, Petitgas P, Struski C, Leger F, Lazure P (2013) A multi-decadal hindcast of a physical-biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. Journal of Marine Systems 109 :77-94

Huret, M., P. Bourriau, P. Gatti, F. Dumas, et P. Petitgas (2016). Size, Permeability and Buoyancy of Anchovy (*Engraulis Encrasicolus*) and Sardine (*Sardina Pilchardus*) Eggs in Relation to Their Physical Environment in the Bay of Biscay. Fisheries Oceanography 25, no 6 (novembre 2016): 582-97. <https://doi.org/10.1111/fog.12174>.

Hyde, J. R., E. Lynn, R. Humphreys Jr., M. Musyl, A. P. West, et R. Vetter (2005). Shipboard identification of fish eggs and larvae by multiplex PCR, and description of fertilized eggs of blue marlin, shortbill spearfish, and wahoo. Marine Ecology Progress Series 286 (2005): 269-77. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v286/p269-277/>.

Ibarbalz FM, Henry N, Brandão MC, Martini S, Busseni G, Byrne H, Coelho LP, Endo H, Gasol JP, Gregory AC, Mahé F, Rigonato J, Royo-Llonch M, Salazar G, Sanz-Sáez I, Scalco E, Soviadan D, Zayed AA, Zingone A, Labadie K, Ferland J, Marec C, Kandels S, Picheral M, Dimier C, Poulain J, Pisarev S, Carmichael M, Pesant S (2019) Global trends in marine plankton diversity across kingdoms of life. Cell 179 (5) :1084-1097

Irisson JO, Salinas L, Colin S, Team Complex, Picheral M. (2022) EcoTaxa: a tool to support the taxonomic classification of large datasets through supervised machine learning. SF Ecologie 2022, Metz, France.

Jacques G (1970) Aspects quantitatifs du phytoplancton de banyuls-sur-mer (golfe du lion) iv-biomasse et production, 1965-1969. Vie et Milieu p. 37-102

Jacques G, Razouls C, Thiriot A. (1971) Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer (Point côtier) année 1968-1969. Vie et Milieu 22 : 61-74

Jadaud Angélique, Certain Grégoire (1994) MEDITS, <https://doi.org/10.18142/7>

Jalabert L, Picheral M, Desnos C, Elineau A (2022) ZooScan Protocol. protocols.io

Kindt, R. et Coe, R (2005). Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi (2005): ISBN 92-9059-179-X.

Kjørboe T (1993) Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. In: Blaxter JHS, Southward AJ (éds) Advances in marine biology. Academic Press, p. 1-72

Kouwenberg JHM (1993) Seasonal variation in copepod abundance in relation to other zooplanktonic groups in the northwestern Mediterranean. *Bijdragen tot de Dierkunde* 62 (4) : 215-226

Kouwenberg JHM (1994) Copepod distribution in relation to seasonal hydrographics and spatial structure in the north-western Mediterranean (Golfe du Lion). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 38 (1) : 69-90

Kucera, Charlotte J., Cynthia K. Faulk, et G. Joan Holt (2002). The Effect of Spawning Salinity on Eggs of Spotted Seatrout (*Cynoscion Nebulosus*, Cuvier) from Two Bays with Historically Different Salinity Regimes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272, no 2 (juin 2002): 147-58. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00081-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00081-3).

Labat JP, Gasparini S, Mousseau L, Prieur L, Boutoute M, Mayzaud P (2009) Mesoscale distribution of zooplankton biomass in the northeast Atlantic Ocean determined with an optical plankton counter: relationships with environmental structures. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 56 (10) : 1742-1756

Lataša M (2007) Improving estimations of phytoplankton class abundances using CHEMTAX. *Marine Ecology Progress Series* 329 : 13-21

Lataša M, Scharek R, Morán, XAG, Gutiérrez-Rodríguez A, Emelianov M, Salat J, Vidal M, Estrada M (2022) Dynamics of phytoplankton groups in three contrasting situations of the open NW Mediterranean Sea revealed by pigment, microscopy, and flow cytometry analyses. *Progress in Oceanography* 201 : 102-737

Lefevre D, Minas HJ, Minas MC, Williams PLB, Woodward EMS (1997) Review of gross community production, primary production, net community production and dark community respiration in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44 (3-4) : 801-832

Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129 : 271-280

Legendre, P., and L. Legendre (2012). *Numerical Ecology*. Third English Edition Third Engl. *Developments in Environmental Modelling* 24 (2012).

Lenz J (2000) Introduction. In: Harris R, Wiebe P, Lenz J, Skjoldal HR, Huntley ME (éds) *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, San Diego. p. 1–32

Lombard F, Boss E, Waite AM, Vogt M, Uitz J, Stemmann L, Sosik HM, Schulz J, Romagnan JB, Picheral M, et al. (2016) Globally consistent quantitative observations of planktonic ecosystems. *Front Mar Sci* (6) : 196

Lozano, Laura, Romain Crec 'Hriou, Laure-Hélène Garsi, Sylvia Agostini, Philippe Lenfant (2015). Caractérisation de la diversité des post-larves de poissons en Méditerranée nord-occidentale et la variabilité de leur recrutement. *Scientific Reports of the Port-Cros National Park* (2015): 29, pp.135-165. (hal-01199780).

Macías D, García-Gorríz E, Stips A (2017) Major fertilization sources and mechanisms for Mediterranean Sea coastal ecosystems. *Limnol Oceanogr* 63 (2): 897–914

Margalef R (1997) *Our Biosphere*, 10. Inter-Research Publ., Oldendorf/luhe, 176 pp.

Marty JC, Chiavérini J (2002) Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49 (11) : 2017-2030

Marinaro, J.Y (1971). Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons Méditerranéens. V. Œufs pélagiques de la Baie d'Alger. *Bull. Inst. Océanogr.* 3(1) (1971): 1-118.

Marteinsdottir, G, et Ga Begg (2002). Essential Relationships Incorporating the Influence of Age, Size and Condition on Variables Required for Estimation of Reproductive Potential in Atlantic Cod *Gadus Morhua*. *Marine Ecology Progress Series* 235 (2002): 235-56. <https://doi.org/10.3354/meps235235>.

Marteinsdottir, G., et A. Steinarsson (1998). Maternal Influence on the Size and Viability of Iceland Cod *Gadus Morhua* Eggs and Larvae. *Journal of Fish Biology* 52, no 6 (juin 1998): 1241-58. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00969.x>.

Mastail M, Battaglia A (1978) Amélioration de la conservation des pigments du zooplancton. Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM).

Mathias, P., J. Salvy (1958). La Daurade du Bassin de Thau. Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Expl. sci. Mer Médit. 14 (1958) : 583-589.

Mella-Flores D, Mazard S, Humily F, Partensky F., Mahé F, Bariat L, Courties, Marie D, Ras J, Mauriac R (2011). Is the distribution of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* ecotypes in the Mediterranean Sea affected by global warming?. *Biogeosciences*, 8 (9): 2785-2804

Mérigot B, Durbec JP, Gaertner JC (2010). On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology* 91 : 1850-1859

Millot C (1979) Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. *Oceanologica Acta* 2 (3) : 261-274

Millot C, Wald L (1980) The effect of Mistral wind on the Ligurian current near Provence. *Oceanologica Acta* 3 (4) : 399-402

Millot C (1990) The gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental shelf research*, 10(9-11) : 885-894

Minas HJ, Bonin MC (1988) Oxygénation physique et biologique de la Méditerranée nord-occidentale en hiver et au printemps. *Oceanologica Acta*, Special issue.

Minas HJ, Minas M, Packard TT (1986) Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields 1. *Limnology and Oceanography* 31 (6) : 1182-1206

Möller KO, John MS, Temming A, Floeter J, Sell AF, Herrmann JP, Möllmann C (2012) Marine snow, zooplankton and thin layers: indications of a trophic link from small-scale sampling with the Video Plankton Recorder. *Mar Ecol Prog Ser* 468 : 57-69

Morales-Nin, Beatriz, et Joan Moranta (2004). Recruitment and Post-Settlement Growth of Juvenile *Merluccius merluccius* on the Western Mediterranean Shelf. *Scientia Marina* 68, no 3 (30 septembre 2004): 399-409. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68n3399>.

Morfin, Marie (2013). Dynamiques spatio-temporelles d'espèces démersales clés du golfe du Lion: bénéfices potentiels d'aires marines protégées: <http://www.theses.fr/2013MON20158>.

Moser, H. G., et E. H. Ahlstrom (1974). The Role of Larval Stages in Systematic Investigations of Marine Teleosts: The Myctophidae, A Case Study. In *The Early Life History of Fish*, édité par John H. S. Blaxter, 605-7. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg: https://doi.org/10.1007/978-3-642-65852-5_48.

Motos, L., P. Alvarez, and A. Uriarte (1998). Hake (*Merluccius merluccius* (L.)) spawning in the Bay of Biscay during winter 1995. *Oceanologica Acta* 21 : 18.

Motoda S (1959) Devices of simple plankton apparatus. *Memoirs of the faculty of fisheries Hokkaido University* 7 (1-2) : 73-94

Munk, P. and J.G. Nielsen (2005). Eggs and larvae of North Sea fishes. *Biofolia*, Denmark. 215 p. DOI / ISBN. Paper URL. Ref. No. 83362.

Naudin JJ, Cauwet G, Chrétiennot-Dinet MJ, Deniaux B, Devenon JL, Pauc H (1997) River discharge and wind influence upon particulate transfer at the land-ocean interaction: case study of the Rhone River plume. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45 (3) : 303-316

Navarro G, Almaraz P, Caballero I, Vázquez Á, Huertas IE (2017) Reproduction of spatio-temporal patterns of major Mediterranean phytoplankton groups from remote sensing OC-CCI data. *Front Mar Sci* 4 : 246

Nithard A (2021) Spatial and inter-annual variability gradients of zooplanktonic taxonomic and functional diversity in the gulf of lions. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur agronome. Spécialisation / Option : Sciences halieutiques et aquacoles – Ressources et Ecosystèmes Aquatiques.

Not F, Massana R, Latasa M, Marie D, Colson C, Eikrem W, Pedrós-Alió C, Vulot D, Simon N (2005). Late summer community composition and abundance of photosynthetic picoeukaryotes in Norwegian and Barents Seas. *Limnology and Oceanography* 50(5) : 1677-1686

Nunes S, Latasa M, Gasol JM, Estrada M (2018) Seasonal and interannual variability of phytoplankton community structure in a Mediterranean coastal site. *Mar Ecol Prog Ser* 592 : 57-75

Ocean Biogeographic Information System (juin 2023): www.iobis.org.

Oksanen, Jari, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, *et al.* (2022) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4 (2022): <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Olivar, M. Pilar, Ana Sabates, Pere Abello, et Marc Garcia (1998). Transitory Hydrographic Structures and Distribution of Fish Larvae and Neustonic Crustaceans in the North-Western Mediterranean. *Oceanologica Acta* 21, no 1 (janvier 1998): 95-104. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(98\)80053-4](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(98)80053-4).

Oz, Itay, Deodatta S. Gajbhiye, Yaara Y. Columbus-Shenkar, Lior David, et Matan Golan (2022). Non-uniform metamorphosis underlies different development trajectories in hatchery-reared flathead grey mullet (*Mugil cephalus*). *Frontiers in Marine Science* 9 (1 août 2022) : 967984. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.967984>.

Palomera, Isabel, and M. Pilar Olivar (1996). Nearshore ichthyoplankton off the Costa Brava (NW Mediterranean) (1996).

Pepin, P, et T H Shears (1997). Variability and Capture Efficiency of Bongo and Tucker Trawl Samplers in the Collection of Ichthyoplankton and Other Macrozooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, no 4 (1 avril 1997): 765-73. <https://doi.org/10.1139/f96-347>.

Pérès JM, Devèze L (1963) *Océanographie biologique marine 2*. Presses Universitaires de France, Paris

Petit, G (1953). Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu* 4 (3) (1953) : 569-604.

Petrenko AA (2003) Variability of circulation features in the Gulf of Lion NW Mediterranean Sea. Importance of inertial currents. *Oceanologica Acta* 4 (26) : 323-338

Pisano A, Marullo S, Artale V, Falcini F, Yang C, Leonelli FE, Santoleri R and Buongiorno Nardelli B (2020) New evidence of Mediterranean climate change and variability from sea surface temperature observations. *Remote Sens* 12 (1) 132

Price JF, Weller RA, Pinkel R (1986) Diurnal cycling: Observations and models of the upper ocean response to diurnal heating, cooling, and wind mixing. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 91 (C7) : 8411-8427

Quero GM, Brogi SR, Santinelli C, Luna GM (2023) Water mass age and dissolved organic matter properties drive the diversity of pelagic prokaryotes in the Western Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*.196 :104022

R Core Team (2021) *R: A language and environment for statistical computing*. Published online 2020.

Raybaud V, Heroin D, Thomas RAUD, Brylinski JM, Stemmann L, Thibault-Botha D, Sautour B (2012) Census and analysis of zooplankton metadata of the French coasts since 1955. *Journal of Oceanography, Research and Data* 4 (1)

Re, Pedro, et Meneses Isabel (2008). Early Stages of Marine Fishes Occuring in the Iberian Peninsula.

Robins L, Brook A, Drévilion M, Beuvier J, Lebeaupin-Brossier C (2018) Temporal Variability of Sea Surface Temperature Patterns in the Gulf of Lions During Heavy Precipitation Events in The Cevennes-Vivarais Region. *J Earth Sci Clim Change* 9(469) : 2

Rodriguez, J.M., Alemany F. and Garcia A. (2017). A guide to the eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species. *FAO, Rome, Italy*: 256.

Ross ON, Fraysse M, Pinazo C, Pairaud I (2016) Impact of an intrusion by the Northern Current on the biogeochemistry in the eastern Gulf of Lion, NW Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 170 : 1-9

Russell, F.S. (1976) *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. Academic Press, London (1976): 524.

Sabatés, Ana (1990). Distribution Pattern of Larval Fish Populations in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 59, no. 1/2 (1990): 75–82. <http://www.jstor.org/stable/24842423>.

Sabatés, A., Zabala Mikel, Garcia-Rubies Antoni (2003). Larval Fish Communities in the Medes Islands Marine Reserve (North-West Mediterranean). *Journal of Plankton Research* 25, no 9 (1 septembre 2003): 1035-46. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.9.1035>.

Sabatés, A., M.P. Olivar, J. Salat, I. Palomera, et F. Alemany (2007). Physical and Biological Processes Controlling the Distribution of Fish Larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography* 74, no 2-3 (août 2007): 355-76. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.04.017>.

Sabatés, Ana, et Mercedes Maso (1992). Unusual Larval Fish Distribution Pattern in Coastal Zone of the Western Mediterranean. *Limnology and Oceanography* 37, no 6 (septembre 1992): 1252-60. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1252>.

Sabatés, Ana, et Mercedes Masó (1990). Effect of a Shelf-Slope Front on the Spatial Distribution of Mesopelagic Fish Larvae in the Western Mediterranean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 37, no 7 (juillet 1990): 1085-98. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(90\)90052-W](https://doi.org/10.1016/0198-0149(90)90052-W).

Sabatés, A, et Mp Olivar (1996). Variation of Larval Fish Distributions Associated with Variability in the Location of a Shelf-Slope Front. *Marine Ecology Progress Series* 135 (1996): 11-20. <https://doi.org/10.3354/meps135011>.

Sadaoui M, Ludwig W, Bourrin F, Raimbault P (2016). Controls, budgets and variability of riverine sediment fluxes to the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). *Journal of Hydrology* 540 :1002-1015

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

Saraux C, Van Beveren E, Brosset P, Queiros Q, Bourdeix JH, Dutto G, Gasset E, Jac C, Bonhommeau S, Fromentin JM (2019) Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 159 : 52-61

Schmidt, Johannes (1919). Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and Adjacent Seas. *Biology*. Vol. 2. AF Høst (1919).

