

Extrait de « PELAGOS » fasc. 8, 1968
BULLETIN INSTITUT OCEANOGR. ALGER

La Neustonologie marine :
Objet, Méthodes, Réalisations principales et Problèmes

par Ju. P. ZAITSEV

Institut de Biologie des Mers du Sud

Académie des Sciences de l'Ukraine, Odessa

I. _ INTRODUCTION

L'«**une** îles tendances actuelle» de la biologie marine se caractérise par l'intérêt de **plus en plus** marqué qu'on **porte à l'étude** de la pellicule superficielle des **eaux**. Si, **par** «**couche** superficielle », **on** entendait auparavant **les** 100 ou 200 **premiers mètres d'eau**, et si **les** prélèvements de plancton dit île surface **se** faisaient **très** généralement **jusqu'à** 10 mètres de profondeur, il **apparaît** maintenant qu'on mentionne de plus en plus souvent **les** premiers centimètres du plan d'eau comme une **zone** biologique particulière. Cet accroissement des recherches **dans** le **micro**-horizon superficiel **de** la mer est dû à un certain nombre de travaux **dont** les plus récents ont souligné la spécificité et l'importance **des** processus physico-chimiques et biologiques de ce biotope.

En **fait**, les premiers **travaux** des hydrobiologistes sur la limite eau-atmosphère **datent** de 70 ans.

En étudiant, la végétation du Lac de Constance (— Bodensee), Se H ROTER et KIRCHNER (1806) montrent que des espèces comme *Lemna*, dont les feuilles se trouvent simultanément dans l'eau et dans l'air, doivent être rapportées à un groupe spécial **d'**hydrobiontes semi-aquatiques pour lesquels ils proposent l'appellation de « Pleuston ».

Presque deux décennies plus tard, NALMANN (1917) décrit certains habitants de la pellicule superficielle d'étangs et de

mares peu étendues, Flagellés, Amibes et Bactéries, auxquels il donne le nom de « Neuston ».

Longtemps, pleuston et neuston ne furent considérés que comme de curieux et rares exemples d'adaptation des organismes d'eau douce aux conditions écologiques. Mais on reconnut bientôt qu'ils comprennent un grand nombre de représentants et qu'on peut les découvrir tant dans les eaux douces que dans les mers et les océans.

En outre, leur importance dans l'héliosphère, surtout celle du neuston, dépasse de beaucoup le cadre du biotope superficiel. Confirmées par les résultats des dernières investigations physiques et chimiques, les données biologiques ont acquis une telle importance que l'étude du neuston des mers et des océans est devenue l'une des branches maîtresses de l'océanographie biologique contemporaine.

Le but de ce travail est de passer brièvement en revue les recherches sur le neuston en mer, d'en noter les principaux résultats et énumérer les problèmes non encore résolus de la neustonologie marine.

IL _ COMPLEXES SUPERFICIELS DES ORGANISMES DULCAQUICOLES ET MARINS : PLEUSTON ET NEUSTON

La notion de pleuston et de neuston s'est élargie au fur et à mesure du développement de l'hydrobiologie dulcaquicole et marine, et en particulier grâce aux renseignements sur la constitution et le mode de vie des organismes aquatiques.

Si le pleuston ne comportait au début que les végétaux «mi-aquatiques des genres *Lemna* et *Utricularia*, on y ajouta par la suite, les feuilles flottantes des végétaux enracinés tels que *Nénuphar* et *Victoria regia* (ZHEBNOV 1911). L'étape suivante y amenait l'adjonction des Siphonophores marins *Physalia physalis* et *Velutaria* (ZHEBNOV 1911), dont une partie du corps se profile nettement au-dessus du niveau aquatique.