Sieburth JM, Smetacek V, Lenz J (1978) Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and oceanography*, 23 (6) :1256-1263

Siokou-Frangou I, Christaki U, Mazzocchi MG, Montresor M, Ribera d'Alcalá M, Vaqué D, Zingone A (2010) Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7 (5) : 1543-1586

Sommer U, Gliwicz ZM, Lampert W, Duncan A (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in lakes. *Arch Hydrobiol* 106 : 433–471

Sommer U, Sommer F, Santer B, Jamieson C, Boersma M, Becker C, Hansen T (2001) Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecology letters* 4 (6) : 545-550

Tam, Jorge, Marc H. Taylor, Verónica Blaskovic, Pepe Espinoza, R. Michael Ballón, Erich Díaz, Claudia Wosnitza-Mendo, *et al* (2008). Trophic Modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part I: Comparing Trophic Linkages under La Niña and El Niño Conditions. *Progress in Oceanography* 79, no 2-4 (octobre 2008): 352-65. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.007>.

Thiriot A (1973) Les cladocères de méditerranée occidentale hi.—cycle et répartition a banyuls-sur-mer (golfe du lion). *synthèse des années 1965-1969. Vie et milieu* 243-295

Tranter DJ, Smith PE (1968) Filtration performance

Van Beveren E, Bonhommeau S, Fromentin JM, Bigot JL, Bourdeix JH, Brosset P, Roos D , Saraux C (2014) Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Marine biology* 161 : 1809-1822

Van Der Lingen, Cd, L Hutchings, et Jg Field (2006). Comparative Trophodynamics of Anchovy *Engraulis Encrasicolus* and Sardine *Sardinops Sagax* in the Southern Benguela: Are Species Alternations between Small Pelagic Fish Trophodynamically Mediated? *African Journal of Marine Science* 28, no 3-4 (novembre 2006): 465-77. <https://doi.org/10.2989/18142320609504199>.

Van Der Lingen, C. D (2002). Diet of Sardine *Sardinops Sagax* in the Southern Benguela Upwelling Ecosystem. *South African Journal of Marine Science* 24, no 1 (juin 2002) : 301-16. <https://doi.org/10.2989/025776102784528691>.

Van Heukelem L, Thomas CS (2001) Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments, *J Chromatogr A* 910 (1) : 31-49

Vaz Sandrine, Certain Gregoire, Hattab Tarek, Jadaud Angelique, Villeneuve Remi, Raphalen Elio, Metral Luisa, Cheret Isabelle, Bourdeix Jean-Herve, Tessier Emmanuel, Loots Christophe, Antajan Elvire, Bassinet Emmanuel (2023). Mise en œuvre des Campagnes en mer GOLDYS: Rapport final de l'action 2 du Projet GOLDYS. RBE/MARBEC/LHM 2023. <https://doi.org/10.13155/96151>

Vaz Sandrine, Villeneuve Rémi, Raphalen Elio (2022) GOLDYS cruise, RV LOUIS ELIE II, <https://doi.org/10.17600/18002952>

Vives F (1963). Sur les copépodes néritiques (Calanoida) de la Méditerranée occidentale (côtes de Castellón, Espagne)

Volpe G, Santoleri R, Vellucci V., d'Alcalà MR, Marullo S, d'Ortenzio F (2007) The colour of the Mediterranean Sea: Global versus regional bio-optical algorithms evaluation and implication for satellite chlorophyll estimates. *Remote Sensing of Environment* 107(4) : 625-638

Ward Jr JH (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American statistical association* 58(301) : 236-244

Warembourg C, Grosjean P, Picheral M, Ibanez F, Gorsky G (2005) Le ZOOSCAN: un système d'imagerie rapide pour la mesure et la classification automatique du zooplancton. *Journal de recherche océanographique* 30

Wei Y, Ding D, Gu T, Jiang T, Qu K, Sun J, Cui Z (2022) Different responses of phytoplankton and zooplankton communities to current changing coastal environments. *Environmental Research* 215 : 114-426

Wickham, Hadley (2011). The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software* 40, no 1 (2011): <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01>.

WoRMS Editorial Board (2023). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2023-05-01

Wright, Simon (2008) Chemtax version 1.95 for calculating the taxonomic composition of phytoplankton populations. Australian Antarctic Data Centre.dataset.

8 ANNEXES

Annexe 1. Noms vernaculaires et latins utilisés dans ce rapport et autorités correspondantes.

	Nom vernaculaire	Nom latin	Autorités
Phytoplancton		<i>Synechococcus</i>	Nägeli, 1849
		<i>Prochlorococcus</i>	S.W.Chisholm, S.L.Frankel, R.Goericke, R.J.Olson, B.Palenik, J.B.Waterbury, L.West-Johnsrud et E.R.Zettler, 1992
	cyanobactérie	<i>Cyanobacteria</i>	Stanier ex Cavalier-Smith 2002
	prasinophytes	Prasinophyceae	T. Christensen ex Ø. Moestrup et J. Throndsen, 1988
	pélagophytes	Pelagophyceae	R.A.Andersen et G.W.Saunders 1993
	cryptophytes	Cryptophyceae	F.E.Fritsch 1927
	diatomées	Bacillariophyta	Karsten 1928
	haptophytes	Haptophyta	D.J. Hibberd ex B. Edvardsen et W. Eikrem, 2000
Zooplancton	copépode	Copepoda	Milne Edwards, 1840
	cladocère	Diplostraca	Gerstaecker, 1866
	chaetognathe	Chaetognatha	Leuckart, 1854
	appendiculaire	Appendicularia	Lahille, 1890
	salpe	Salpida	Forbes, 1853
	cnidaire	Cnidaria	Hatschek, 1888
	mollusque	Mollusca	Linnaeus, 1758
	annélide	Annelida	Lamarck, 1802
	arthropode	Arthropoda	von Siebold, 1848
	branchiopode	Branchiopoda	Latreille, 1817
		Echinodermata	Klein, 1778
	amphipode	Amphipoda	Latreille, 1816
	ostracode	Ostracoda	Latreille, 1802
	ctenophore	Ctenophora	Eschscholtz, 1829
	thaliacés	Thaliaceae	Van der Haeven, 1850
		Calanoida	Sars G. O., 1903
		Cycloipoida	Burmeister, 1834
		Harpacticoida	Sars G.O., 1903
		<u>Acartiidae</u>	Sars G.O., 1903
		Calanidae	Dana, 1849
		Candaciidae	Giesbrecht, 1893
		Centropagidae	Giesbrecht, 1893
		<i>Centropages</i>	Krøyer, 1849
		Eucalanidae	Giesbrecht, 1893
		Euchaetidae	Giesbrecht, 1893
		Heterorhabdidae	Sars G.O., 1902
		Rhincalanidae	Geletin, 1976
		Temoridae	Giesbrecht, 1893
		Corycaeidae	Dana, 1852-1853
		Oithonidae	Dana, 1853
		Oncaeidae	Giesbrecht, 1893
		Sapphirinidae	Thorell, 1859
	siphonophore	Siphonophora	Brandt, 1837
		<i>Penilia avirostris</i>	Dana, 1849
		<i>Evadne</i>	Lovén, 1836
		Podonidae	Mordukhai-Boltovskoi, 1968
	euphausiacé	Euphausiacea	Dana, 1852
		Tachidiidae	Sars G.O., 1909

	Nom vernaculaire	Nom latin	Autorités
Ichtyo-plancton	barbier commun	<i>Anthias anthias</i>	Linnaeus, 1758
	petite argentine	<i>Argentina sphyraena</i>	Linnaeus, 1758
	hache d'argent grande queue	<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	Cocco, 1829
	arnoglosse	<i>Arnoglossus sp</i>	Bleeker, 1862
	bonitou	<i>Auxis rochei</i>	Risso, 1810
	poisson-lanterne glacial	<i>Benthoosema glaciale</i>	Reinhardt, 1837
	blennies	<i>Blenniidae</i>	Rafinesque, 1810
	bogue	<i>Boops boops</i>	Linnaeus, 1758
	petite sole jaune	<i>Buglossidium luteum</i>	Risso, 1810
	dragonnets	<i>Callionymidae</i>	Bonaparte, 1831
	dragonnet lyre	<i>Callionymus lyra</i>	Linnaeus, 1758
	dragonnet tacheté	<i>Callionymus maculatus</i>	Rafinesque, 1810
	dragonnet élégant	<i>Callionymus pusillus</i>	Delaroche, 1809
	poisson-sanglier	<i>Capros aper</i>	Linnaeus, 1758
	picarel guetteur	<i>Centracanthus cirrus</i>	Rafinesque, 1810
	cépole commune	<i>Cepola macrophthalma</i>	Linnaeus, 1758
	poisson-lanterne de Madère	<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	Lowe, 1839
	grondin-perlon	<i>Chelidonichthys lucerna</i>	Linnaeus, 1758
	clupéidés	<i>Clupeidae</i>	Cuvier, 1816
	grenadier raton	<i>Coelorinchus caelorhincus</i>	Risso, 1810
	congre commun	<i>Conger conger</i>	Linnaeus, 1758
	girelle commune	<i>Coris julis</i>	Linnaeus, 1758
	rouqué	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	Linnaeus, 1758
	cyclothone	<i>Cyclothone sp</i>	Jespersen et Tåning, 1926
	serponton imberbe	<i>Dalophis imberbis</i>	Delaroche, 1809
	Poisson-lanterne	<i>Diaphus sp</i>	Eigenmann et Eigenmann, 1890
	bar/loup	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Linnaeus, 1758
	sar commun	<i>Diplodus sargus</i>	Linnaeus, 1758
	sars	<i>Diplodus sp</i>	Rafinesque, 1810
	petite vive	<i>Echiichthys vipera</i>	Cuvier, 1829
	anchois	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Linnaeus, 1758
	grondin gris	<i>Eutrigla gurnardus</i>	Linnaeus, 1758
	merlan argenté	<i>Gadiculus argenteus</i>	Guichenot, 1850
	gadidés	<i>Gadidae</i>	Rafinesque, 1810
	motelle de Méditerranée	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	Linnaeus, 1758
	motelles	<i>Gaidropsarus sp</i>	Rafinesque, 1810
	argentine à nez brun	<i>Glossanodon leioglossus</i>	Valenciennes, 1848
	gobies	<i>Gobiidae</i>	Cuvier, 1816
	murène brune	<i>Gymnothorax unicolor</i>	Delaroche, 1809
	poissons-lanternes	<i>Hygophum sp</i>	Bolin, 1939
	labridés	<i>Labridae</i>	Cuvier, 1816
	poisson-lanterne bijou	<i>Lampanyctus crocodilus</i>	Bonaparte, 1840
	grondin	<i>Lepidotrigla sp</i>	Günther, 1860
	barracudine à dos tacheté	<i>Lestidiops jayakari</i>	Boulenger, 1889

	Nom vernaculaire	Nom latin	Autorités
Ichtyo-plancton	marbré	<i>Lithognathus mormyrus</i>	Linnaeus, 1758
	mulet porc	<i>Liza ramada</i>	Risso, 1827
	bécasse de mer	<i>Macroramphosus scolopax</i>	Linnaeus, 1758
	brossé améthyste	<i>Maurolicus muelleri</i>	Gmelin, 1789
	merlu	<i>Merluccius merluccius</i>	Linnaeus, 1758
	sole-perdrix commune	<i>Microchirus variegatus</i>	Donovan, 1808
	merlan bleu	<i>Micromesistius poutassou</i>	Risso, 1827
	Serpe petite bouche	<i>Microstoma microstoma</i>	Risso, 1810
	mulet cabot	<i>Mugil cephalus</i>	Linnaeus, 1758
	mugilidés	Mugilidae	Jarocki, 1822
	rouget de vase	<i>Mullus barbatus</i>	Linnaeus, 1758
	rouget de roche	<i>Mullus surmuletus</i>	
	rougets	<i>Mullus sp</i>	Linnaeus, 1758
	myctophidae	Myctophidae	Gill, 1893
	poisson-lanterne pointillé	<i>Myctophum punctatum</i>	Rafinesque, 1810
	lanterne de Méditerranée	<i>Notoscopelus elongatus</i>	Costa, 1844
	serpenton jaune	<i>Ophichthus rufus</i>	Rafinesque, 1810
	donzelle	<i>Ophidion sp</i>	Linnaeus, 1758
	dorade rose	<i>Pagellus bogaraveo</i>	Brünnich, 1768
	pageots	<i>Pagellus sp</i>	Valenciennes, 1830
	pagre commun	<i>Pagrus pagrus</i>	Linnaeus, 1758
	barracudine de Méditerranée	<i>Paralepis coronoides</i>	Risso, 1820
	sole	<i>Pegusa sp</i>	Günther, 1862
	pomatome	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Linnaeus, 1766
	bonite à dos rayé	<i>Sarda sarda</i>	Bloch, 1793
	sardines	<i>Sardina pilchardus</i>	Walbaum, 1792
	corb	<i>Sciaena umbra</i>	Linnaeus, 1758
	maquereau espagnol	<i>Scomber colias</i>	Gmelin, 1789
	maquereau commun	<i>Scomber scombrus</i>	Linnaeus, 1758
	Balaou atlantique	<i>Scomberesox saurus</i>	Walbaum, 1792
	Scombridés	Scombridae	Rafinesque, 1815
	turbot	<i>Scophthalmus rhombus</i>	Linnaeus, 1758
	rascasse brune	<i>Scorpaena porcus</i>	Linnaeus, 1758
	scorpanidés	Scorpaenidae	Risso, 1827
	petite rascasse rouge	<i>Scorpaena notata</i>	Rafinesque, 1810
	serran-chèvre	<i>Serranus cabrilla</i>	Linnaeus, 1758
	serran-tambour	<i>Serranus hepatus</i>	Linnaeus, 1758
	serran-écriture	<i>Serranus scriba</i>	Linnaeus, 1758
	serrans	<i>Serranus sp</i>	Cuvier, 1816
	sole commune	<i>Solea solea</i>	Linnaeus, 1758
	soléidés	Soleidae	Bonaparte, 1833
	sparidés	Sparidae	Rafinesque, 1818
	bécune	<i>Sphyaena sphyraena</i>	Linnaeus, 1758
	picarelle	<i>Spicara smarvis</i>	Linnaeus, 1758
	dorade grise	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Linnaeus, 1758
	sprats	<i>Sprattus sprattus</i>	Linnaeus, 1758

	Nom vernaculaire	Nom latin	Autorités
Ichtyo-plancton	poisson-dragon	<i>Stomias boa</i>	Risso, 1810
	poisson-lanterne à grandes écailles	<i>Symbolophorus veranyi</i>	Moreau, 1888
	tonguesole	<i>Symphurus nigrescens</i>	Rafinesque, 1810
	sole tachetée	<i>Synapturichthys kleinii</i>	Risso, 1827
	syngnatidés	Syngnathidae	Bonaparte, 1831
	poisson lézard rayé	<i>Synodus saurus</i>	Linnaeus, 1758
	thon rouge	<i>Thunnus thynnus</i>	Linnaeus, 1758
	grande vive	<i>Trachinus draco</i>	Linnaeus, 1758
	chinchards	<i>Trachurus sp</i>	Rafinesque, 1810
	grondin	<i>Trigla sp</i>	Linnaeus, 1758
	triglidés	Triglidae	Rafinesque, 1815
	tacauds	<i>Trisopterus sp</i>	Rafinesque, 1814
	uranoscope	<i>Uranoscopus scaber</i>	Linnaeus, 1758
	mulet-porc	<i>Chelon ramada</i>	Risso, 1827
	sardinelle	<i>Sardinella aurita</i>	Valenciennes, 1847
	saupe	<i>Sarpa salpa</i>	Linnaeus, 1758
	daurade dorée	<i>Sparus aurata</i>	Linnaeus, 1758
	centrolophidés	Centrolophidae	Bonaparte, 1846
	balaou atlantique	<i>Scomberesox saurus</i>	Walbaum, 1792

Annexe 2. Matrice initiale pour CHEMTAX (Latasa *et al.*, 2022)

	Chlc3	Chlc2	Per	19'but	Fuco	Pras	19'hex	Allo	Zea	Chl b	DVChla	MVCha
Cryptophytes	-	Random()*(0.8-0.2)+0.2	-	-	-	-	-	Random()*(1-0.25)+0.25	-	-	-	1
Diatoms	Random()*(0.4-0.1)+0.1	Random()*(0.8-0.2)+0.2	-	-	Random()*(1-0.25)+0.25	-	-	-	-	-	-	1
Dinoflagellates	-	Random()*(0.8-0.2)+0.2	Random()*(1-0.25)+0.25	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Prasinophytes	-	-	-	-	-	Random()*(0.5-0.1)+0.1	-	-	-	0.550	-	1
Haptophytes	Random()*(0.6-0.1)+0.1	Random()*(0.8-0.2)+0.2	-	-	Random()*(0.4-0.1)+0.1	-	Random()*(1-0.25)+0.25	-	-	-	-	1
Pelagophytes	Random()*(0.6-0.1)+0.1	Random()*(0.8-0.2)+0.2	-	Random()*(1-0.25)+0.25	Random()*(0.5-0.1)+0.1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Synechococcus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	Random()*(1-0.25)+0.25	-	-	1
<i>Prochlorococcus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	Random()*(1-0.25)+0.25	Random()*(1-0.25)+0.25	1	-

Annexe 3. Inventaire saisonnier des taxons ichthyoplanctoniques identifiés via la méthode moléculaire avec un tableau récapitulatif des taxons œufs et larves issu des échantillons provenant de la station 14, conservés dans de l'alcool. Pour chacun d'entre eux, la période à laquelle l'identification a été faite est indiquée : on a T1 = Printemps, T2 = Été, T3 = Automne et T4 = Hiver.

<u>ŒUFS</u>		<u>LARVES</u>	
Taxons	Période(s)	Taxons	Période(s)
<i>Arnoglossus laterna</i>	T1-T2-T3-T4	<i>Anthias anthias</i>	T3
<i>Arnoglossus sp</i>	T4	<i>Callionymus marquesensis</i>	T3
<i>Buglossidium luteum</i>	T1-T4	<i>Centrolophus niger</i>	T3
<i>Cepola macrophthalma</i>	T2	<i>Cepola macrophthalma</i>	T3
<i>Chelon auratus</i>	T1-T3	<i>Chelidonichthys lucerna</i>	T3
<i>Chelon ramada</i>	T3	<i>Chelon ramada</i>	T3
<i>Chelon saliens</i>	T1-T2	<i>Cyclothone braueri</i>	T3
<i>Coris julis</i>	T1	<i>Dicentrarchus labrax</i>	T4
<i>Dalophis imberbis</i>	T3	<i>Echiichthys vipera</i>	T1
<i>Dicentrarchus labrax</i>	T4	<i>Gaidropsarus</i>	T4
<i>Diplodus sargus</i>	T1	<i>macrophthalmus</i>	T4
<i>Diplodus vulgaris</i>	T3	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	T4
<i>Eutrigla gurnardus</i>	T4	<i>Pegusa impar</i>	T3
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	T4	<i>Sardina pilchardus</i>	T4
<i>Lithognathus mormyrus</i>	T2	<i>Sarpa salpa</i>	T3
<i>Mugil cephalus</i>	T3	<i>Solea solea</i>	T4
<i>Mullus barbatus</i>	T1-T2	<i>Trachurus trachurus</i>	T4
<i>Oblada melanurus</i>	T1	<i>Trisopterus capelanus</i>	T4
<i>Ophidion sp</i>	T3		
<i>Oxyporhamphus</i>	T4		
<i>micropterus</i>			
<i>Pagellus acarne</i>	T3		
<i>Pagellus erythrinus</i>	T1-T2		
<i>Phycis phycis</i>	T3		
<i>Pomatomus saltatrix</i>	T3		
<i>Sardina pilchardus</i>	T3-T4		
<i>Serranus hepatus</i>	T1		
<i>Serranus scriba</i>	T1		
<i>Solea aegyptiaca</i>	T4		
<i>Solea solea</i>	T4		
<i>Sphyraena sphyraena</i>	T3		
<i>Spicara maena</i>	T1-T2		
<i>Sprattus sprattus</i>	T4		
<i>Trachinus draco</i>	T3		
<i>Trachurus mediterraneus</i>	T1-T2-T3		
<i>Trisopterus capelanus</i>	T4		
<i>Uranoscopus scaber</i>	T3		

Annexe 4. Inventaire de l'ensemble des taxons ichthyoplanctoniques identifiées au niveau des 9 stations d'intérêt.
 Les chiffres correspondent aux densités de chaque taxon par stade de vie ichthyoplanctoniques exprimées en individus par 100 m3. Les périodes de présence de chacun sont surlignées en gris et définissent les saisons d'échantillonnage (T1 = Printemps, T2 = Été, T3 = Automne et T4 = Hiver).

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
Acanthuriformes						
<u>Caproidae</u>						
-	<i>Capros aper</i>	œufs	0.00	1.60	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Anguilliformes						
-	Anguilliformes	œufs	0.00	0.00	2.27	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
<u>Congridae</u>						
-	<i>Conger conger</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	2.43	0.00
<u>Muraenidae</u>						
-	<i>Gymnothorax unicolor</i>	œufs	0.00	0.00	0.48	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
<u>Ophichthidae</u>						
-	<i>Dalophis imberbis</i>	œufs	0.00	0.00	1.56	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Ophichthus rufus</i>	œufs	0.00	0.00	0.43	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Argentiniformes						
<u>Argentinidae</u>						
-	<i>Argentina sphyraena</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.98
-	<i>Glossanodon leioglossus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.38
-		larves	0.80	0.00	0.00	0.00
<u>Microstomatidae</u>						
-	<i>Microstoma microstoma</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	1.50
Aulopiformes						
<u>Paralepididae</u>						
-	<i>Lestidiops jayakari</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.53
-	<i>Paralepis coregonoides</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.69	0.00	1.07
<u>Synodontidae</u>						
-	<i>Synodus saurus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.66	0.00
Beloniformes						
<u>Scomberesocidae</u>						

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
-	<i>Scomberesox saurus</i>	œufs	0.00	3.51	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Blenniidae						
-	Blenniidae	œufs	0.00	0.90	0.00	0.00
-		larves	2.17	4.22	2.12	0.99
Callionymiformes						
Callionymidae						
-	<i>Callionymus lyra</i>	œufs	0.00	0.50	0.00	0.00
-	<i>Callionymus maculatus</i>	œufs	3.21	1.76	0.00	2.09
-	<i>Callionymus pusillus</i>	œufs	6.18	7.61	0.00	0.00
-	Callionymidae	larves	5.71	9.59	4.96	2.09
Carangaria incertae sedis						
Sphyraenidae						
-	<i>Sphyraena sphyraena</i>	œufs	0.00	0.00	0.64	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Carangiformes						
Carangidae						
-	<i>Trachurus mediterraneus</i>	œufs	2.74	0.00	4.76	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Trachurus sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	3.16	5.66	4.87	4.45
Clupeiformes						
Alosidae						
-	<i>Sardina pilchardus</i>	œufs	0.00	0.00	5.21	9.95
-		larves	0.00	0.00	7.70	20.82
-	<i>Sardinella aurita</i>	œufs	0.00	0.00	2.52	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Clupeidae						
-	<i>Sprattus sprattus</i>	œufs	0.00	1.08	0.00	13.88
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Engraulidae						
-	<i>Engraulis encrasicolus</i>	œufs	0.95	11.86	0.00	0.00
-		larves	0.64	18.70	8.01	0.00
Eupercaria incertae sedis						
Cepolidae						
-	<i>Cepola macrophthalmia</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	4.48	7.80	0.00
Labridae						
-	Labridae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	2.85	1.65	0.78
-	<i>Coris julis</i>	œufs	4.90	0.76	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.59	0.00	0.00

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
-	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	1.98	0.00	0.00
Moronidae						
-	<i>Dicentrarchus labrax</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.21	1.85
Sciaenidae						
-	<i>Sciaena umbra</i>	œufs	1.98	4.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Sparidae						
-	Sparidae	œufs	0.00	0.00	2.81	0.00
-		larves	2.13	1.27	2.97	3.67
-	<i>Boops boops</i>	œufs	0.00	0.90	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	1.29
-	<i>Centracanthus cirrus</i>	œufs	0.00	1.89	10.38	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Diplodus sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.66	1.04
-	<i>Diplodus sargus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.38
-	<i>Lithognathus mormyrus</i>	œufs	0.00	2.43	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Pagellus bogaraveo</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.48	2.36
-	<i>Pagrus pagrus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	1.69	0.65	0.00
-	<i>Sparus aurata</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.73	2.65
-	<i>Spicara smaris</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.41	0.00	0.00
-	<i>Spondylisoma cantharus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.77	0.00	0.00	0.00
-	<i>Sarpa salpa</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	5.81	0.00
Gadiformes						
Gadidae						
-	Gadidae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.21	1.18
-	<i>Gadiculus argenteus</i>	œufs	1.06	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.33	0.89
-	<i>Micromesistius poutassou</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.91	5.16
-	<i>Trisopterus sp</i>	œufs	3.51	1.08	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	4.24
-	<i>Trisopterus minutus</i>	œufs	0.00	0.00	2.64	6.56
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
Lotidae						
-	<i>Gaidropsarus sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	1.66
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	2.68
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.68
Macrouridae						
-	<i>Coelorinchus caelorhincus</i>	œufs	0.80	0.99	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Merlucciidae						
-	<i>Merluccius merluccius</i>	œufs	0.76	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.40	1.04	3.09
Gobiiformes						
Gobiidae						
-	Gobiidae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	2.43	8.80	10.84	4.17
Mugiliformes						
Mugilidae						
-	Mugilidae	œufs	0.00	0.00	3.45	0.00
-		larves	0.00	0.69	11.98	3.54
-	<i>Chelon ramada</i>	œufs	0.00	0.00	3.06	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Mulliformes						
Mullidae						
-	<i>Mullus sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	6.62	0.00	0.00
-	<i>Mullus barbatus</i>	œufs	0.00	2.04	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Myctophiformes						
Myctophidae						
-	Myctophidae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	1.38	1.86	2.06
-	<i>Benthosema glaciale</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	2.87	1.38	2.58
-	<i>Diaphus holti</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.80	0.00	0.00
-	<i>Hygophum sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.80	0.00	0.00
-	<i>Lampanyctus crocodilus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	3.06	2.53	3.90
-	<i>Myctophum punctatum</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.48	2.26	2.05	3.22
-	<i>Notoscopelus elongatus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.21	4.80

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
-	<i>Symbolophorus veranyi</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.89	0.00	1.59
Ophidiiformes						
<u>Ophidiidae</u>						
-	<i>Ophidion barbatum</i>	œufs	0.77	1.06	0.00	0.00
-		larves	0.00	2.45	3.24	0.60
Perciformes						
<u>Scorpaenidae</u>						
-	Scorpaenidae	œufs	0.00	0.99	0.00	0.00
-		larves	0.00	1.56	0.48	0.00
-	<i>Scorpaena notata</i>	œufs	0.00	0.78	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Scorpaena porcus</i>	œufs	0.00	0.00	0.48	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
<u>Serranidae</u>						
-	<i>Anthias anthias</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.97	2.12	0.00
-	<i>Serranus sp</i>	œufs	3.74	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.91	0.00
-	<i>Serranus cabrilla</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	1.77	1.88	0.00
-	<i>Serranus hepatus</i>	œufs	0.00	0.00	0.44	0.00
-		larves	0.00	4.77	4.19	0.00
-	<i>Serranus scriba</i>	œufs	0.00	3.50	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
<u>Trachinidae</u>						
-	<i>Echiichthys vipera</i>	œufs	3.44	0.78	0.64	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Trachinus draco</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.91	4.49	0.00
<u>Triglidae</u>						
-	Triglidae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.43	0.00
-	<i>Chelidonichthys lucerna</i>	œufs	0.73	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	<i>Eutrigla gurnardus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	2.14	1.75
-	<i>Lepidotrigla sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.67	0.00	0.00
-	<i>Trigla sp</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	2.75
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
<u>Uranoscopidae</u>						
-	<i>Uranoscopus scaber</i>	œufs	0.73	0.76	1.28	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
Pleuronectiformes						
Bothidae						
-	Arnoglossus laterna	œufs	0.00	10.45	1.45	7.55
-		larves	1.89	6.75	7.08	2.62
Cynoglossidae						
-	Symphurus nigrescens	œufs	1.89	1.65	0.00	5.97
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Scophthalmidae						
-	Scophthalmus rhombus	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.65	0.00
Soleidae						
-	Soleidae	œufs	0.00	0.50	0.67	0.00
-		larves	1.89	3.72	2.59	0.00
-	Buglossidium luteum	œufs	6.69	1.08	0.00	1.26
-		larves	4.13	1.68	0.00	3.63
-	Microchirus variegatus	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.83	0.00
-	Pegusa sp	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.69	0.00
-	Solea solea	œufs	0.00	0.00	0.60	2.07
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.50
-	Synapturichthys kleinii	œufs	0.00	0.69	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Scombriformes						
Centrolophidae						
-	Centrolophidae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	3.18	1.06	2.80	0.00
Pomatomidae						
-	Pomatomus saltatrix	œufs	0.00	0.00	0.00	0.38
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
Scombridae						
-	Scombridae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.50	0.00	0.00
-	Auxis rochei	œufs	0.00	0.90	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	1.00	0.00
-	Sarda sarda	œufs	0.00	1.47	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	0.00
-	Scomber colias	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	4.67	0.00	0.00
-	Scomber scombrus	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	2.17
-	Thunnus thynnus	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.42	0.00	0.00
Stomiiformes						

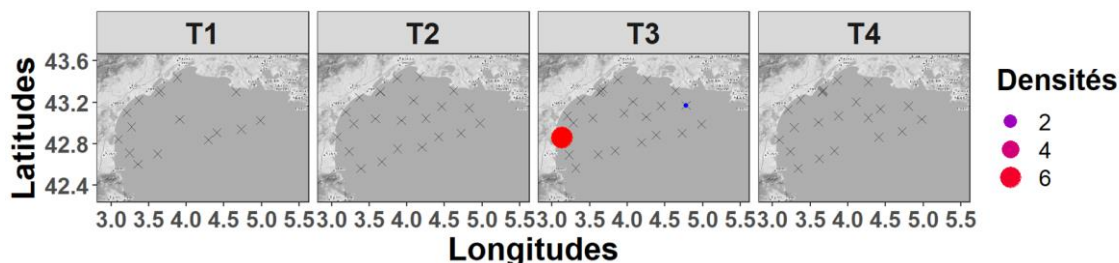
Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
Gonostomatidae						
-	<i>Cyclothone braueri</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.69	3.43	0.00
Sternoptychidae						
-	<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.90	0.00	0.00
-	<i>Maurollicus muelleri</i>	œufs	1.45	1.65	0.48	3.88
-		larves	1.68	3.42	0.00	3.66
Stomiidae						
-	<i>Stomias boa</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	1.18
Syngnathiformes						
Centriscidae						
-	<i>Macroramphosus scolopax</i>	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.00	1.08
Syngnathidae						
-	Syngnathidae	œufs	0.00	0.00	0.00	0.00
-		larves	0.00	0.00	0.68	0.00
-	-	-	-	-	-	-
-	Indéterminés	œufs	5.03	4.90	4.17	1.39
-	Indéterminées	larves	4.08	9.64	6.80	9.21
-	-	-	-	-	-	-
-	Complexe1	œufs	0.00	0.00	1.59	0.00
-	Complexe10	œufs	0.00	0.00	1.30	0.00
-	Complexe11	œufs	1.89	0.00	0.00	0.00
-	Complexe12	œufs	1.89	1.88	0.00	0.00
-	Complexe13	œufs	0.00	0.00	0.00	1.03
-	Complexe14	œufs	0.00	0.00	0.00	4.52
-	Complexe15	œufs	1.06	0.00	0.00	0.00
-	Complexe16	œufs	0.00	0.69	0.00	0.00
-	Complexe17	œufs	0.00	1.78	0.00	0.00
-	Complexe18	œufs	9.16	0.00	0.00	0.00
-	Complexe19	œufs	0.00	1.78	0.00	0.00
-	Complexe2	œufs	0.00	0.00	0.67	0.00
-	Complexe20	œufs	0.00	2.68	0.00	0.00
-	Complexe21	œufs	0.00	0.00	1.52	0.00
-	Complexe22	œufs	0.00	0.80	0.00	0.00
-	Complexe23	œufs	0.76	0.00	0.00	0.00
-	Complexe24	œufs	0.00	0.56	0.00	0.00
-	Complexe25	œufs	0.00	0.99	0.00	0.00
-	Complexe26	œufs	0.50	0.56	0.00	0.00

Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
-	Complexe27	œufs	0.77	0.00	0.00	0.00
-	Complexe28	œufs	7.50	1.38	0.00	0.00
-	Complexe29	œufs	0.00	0.00	0.00	0.80
-	Complexe3	œufs	0.00	1.86	0.00	0.00
-	Complexe30	œufs	0.00	0.00	0.00	0.38
-	Complexe31	œufs	0.00	0.78	0.00	0.00
-	Complexe32	œufs	0.00	0.00	0.00	0.78
-	Complexe33	œufs	0.00	0.00	0.00	0.55
-	Complexe34	œufs	0.00	0.00	0.00	1.29
-	Complexe35	œufs	0.00	0.00	0.00	1.86
-	Complexe36	œufs	1.12	0.00	0.00	0.00
-	Complexe37	œufs	0.00	0.80	0.00	0.00
-	Complexe38	œufs	0.00	0.00	1.50	0.00
-	Complexe39	œufs	0.00	0.00	2.34	0.00
-	Complexe4	œufs	0.00	1.04	0.00	0.00
-	Complexe40	œufs	0.00	0.00	1.12	0.00
-	Complexe41	œufs	0.00	0.00	1.50	0.00
-	Complexe42	œufs	0.00	0.00	2.37	0.00
-	Complexe43	œufs	0.00	0.00	0.94	0.00
-	Complexe44	œufs	0.00	0.00	1.20	0.00
-	Complexe45	œufs	0.00	0.00	0.00	0.61
-	Complexe46	œufs	0.00	0.00	1.28	0.00
-	Complexe47	œufs	0.00	0.00	1.72	0.00
-	Complexe48	œufs	1.03	0.00	0.00	0.00
-	Complexe49	œufs	1.72	0.00	0.00	0.00
-	Complexe5	œufs	0.00	0.00	0.43	0.00
-	Complexe50	œufs	0.00	0.80	0.00	0.00
-	Complexe51	œufs	0.00	1.50	0.00	0.00
-	Complexe52	œufs	0.00	2.10	0.00	0.00
-	Complexe53	œufs	0.00	2.13	0.00	0.00
-	Complexe54	œufs	0.00	0.50	0.00	0.00
-	Complexe55	œufs	0.00	0.00	0.00	1.43
-	Complexe56	œufs	0.00	0.00	2.59	0.00
-	Complexe57	œufs	0.00	0.00	0.00	1.39
-	Complexe58	œufs	0.00	0.00	3.02	0.00
-	Complexe59	œufs	0.00	0.00	0.00	1.69
-	Complexe6	œufs	6.38	0.00	0.00	0.00
-	Complexe60	œufs	0.00	2.08	0.00	0.00
-	Complexe61	œufs	0.00	1.92	0.00	0.00
-	Complexe62	œufs	0.00	2.15	0.00	0.00

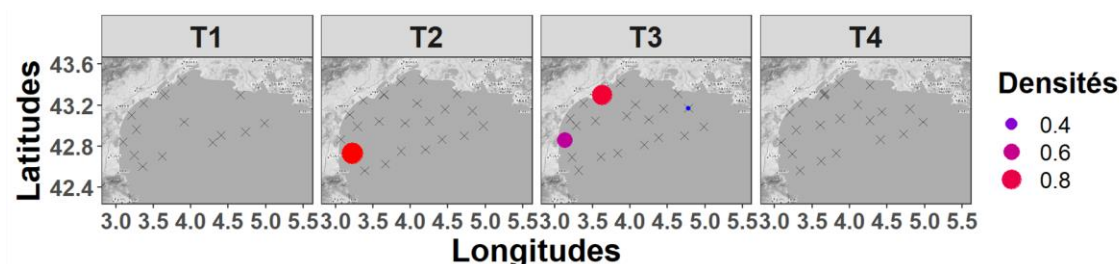
Familles	Taxon	Stade de vie	T1	T2	T3	T4
-	Complexe63	œufs	0.00	0.69	0.00	0.00
-	Complexe64	œufs	1.89	0.00	0.00	0.00
-	Complexe65	œufs	1.06	0.00	0.00	0.00
-	Complexe66	œufs	3.19	0.00	0.00	0.00
-	Complexe67	œufs	0.77	0.00	0.00	0.00
-	Complexe7	œufs	0.00	0.00	1.13	0.00
-	Complexe8	œufs	2.40	0.00	0.00	1.18
-	Complexe9	œufs	0.00	0.00	0.00	4.39
-	Morphotype LA	larves	0.00	0.00	1.08	0.00
-	Morphotype LB	larves	0.00	0.00	1.34	0.00
-	Morphotype LC	larves	0.00	0.00	0.66	0.00
-	Morphotype LD	larves	0.00	0.00	0.66	0.00
-	Morphotype LE	larves	0.00	0.00	0.00	0.57
-	Morphotype LF	larves	0.00	0.00	0.00	0.78
-	Morphotype LG	larves	0.00	0.00	0.00	0.85
-	Morphotype LH	larves	0.00	0.00	1.03	1.00
-	Morphotype LI	larves	0.00	0.00	0.95	0.00
-	Morphotype LK	larves	0.00	0.00	0.63	0.00
-	Morphotype LL	larves	0.00	0.00	0.00	2.29
-	Morphotype LO	larves	0.48	0.00	0.00	0.00
-	Morphotype LP	larves	0.50	0.00	0.00	0.00
-	Morphotype LQ	larves	0.50	0.00	0.00	0.00
-	Morphotype LR	larves	0.00	0.61	0.00	0.00
-	Morphotype LS	larves	0.00	0.42	0.00	0.00
-	Morphotype LU	larves	0.00	0.50	0.00	0.00
-	Morphotype LV	larves	0.00	0.76	0.00	0.00
-	Morphotype LX	larves	0.00	0.00	0.00	1.55
-	Morphotype LZ	larves	0.00	1.17	0.00	0.00
-	Morphotype OA	œufs	0.00	0.80	0.00	0.51
-	Morphotype OB	œufs	1.33	0.00	0.00	0.00
-	Morphotype OC	œufs	0.00	0.00	0.00	1.08
-	Morphotype OD	œufs	0.00	0.00	0.78	0.00
-	Morphotype OE	œufs	0.00	2.32	0.69	0.00

Annexe 5. Cartographies saisonnières de la distribution spatiales des différents stades de vie ichthyoplanctoniques (oeufs et larves de poissons) pour un certain nombre de taxons identifiés. Seules les 9 stations d'intérêt exhaustivement analysés ont été utilisées. Les densités (individus/100m³) de chaque taxons sont indiquées par des cercles de tailles et de couleur déterminant leurs valeurs : elles sont d'autant plus élevées que la taille du cercle et grande et que la couleur tend vers le rouge. Les saisons sont décrites par les termes T1 = printemps, T2 = été, T3 = automne, T4 = hiver.