En dépit de leur position systématique différente, les végétaux dulcaquicoles et les Coelentérés marins ont des traits communs de structure et d'écologie qui permettent leur réu-

nion dans un même groupe d'organismes pleustoniques. Les aérocavités des feuilles de ces végétaux sont si développées qu'elles les font émerger à moitié. Un développement encore plus grand des aérocavités s'observe dans le disque des Veleiles, et le pneumatophore des Physalies se présente comme une fine vésicule remplie de gaz. La partie émergente des organismes du pleuston est capable de supporter sans danger, pendant une longue période, la sécheresse de l'air et les rayons solaires. Cette propriété, non moins importante que l'état de semi-immersion, alliée à celle de se déplacer sous l'influence des vents, différencie les formes pleustoniques de tous les autres hydrobiontes et aérobiontes végétaux ou animaux. Si l'on soulève au-dessus du niveau de l'eau une partie «du thalle d'un végétal flottant, par exemple celui des Sargasses, il se desséchera et périra en quelques minutes. Cela est également vrai pour les organismes du règne animal. Seuls quelques Crabes et Mollusques de la zone du flux sont capables de rester une longue période hors de l'eau grâce à leur provision «l'humidité sous la carapace ou la coquille, mais ils ne sont pas capables de nager en état de semi-immersion. En ce qui concerne les Siphonophores pleustoniques, Physalies et Vélelles, ils supportent les rayons du soleil tropical même tant une accalmie totale sans humectation de leur pneumatophore par l'eau. Sur le sol pourtant, ils se dessèchent, mais leur pneumatophore conserve sa forme et il éclate si on exerce sur lui une pression. Ceci témoigne d'une structure histologique spéciale de la partie aérienne de la colonie, structure inconnue chez les Siphonophores qui n'émergent pas.

Ces dernières années, grâce aux recherches de SAVILOV (1956, 1958, 1961) dans la région tropicale de l'Océan Pacifique, plusieurs communautés de pleuston ont été décrites, dont la répartition est soumise à l'influence des vents et à la structure de la voile ou du flotteur. L'appartenance des Siphonophores pleustoniques à la région tropicale est le trait commun qui définit leur répartition géographique. D'après les données de SAVILOV (1961), ces organismes se rencontrent dans l'Océan Pacifique là où la température de l'air dépasse 15 à 17°. Il est donc probable que le principal facteur limite dans

ce cas est cette température aérienne, « tout ne dépendent pas directement les autres habitants des mers.

En effet, les formes pleustoniques sont en contact avec l'air par la majeure partie de leur pneumatophore et les basses températures limitent probablement leur répartition latitudinale. Pour cette raison, ces Siphonophores sont absents des lieux où, pendant une période de l'année, la température de l'air est négative ; et ce n'est qu'occasionnellement qu'ils y sont poussés par les vents ou les courants.

Avec les Siphonophores, SAVILOV englobe dans la notion de pleuston un certain nombre d'organismes qui n'en possèdent pourtant pas toutes les caractéristiques (flottabilité, état de semi-immersion, résistance à la sécheresse de l'air), mais qui utilisent les Siphonophores comme substrat ou qui s'en nourrissent. Tels sont : *Janthinu*, *Glaucux*, *Idothea metallca*, *Planes*, *Halobates*, etc.. C'est probablement exact, mais il faut noter qu'en l'absence de Siphonophores pleustoniques, ces organismes mènent une vie typiquement épineustonique ou hyponeustonique. Au cours d'une étude de la pellicule superficielle de l'eau dans le Golfe du Mexique et le Déroit des Bahamas (juin 1965), l'auteur n'a rencontré, sur une distance de 1 200 milles, que 3 Physalies et n'a pas observé de Vélèlles. Néanmoins, au cours de la même expédition, on découvrait à toutes les stations un riche hyponeuston comprenant *Janthinu*, *Glaucux*, *Planes minutus* et un riche épineuston à *Halobates*.

La notion de « neuston » a subi une évolution aussi considérable que celle de « pleuston ». On n'y rapportait au début que divers Protozoaires, et NAUMANN (1917) soulignait que les organismes neustoniques se différenciaient des organismes pleustoniques par leurs dimensions plus réduites et l'entière immersion de leur corps. Depuis, il est devenu évident qu'on ne peut pas distinguer les Protozoaires du neuston — Bactérie Flagellés, Amibes etc.. d'une part, des Multicellulaires — Mollusques (*Limnsea*, *Physa*, *Planorbis*), Crustacés (*Scapholeberis*), larves d'Insectes, larves de Poissons, etc.. d'autre part. Ces derniers passent leur vie ou une partie de celle-ci dans la zone inférieure de la pellicule superficielle des eaux, rampant et s'agrippant à elle ou nageant tout près de la surface, et se nourrissant des microorganismes du neuston. Dans la partie aérien-