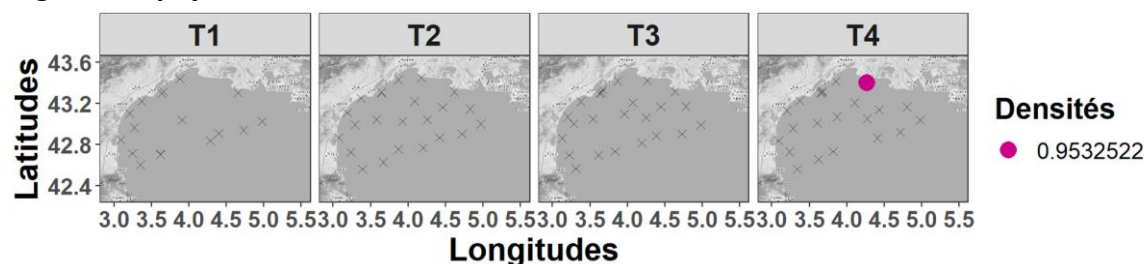
Anguilliformes - OEUFS



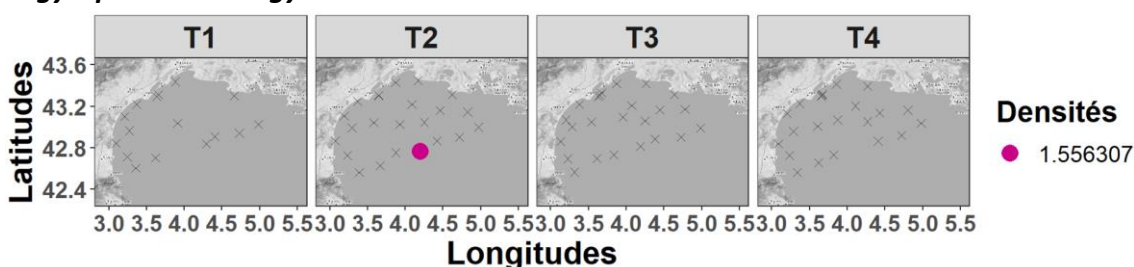
Anthias anthias – LARVES



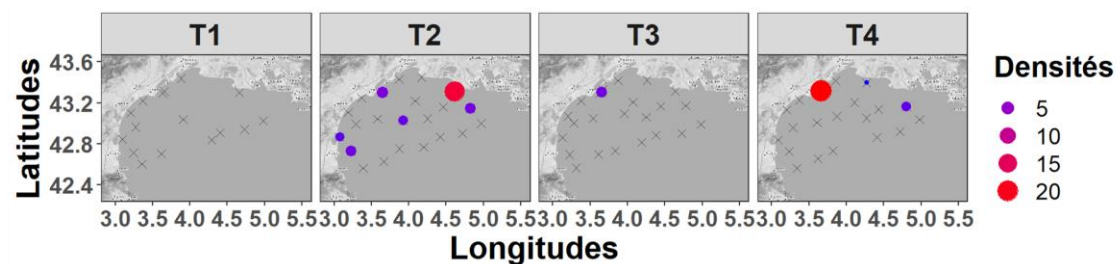
Argentina sphyraena – LARVES



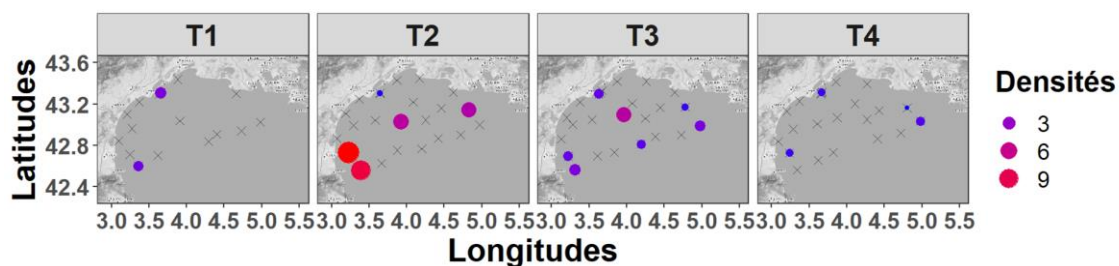
Argyropelecus hemigymnus – LARVES



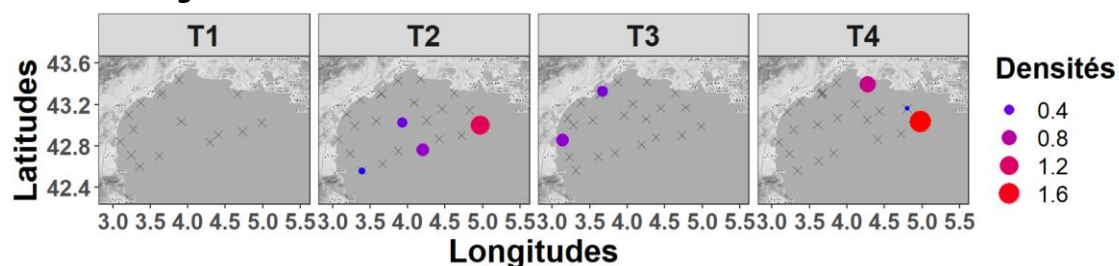
Arnoglossus sp. - OEUFs



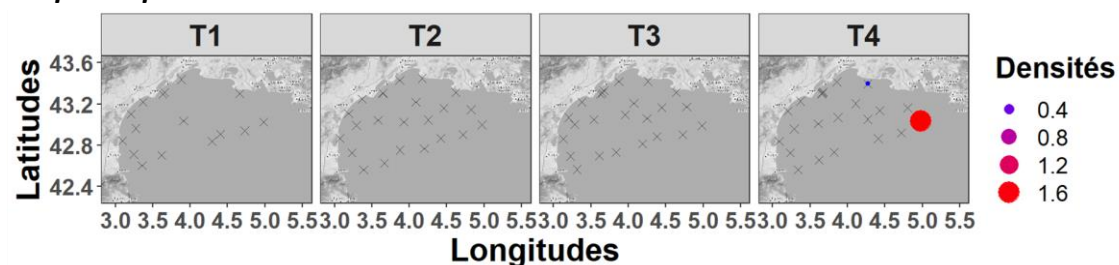
- LARVES



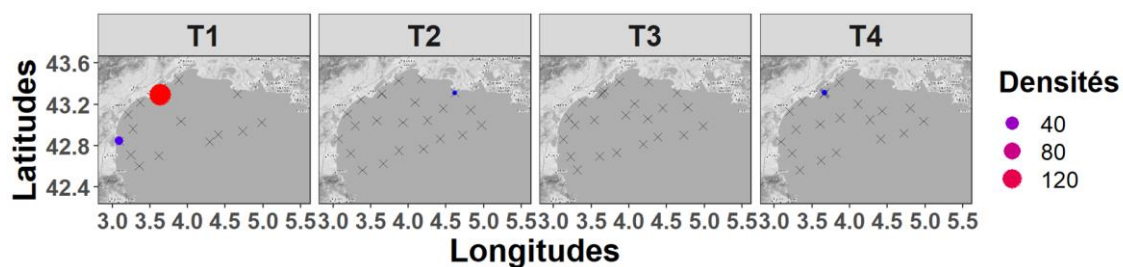
Benthosema glaciale – LARVES



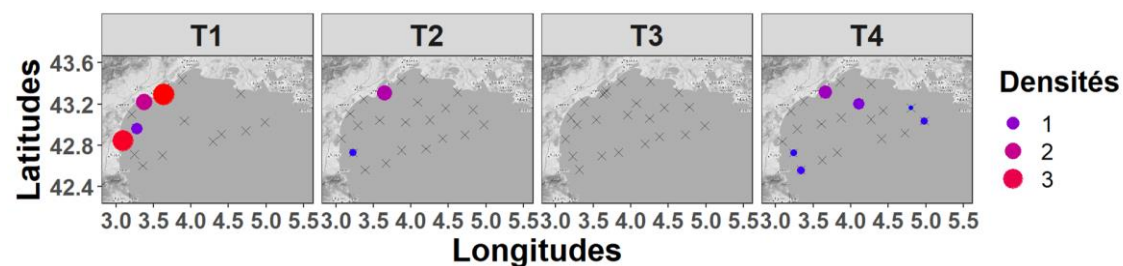
Boops boops – LARVES



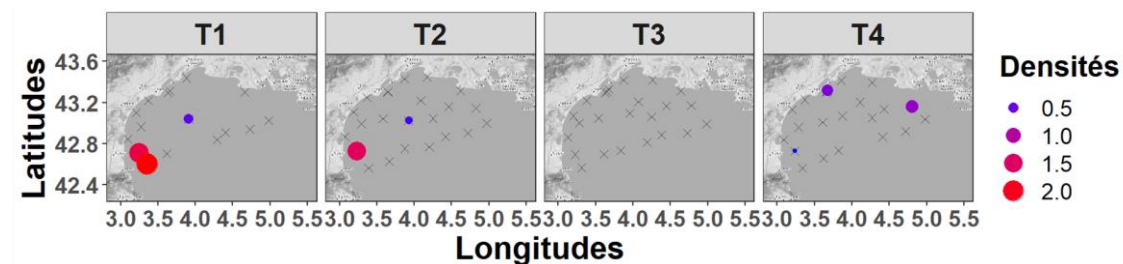
Buglossidium luteum - OEUFs



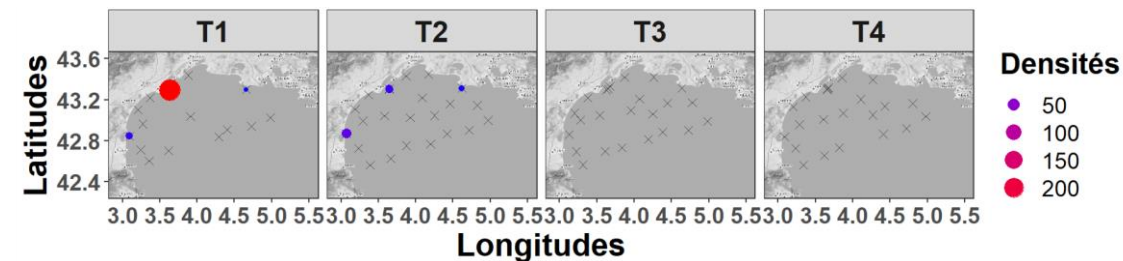
- LARVES



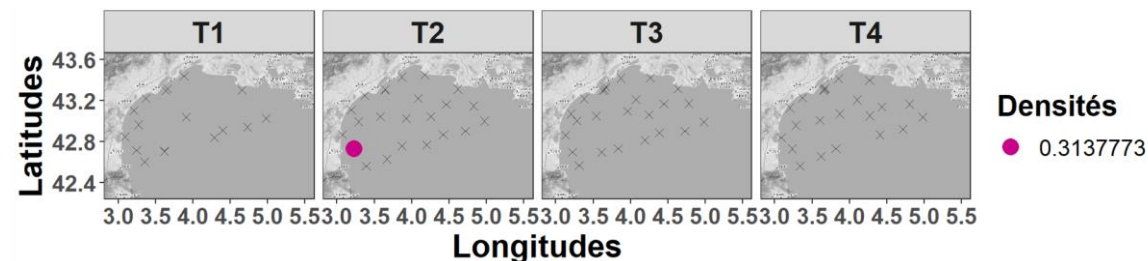
Callionymus maculatus - OEUFs



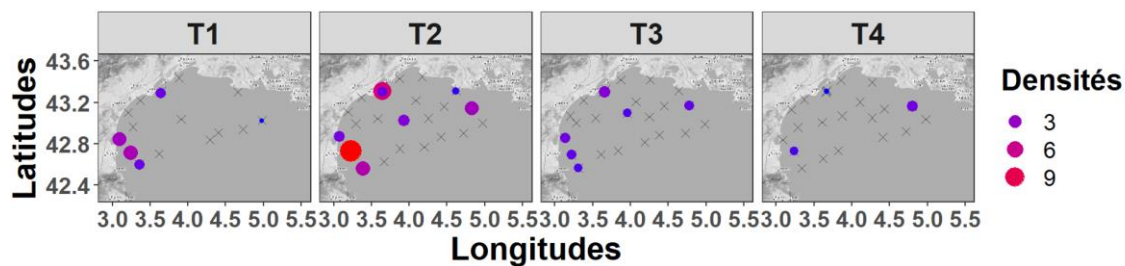
Callionymus pusillus - OEUFs



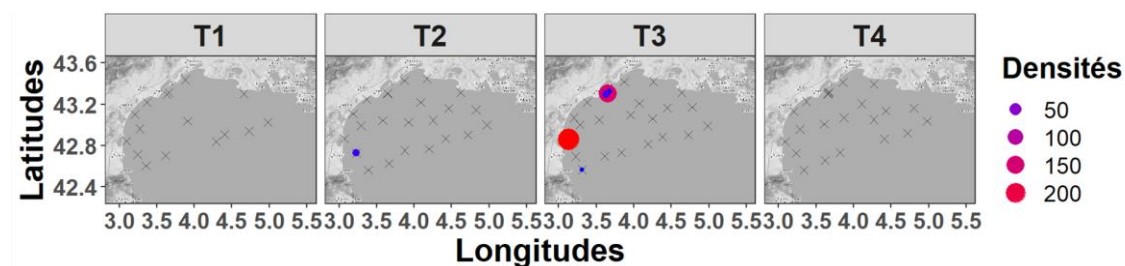
Callionymus lyra - OEUFs



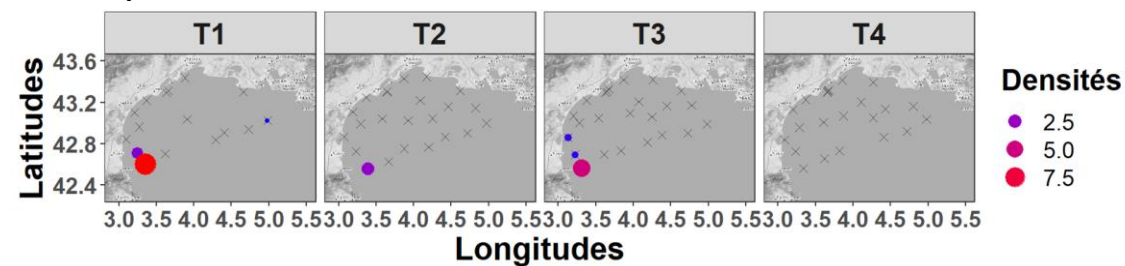
CALLIONYMIDAE – LARVES



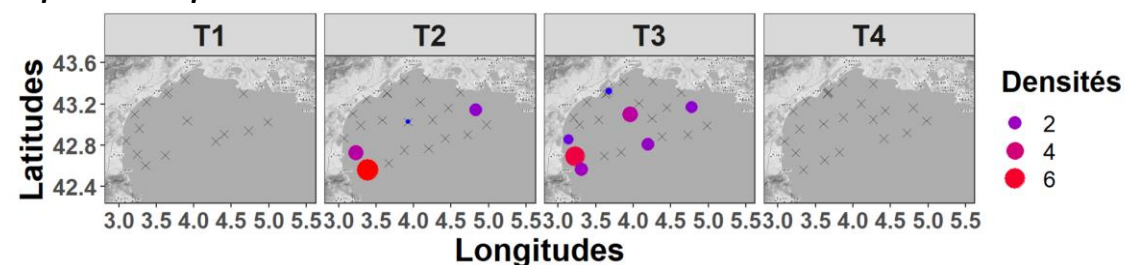
Centracanthus cirrus - OEUFs



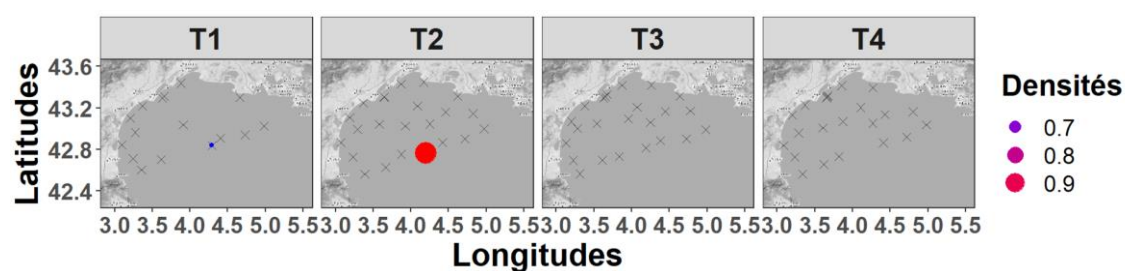
Centrolophidae - LARVES



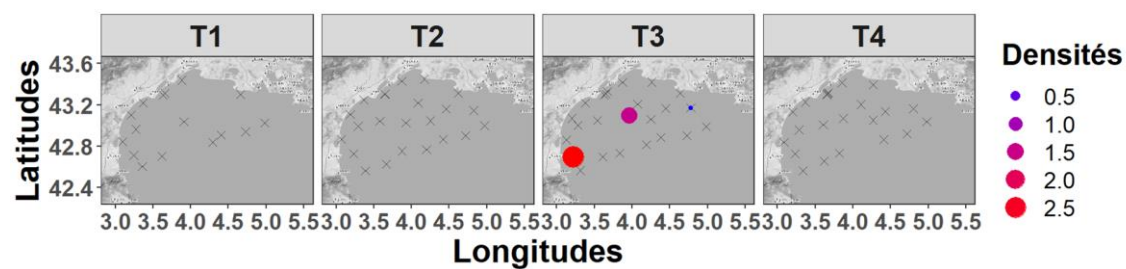
Cepola macrophthalma – LARVES



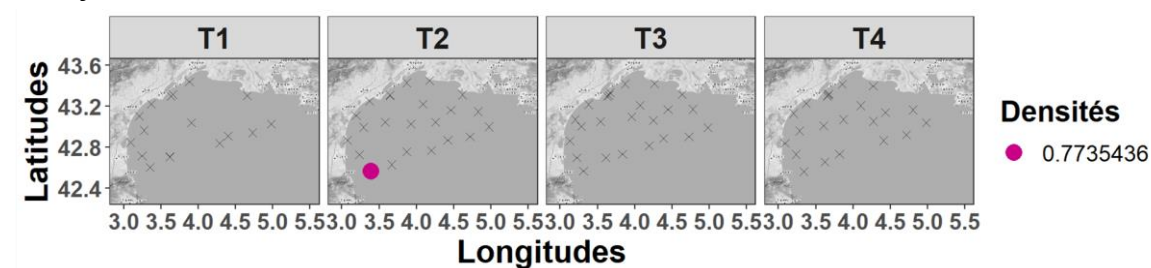
Coelorinchus caelorhincus - OEUFs



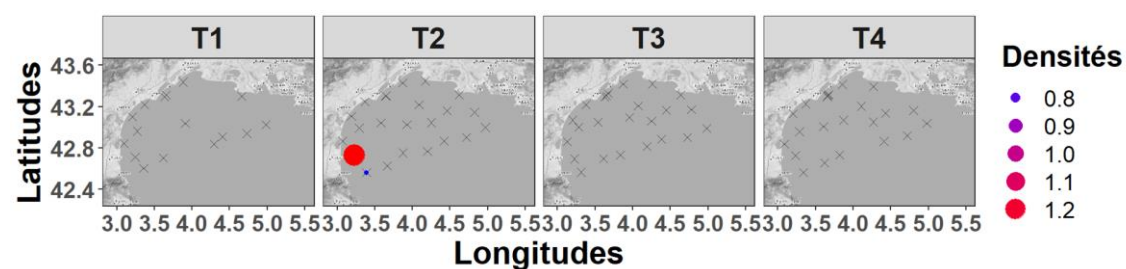
Conger conger – LARVES



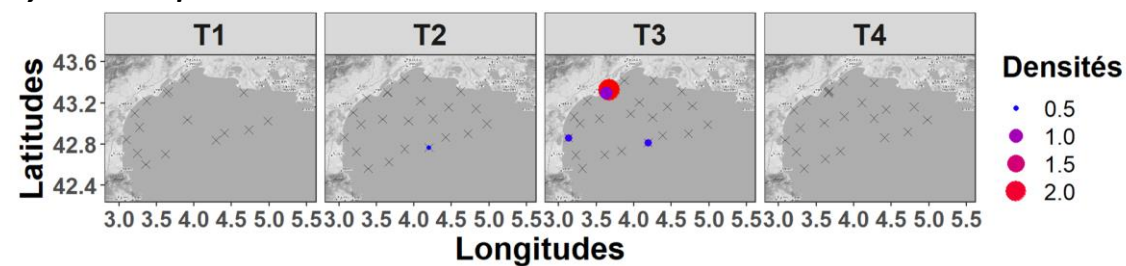
Coris julis – LARVES



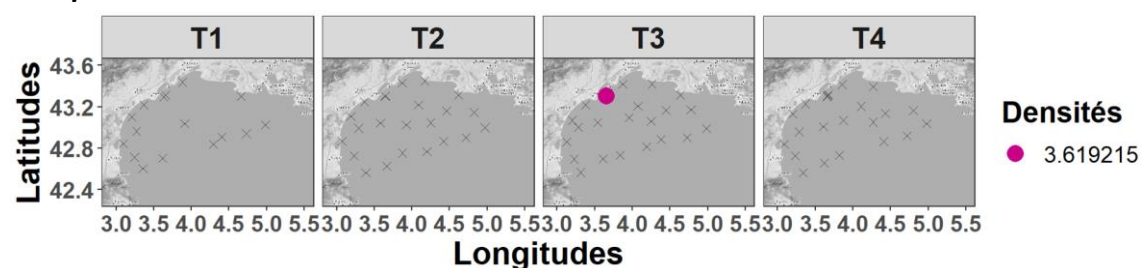
Ctenolabrus rupestris – LARVES



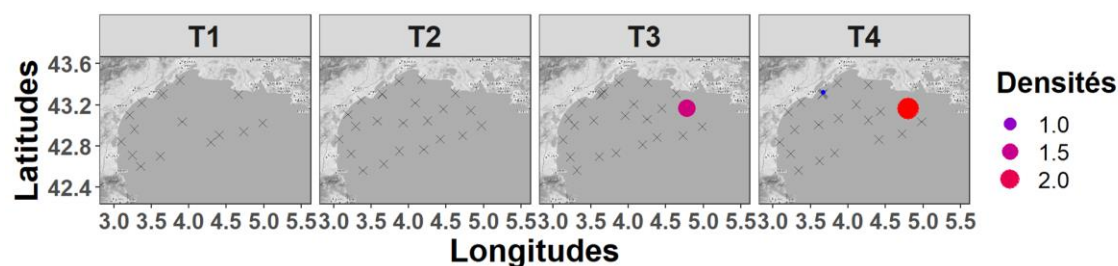
Cyclothone sp. – LARVES



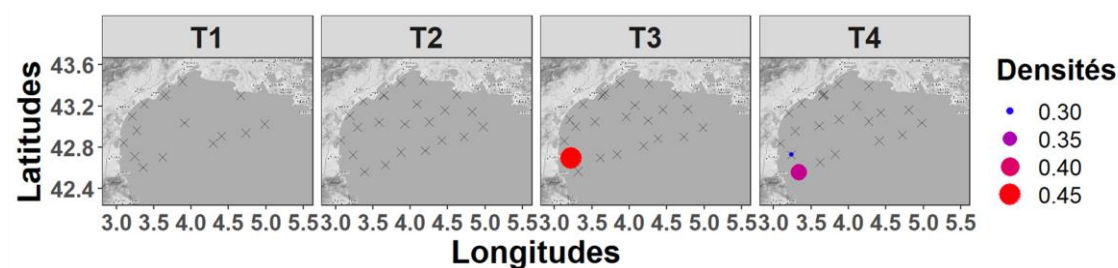
Dalophis imbercis - OEUFs



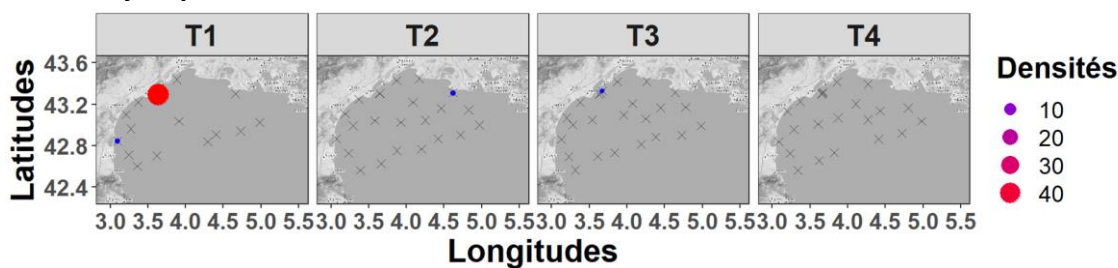
Dicentrarchus labrax – LARVES



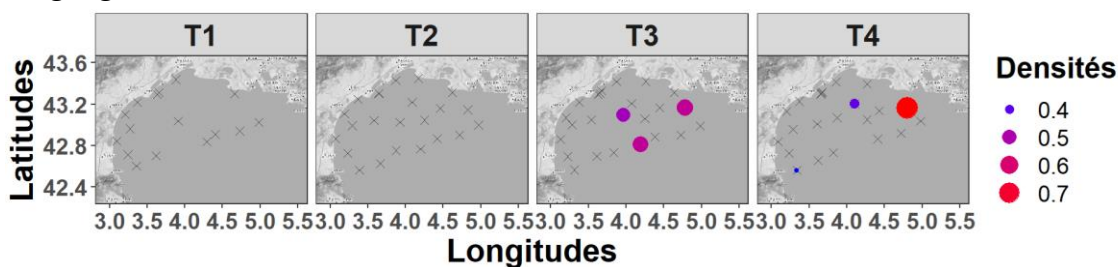
Diplodus sp. – LARVES



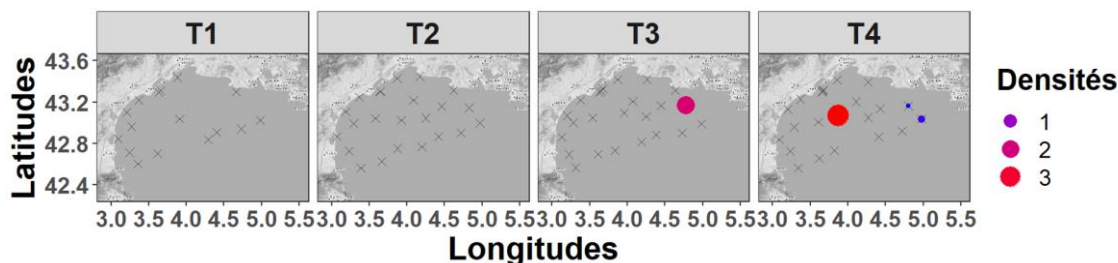
Echiichthys vipera - OEUFs



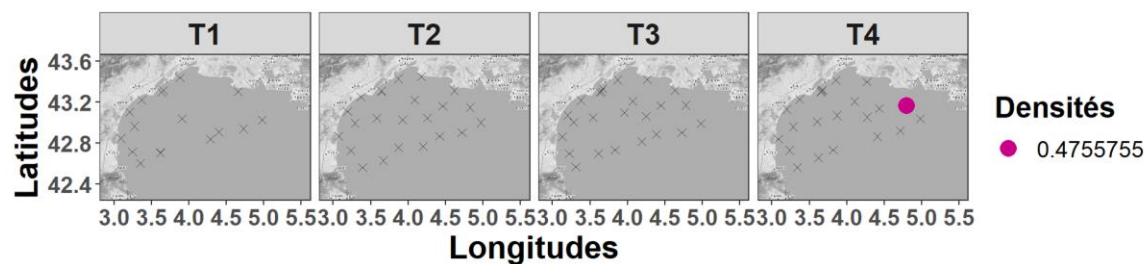
Etrigla gurnardus – LARVES



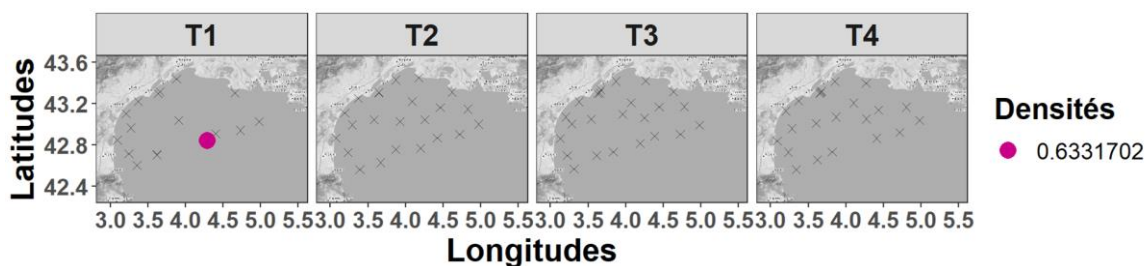
Gadiculus argenteus – LARVES



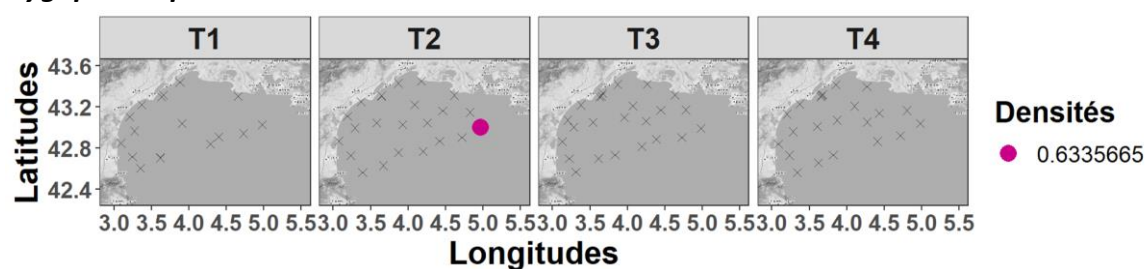
Gaidropsarus sp. – LARVES



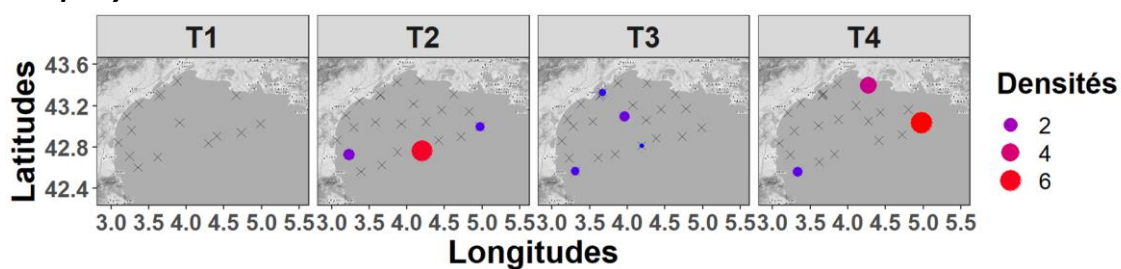
Glossanodon leioglossus – LARVES



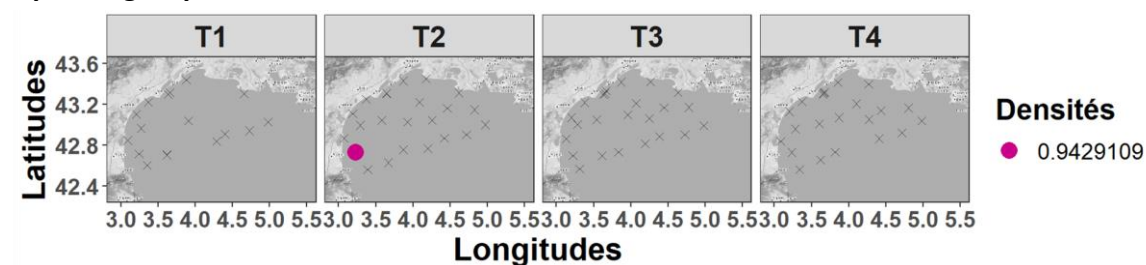
Hygophum sp. – LARVES



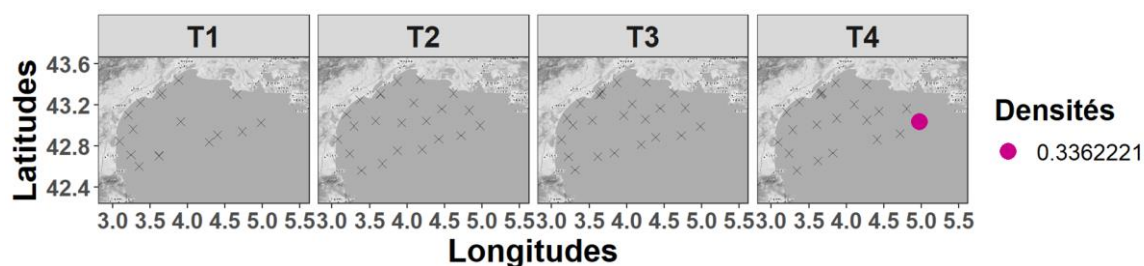
Lampanyctus crocodilus – LARVES



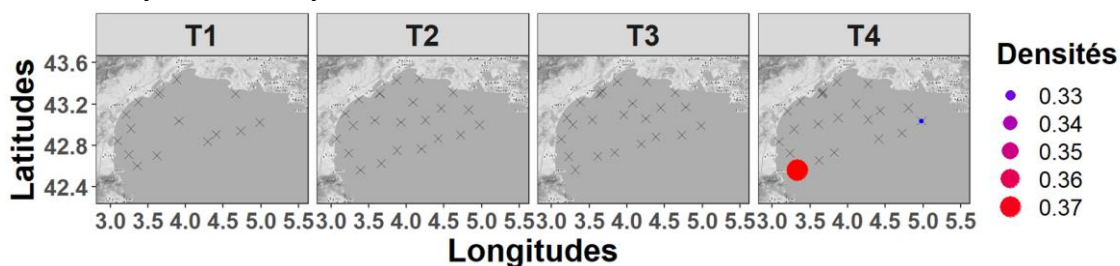
Lepidotrigla sp. – LARVES



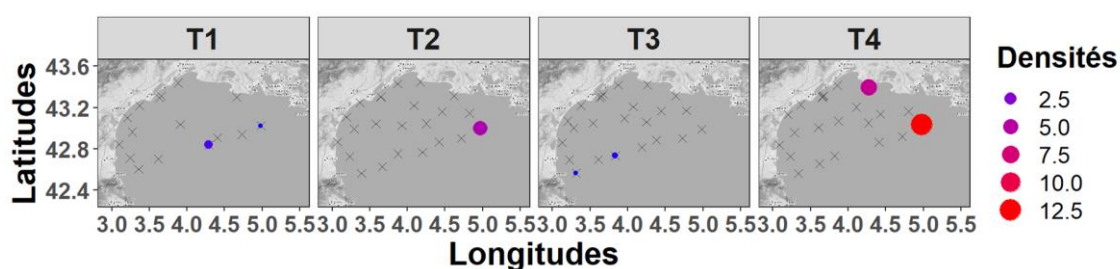
Lestidiop jayakari – LARVES



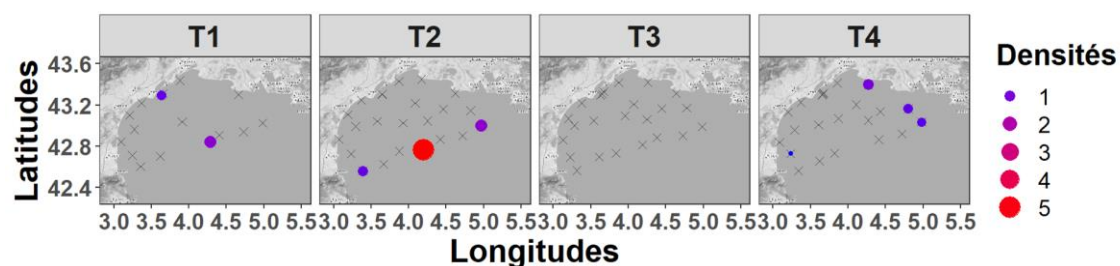