ne de la pellicule superficielle, habitent différents Insectes adultes (Hydromètres, *Heterobates*, Collembolés) liés aux organismes marins du neuston. Ces hydrobiontes et aérobiontes possèdent des conformations spécifiques leur assurant l'existence dans ce biotope ; nous pouvons donc les rapporter au neuston. Du fait que le neuston représente deux groupes d'organismes peuplant les deux parties de la limite « eau-atmosphère », il s'est avéré nécessaire de le scinder. Dans un premier essai, WEI-CH (1935) proposait pour les eaux douces l'appellation d'« infraneuston », pour les Planaires, les Cladocères, les larves et nymphes de Moustiques, et les Mollusques, etc.. vivant dans la partie aquatique, et de « supraneuston » pour les Hydrométrides, Vélèlles et certaines Araignées vivant dans la partie aérienne. GKITILEK (1942) proposait les termes étymologiquement plus justes d'« hyponeuston » et d'« épineuston », admis depuis en littérature limnologique (KXTTNEH 1952, LIEBMANN 1958, KISSELEV 1964, КАЙОРОБИ et SANCHEZ 1963, etc). Toutefois en ce qui concerne les organismes plus réduits, tels que Bactéries, qu'on peut difficilement au point de vue technique diviser en hypo et épi-fractions, quoiqu'elles se trouvent à l'état d'immersion et d'émersion (dans l'écume), on emploie habituellement « les ternies composés, tels que bactérioneuston.

On a longtemps donné les larves d'Anophèle comme exemple de neuston (hyponeuston). Cela, dans une certaine mesure, a fait naître l'opinion qu'un complexe d'organismes neustoniques ne peut se développer que dans les eaux douces bien abritées des vents, et non dans les parties découvertes des lacs et des nappes d'eau, à fortiori dans les mers et les océans. Un tel point de vue n'a pas contribué au développement des travaux biologiques à la limite du plan d'eau et de l'atmosphère, et seule l'entomologie médicale favorisa quelques recherches en la matière.

La découverte d'un neuston en mer fut une étape importante dans le développement des recherches sur la « zone de contact » mer-atmosphère (VINOGRADOV 1906). Des travaux avaient été entrepris sur divers sujets : les conditions d'existence des « eufs » de Poissons pélagiques à grande flottabilité (ZAITSEV 1958 h), les matières alimentaires servant de nourri-