Macroramphosus scolopax – LARVES



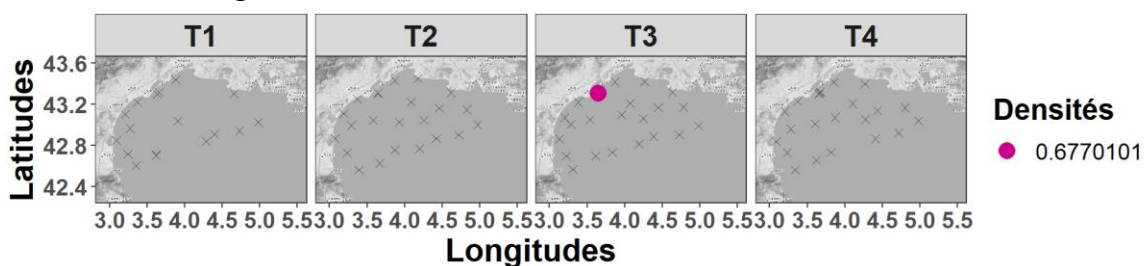
Maurollicus muelleri - OEUFs



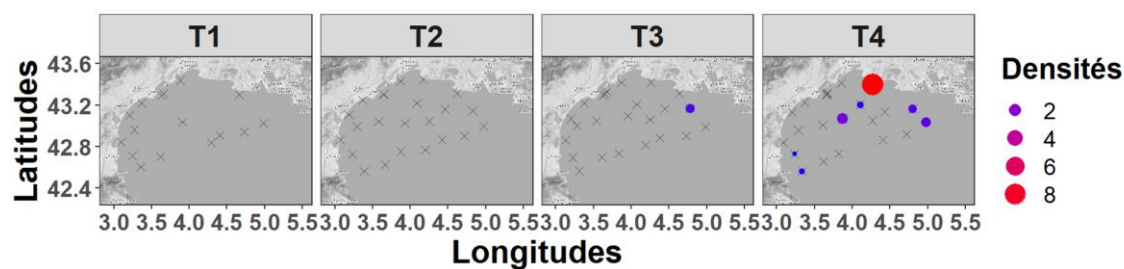
– LARVES



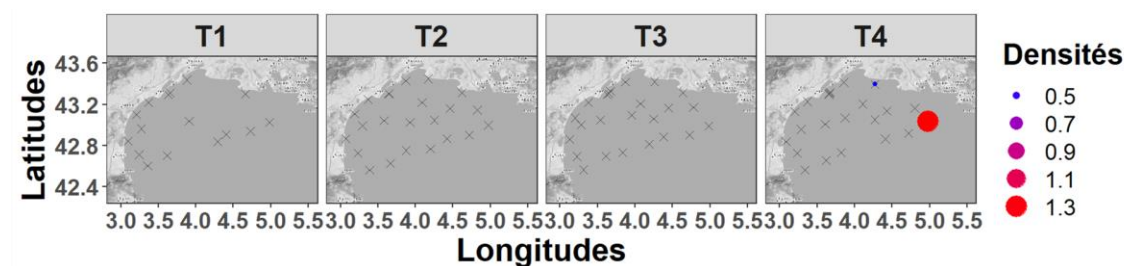
Microchirus variegatus – LARVES



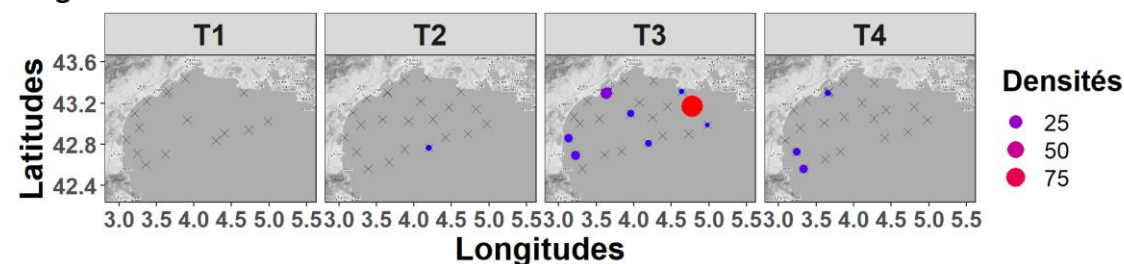
Micromesistius poutassou – LARVES



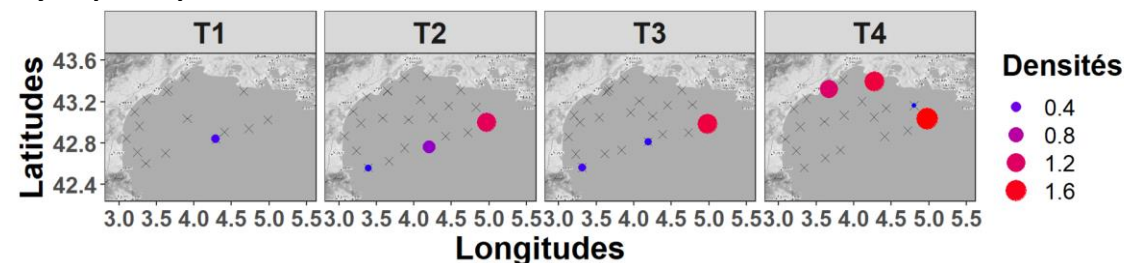
Microstoma microstoma – LARVES



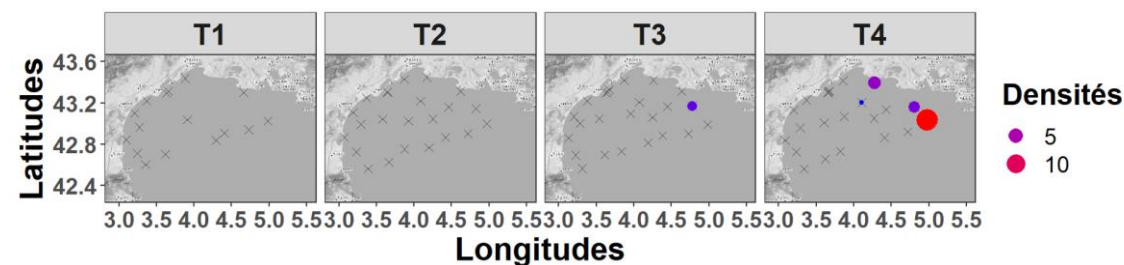
Mugilidae – LARVES



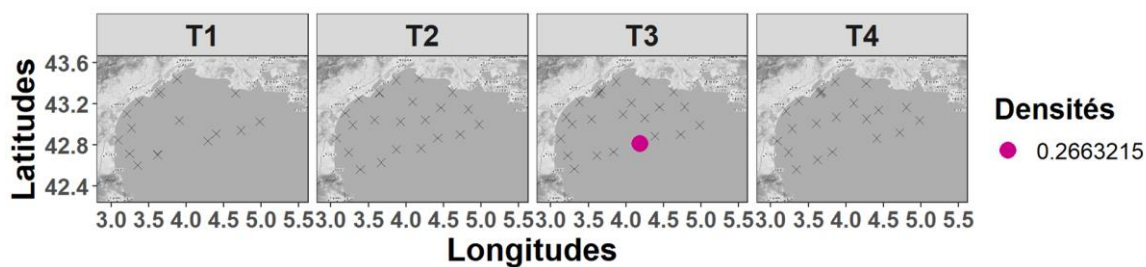
Myctophum punctatum – LARVES



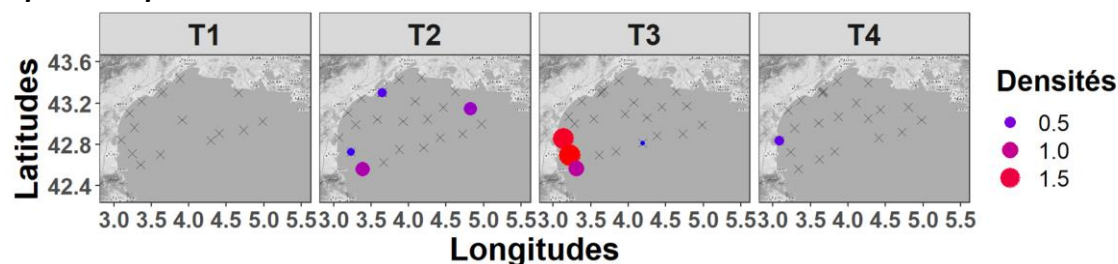
Notoscopelus elongatus – LARVES



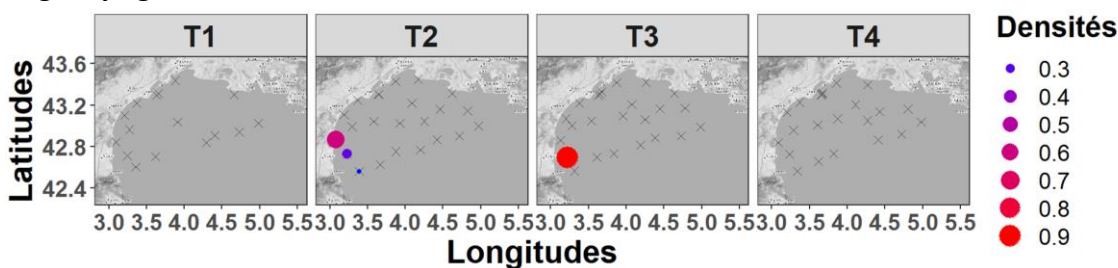
Ophichthus rufus - OEUFs



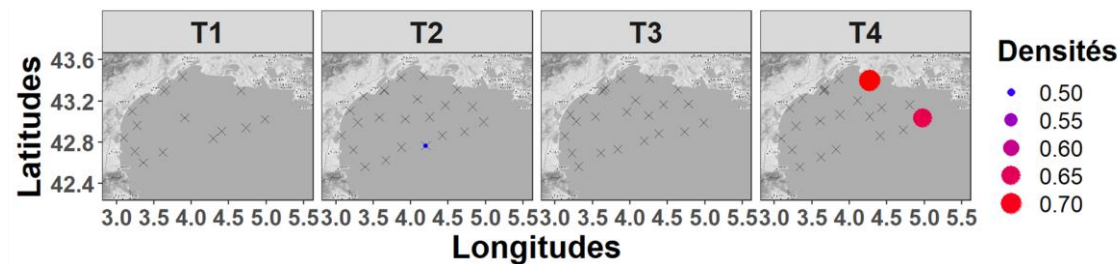
Ophidion sp. – LARVES



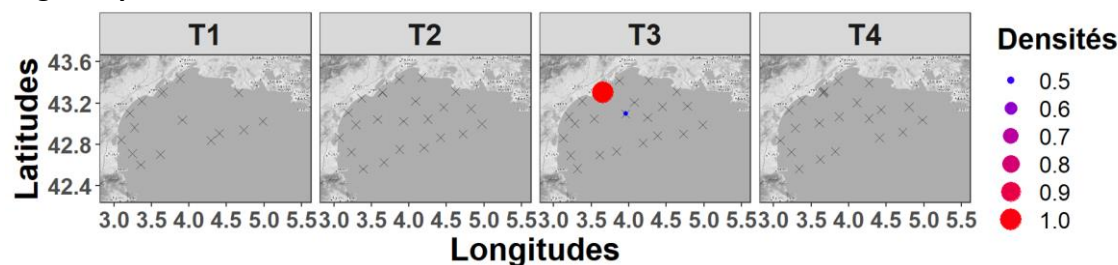
Pagrus pagrus – LARVES



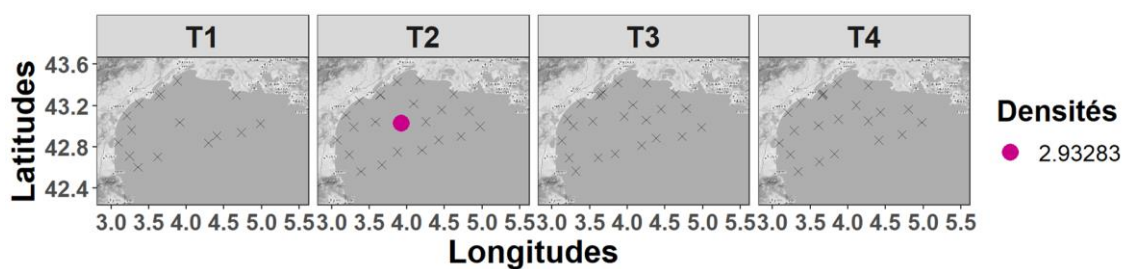
Paralepis coregoioides – LARVES



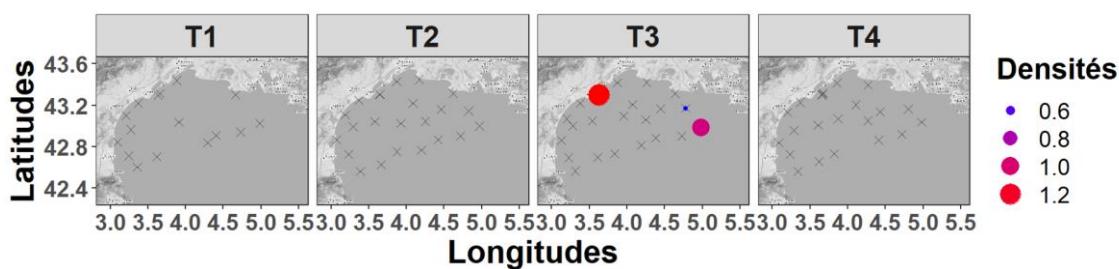
Pegusa sp. – LARVES



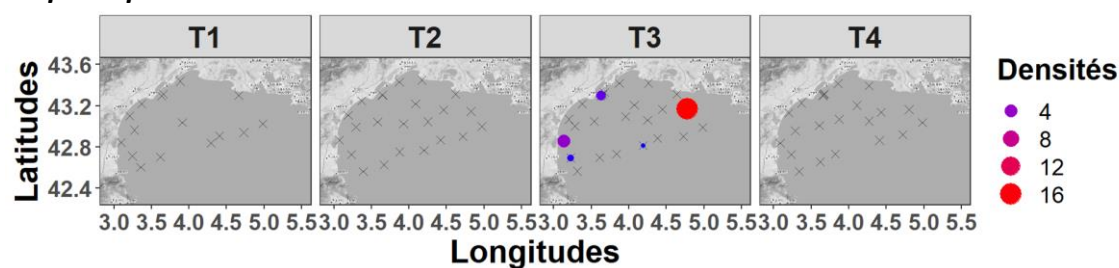
Sarda sarda - OEUFs



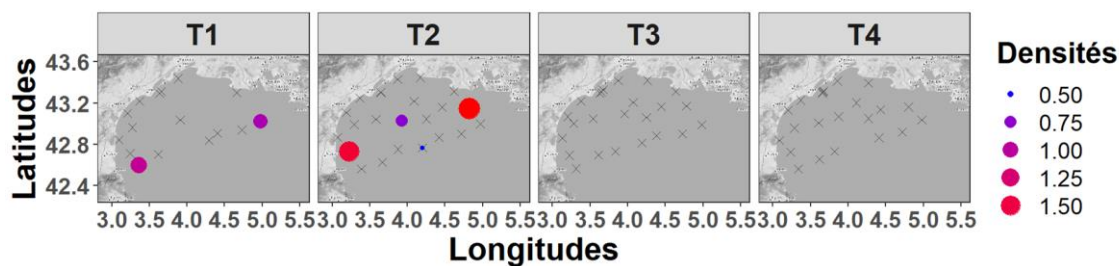
Sardinella aurita - OEUFs



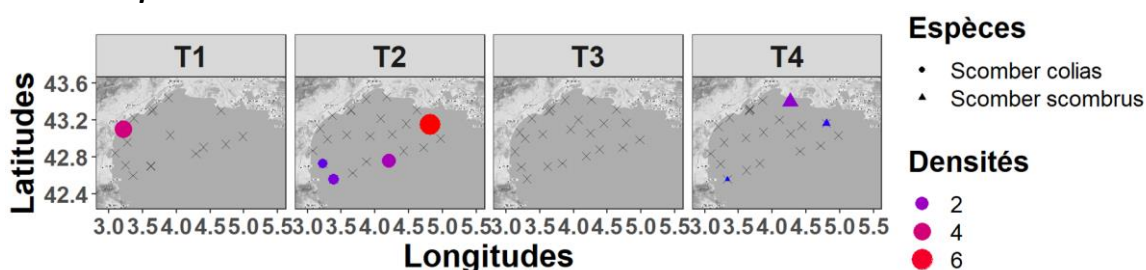
Sarpa salpa – LARVES



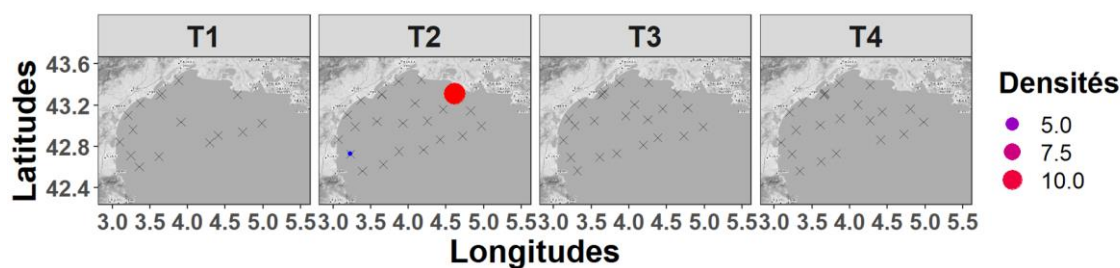
Sciaena umbra - OEUFs



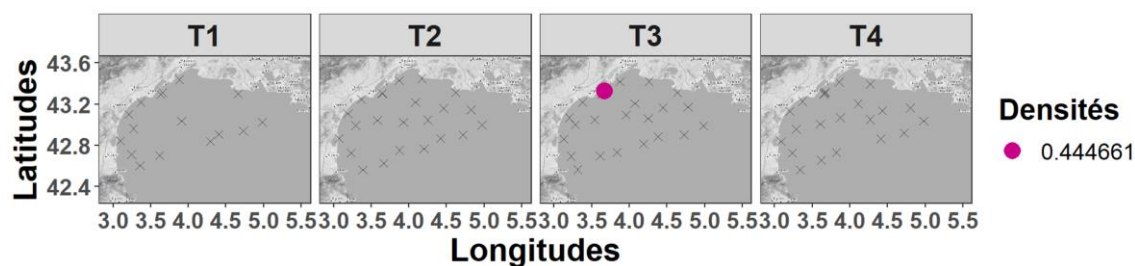