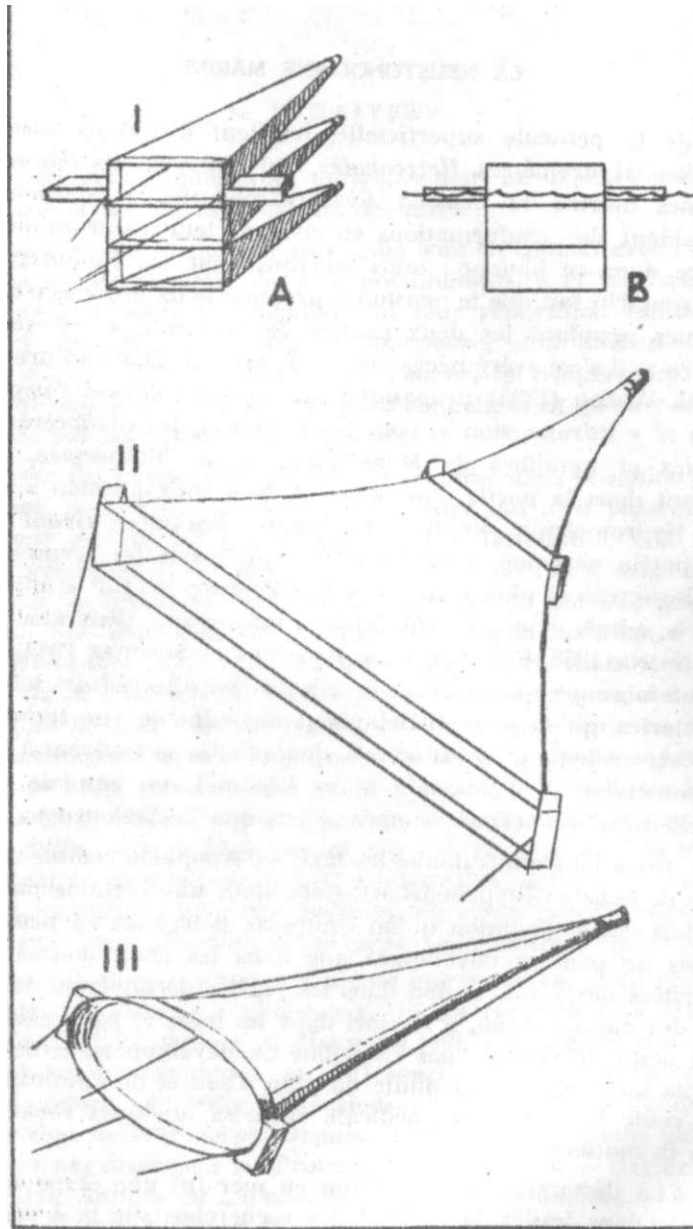


Fig. 1. — Dispositifs de pêche du neuston (d'après Yu I. ZAITSEV 1900 H, 1902 u). — I. Filet à 3 étages planeto-neustonique PNS 3, pour la pêche synchronisée dans les couches* : 0-5, 5-25, 25-45 cm (cadre 0,0 x 20 cm; longueur 200 cm). — II. Filet neustonique NT3, pour la pêche de masse. Cadre 300 x 25 cm, longueur 500 cm. — III. Filet neustonique MTN, pour la pêche des organismes agiles (alevins), à bord d'un bateau en marche. Cadre elliptique 100 x 50 cm, longueur 200 cm.

titre aux Oiseaux marins (DAVID 1953), enfin les Foraminifères pélagiques (Wixis 1963). Différent par leur échelle et leur localisation géographique, ils eurent tous trois pour résultat de signaler l'existence en mer, en même temps que le pleuston, d'un ensemble caractéristique d'organismes neustoniques, en bien des points semblable à celui des nappes d'eau douce. Ainsi, pleustoi et neuston, connus d'abord des eaux douces, caractérisent également le milieu marin. Si les organismes les composant présentent de nombreux traits convergents, dûs aux conditions identiques de vie, comme par exemple la coloration bleue et la non-mouillabilité des téguments, leurs traits divergents sont encore plus apparents. Dépendant directement de la température de l'air, les Siphonophores pleustoniques sont limités dans leur expansion géographique aux zones chaudes de l'océan et ils sont représentés par un nombre réduit d'espèces qui forment une « impasse trophique ». Le neuston, quant à lui, est représenté par plusieurs groupes d'organismes allant des Bactéries aux Poissons. Il ne dépend pas directement de la température de l'air et se développe donc sur toute l'étendue des océans, où, grâce à sa forte biomasse, il sert d'important maillon aux relations trophiques dans la nappe d'eau. Il joue un grand rôle dans la circulation des matières et la reproduction des organismes marins. Aussi accorde-t-on davantage d'attention à l'étude du neuston qu'à celle du pleuston.

III. — LE DEVELOPPEMENT DES RECHERCHES NEUSTONOLOGIQUES EN MER

L'existence du neuston dans les mers et les océans parut longtemps impossible, par suite des remous, des radiations solaires intenses et des ultra-violets (qui, d'ailleurs, agissent négativement sur certains hydrobiontes). Ce postulat n'a certes pas contribué à favoriser les recherches d'une structure biologique particulière à la limite mer-atmosphère. Et l'on admettait que in vivo, dans la pellicule superficielle n'était pas différente de celle des autres niveaux, bien qu'il fût possible de vérifier la valeur

de ce jugement. D'ailleurs, les méthodes de récolte du plancton dit « de surface » (hactério - phyto - zoo - et ichthyoplanton) préconisaient une pêche au filet de toute la couche supérieure sur une épaisseur allant au moins de 0,80 à 1 mètre et descendant souvent jusqu'à 10 mètres de profondeur. On connaissait pourtant depuis longtemps divers exemples d'analogie flagrante avec le neuston dulçaquicole, comme les Halobates et les Mollusques qui rampent sur la partie interne de la pellicule superficielle et comme les organismes qui sautent hors de l'eau, mais ces exemples n'aidèrent pas au départ des recherches neustonologiques.

Ce départ ne fut pris que lorsque la zone de passage « mer-atmosphère » retint l'attention des biologistes.