Scomber sp. – LARVES



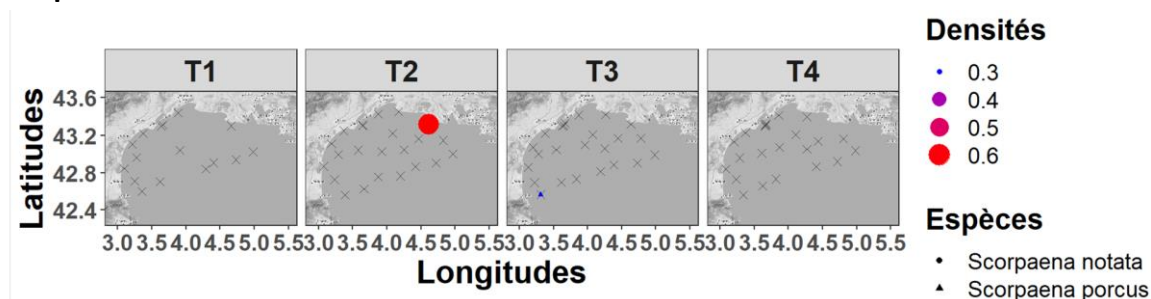
Scombresox saurus - OEUFs



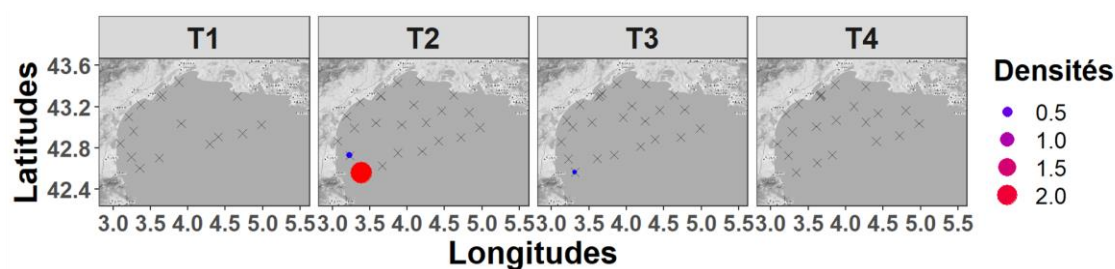
Scophthalmus rhombus – LARVES



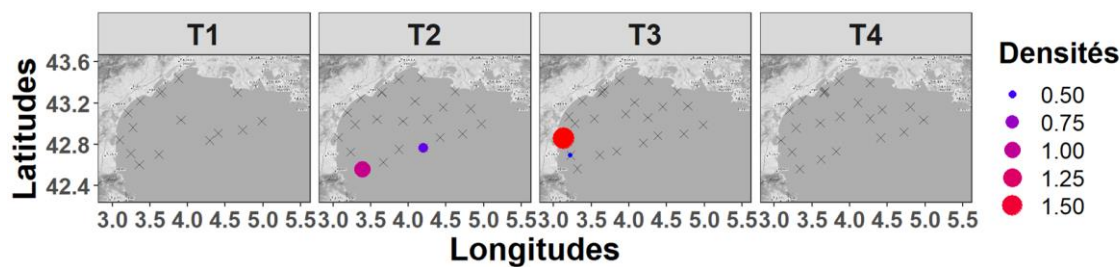
Scorpaenidae - OEUFs



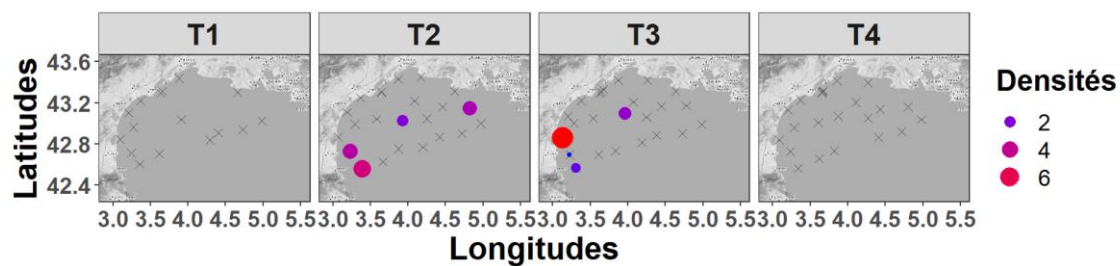
– LARVES



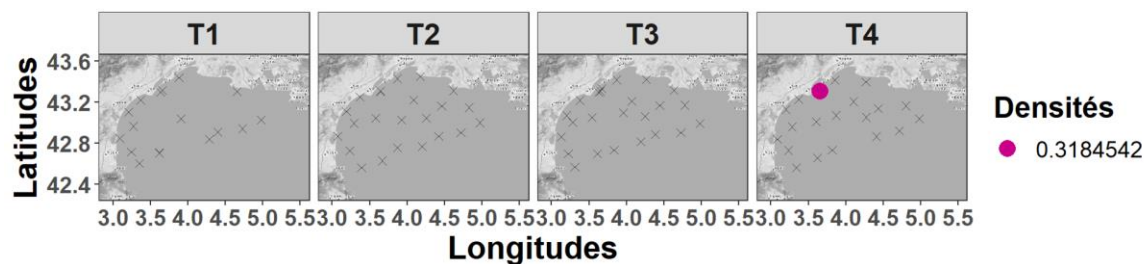
Serranus cabrilla – LARVES



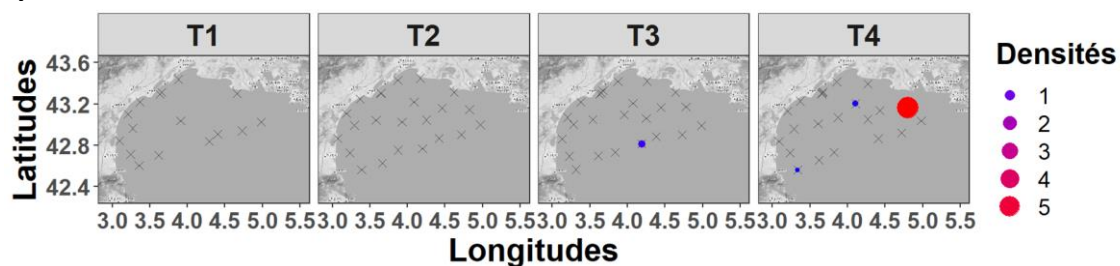
Serranus hepatus – LARVES



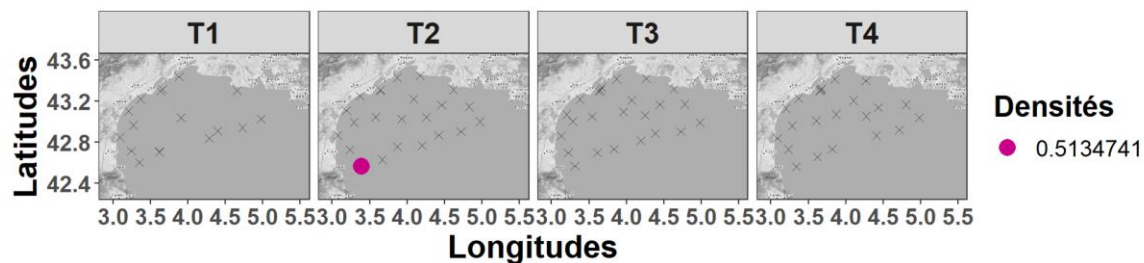
Solea solea – LARVES



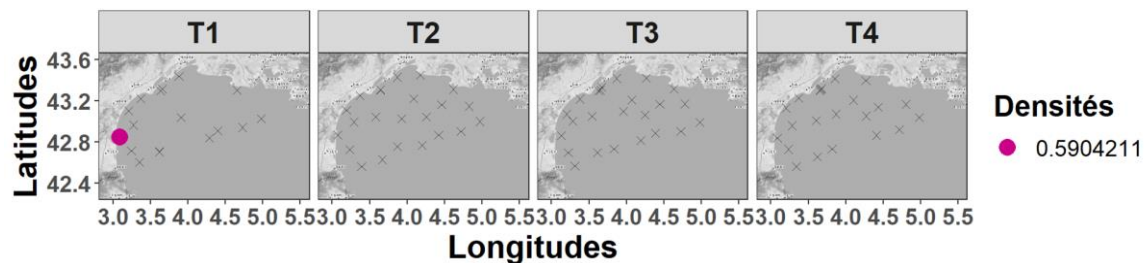
Sparus aurata – LARVES



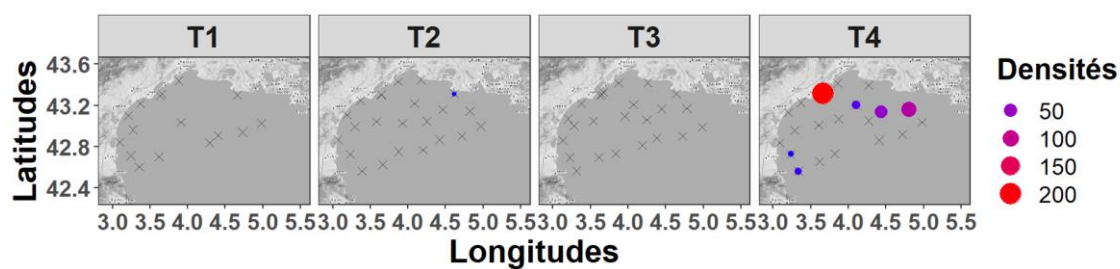
Spicara smaris – LARVES



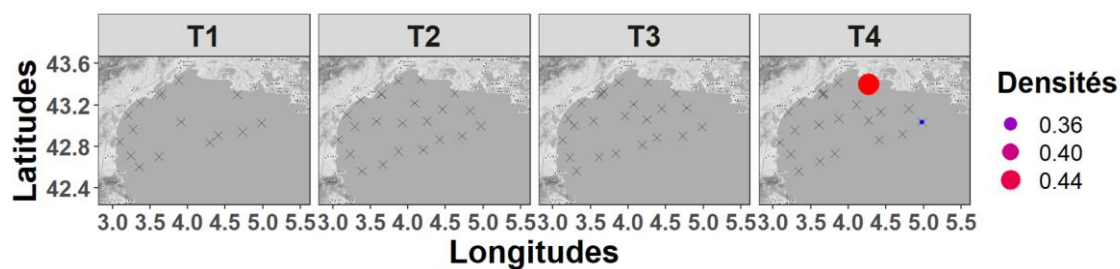
Spondyliosoma cantharus – LARVES



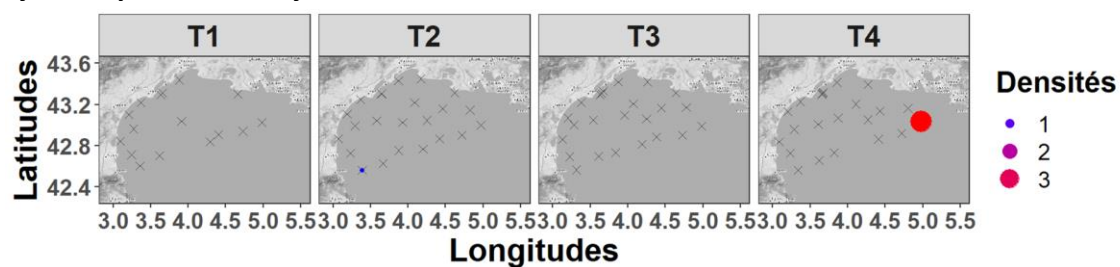
Sprattus sprattus - OEUFS



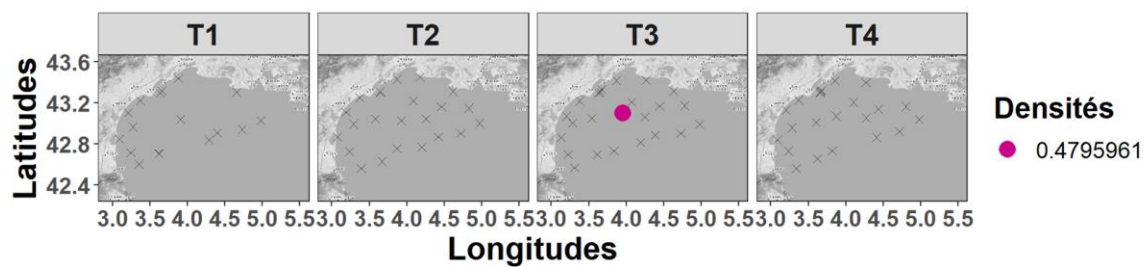
Stomias boa – LARVES



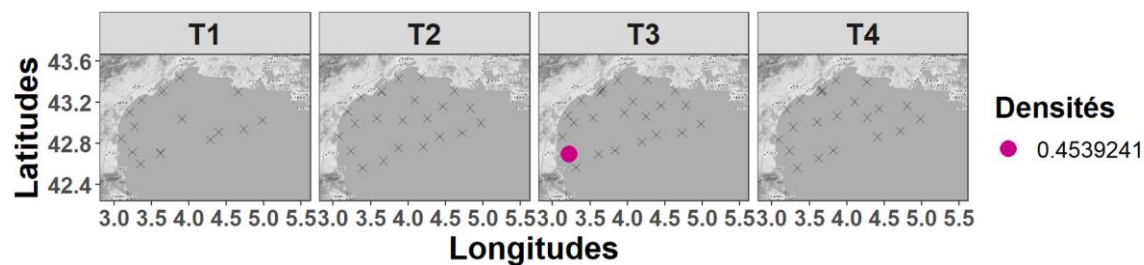
Symbolophorus veranyi – LARVES



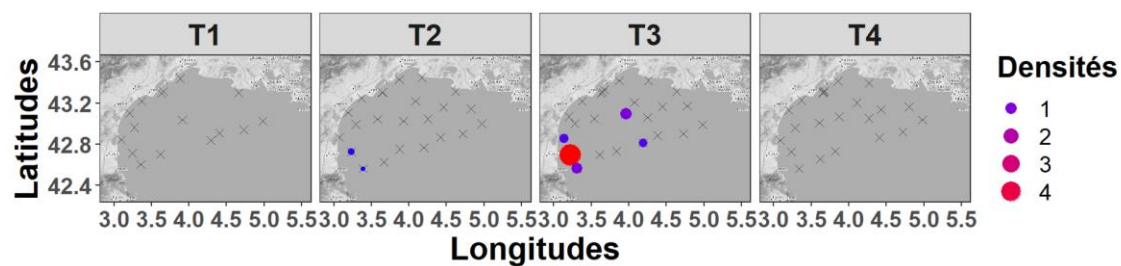
Syngnathidae – LARVES



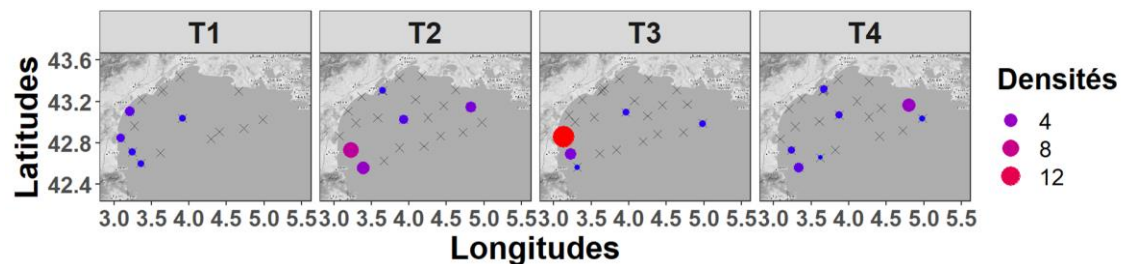
Synodus saurus – LARVES



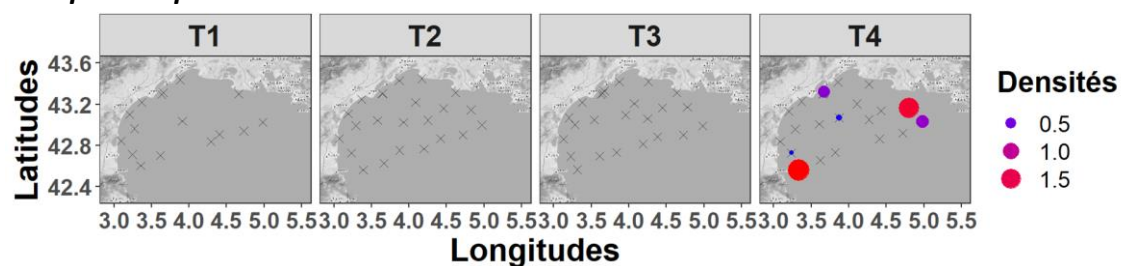
Trachinus draco – LARVES



Trachurus sp. – LARVES



Trisopterus sp. – LARVES



Uranoscopus scaber - OEUFs