C'est dans cette pellicule superficielle que les calculs permettaient de localiser la zone de concentration des oeufs de Poissons de la Mer Noire, d'un poids spécifique compris entre 1,007 et 1,008. Leur ramassage, à l'aide de filets spéciaux semi-immersés (ZAITSEV 1951) a) construits pour pêcher en surface jusqu'à 5 cm de profondeur, a tout de suite mis en évidence l'exactitude de ces calculs. Cette concentration en oeufs et larves fut appelée Ichthyoneuston (ZAITSEV 1958 a, 1959 h), par analogie avec l'ichthyoplancton, «culs el larves de Poissons des eaux profondes. Traitant d'un problème «le science appliquée ce travail déclancha tout un ensemble «le recherches qui permirent «le mieux connaître les particularités de vie du biotope étudié.

Après le succès «les premiers échantillonnages du micro-horizon superficiel «de la mer, il fut nécessaire «le confectionner d'autres dispositifs de pêche pour les différents groupes d'organismes et les différents buts «le recherche. Plusieurs modèles de filets furent construits (fig 1) (ZAITSEV 1900, 1962 a) et les pêches effectuées avec ces derniers ont montré l'existence «dans les 5 premiers centimètres «l'un riche ensemble d'organismes, inconnu auparavant : le neuston marin (ZAITSEV 1960 b). L'examen ultérieur détaillé a précisé que dans la Mer Noire l'hyponuston, formé d'Invertébrés et de Poissons était la composante principale du neuston (ZAITSEV 1961 a, b). Les travaux

faits avec nos filets dans d'autres bassins océaniques ont montré que le neuston existe partout et qu'il présente sensiblement partout les mêmes composants que dans la Mer Noire (dans les zones tropicales, il faut pourtant y ajouter un épi-neuston spécial à *Halobates*). Cela nous a permis de le considérer comme l'association (ou le complexe d'association) la plus étendue de l'océan mondial (ZAITSEV 1963 a, 1964 a).

Les investigations des biologistes des autres pays ont confirmé ces conclusions. R. Wuxis (1963), qui a étudié les Foraminifères de surface à l'aide d'un petit filet pyramidal à demi immergé (cadre 18x4 cm), signale qu'il a rencontré, non loin «de Wellington (Nouvelle-Zélande), le même complexe de surface que celui décrit par l'auteur pour la Mer Noire. Le peuplement de la couche de surface de l'Océan Indien, en tant que nourriture pour les Oiseaux, est étudié depuis 1962 à bord «du bateau « Discovery », de l'Institut National Anglais d'Océanographie. Le ramassage des matériaux à l'aide d'un filet pyramidal semi-immersé (DAVID 1963) (cadre 30x15 cm), traîné à une vitesse «de 3 m, seconde, a révélé un riche hyponuston et épineuston, ainsi que «les Siphonophores pleustoniques caractéristiques des tropiques* (DAVID 1965).

Une grande variété d'organismes neustoniques ont été découverts dans la partie Ouest de la région tropicale de l'Océan Pacifique par BIEBI et NF.WHURY, qui ont recueilli du neuston à l'aide d'un filet pyramidal de leur conception (cadre 63x20 cm, longueur 100 cm), à bord du navire « Vega », appartenant à l'Université de Stanford (HIERI et NEWBIRY 1966).

Le professeur G. THKOUBOFF (1963) signale la concentration «de Crustacés Cladocères «dans l'hyponuston de Méditerranée. En tant «membre du Comité du Plancton au XIX^e* Congrès du Conseil International pour l'Etude de la Mer Méditerranée (C.I.E.S.M.M.), il note la signification et les perspectives de nos recherches sur l'hyponuston et invite les centres scientifiques méditerranéens à entreprendre des travaux similaires (TRECOCBOFF 1965).

A l'heure actuelle, les recherches sur l'hyponuston se développent avec succès «dans plusieurs établissements scientifiques

marins. : en France (Station Zoologique de Villefranche-sur-mer. Musée Océanographique de Monaco, Station Marine d'Endoume), à Trieste (institut de Zoologie et d'Anatomie Comparée), à Alger (Institut Océanographique), en Angleterre (Institut National d'Océanographie), au Canada (Université de Montréal), en Nouvelle-Zélande (Institut Océanographique de la Nouvelle-Zélande) et dans d'autres pays.

Mais l'équipe scientifique la plus ancienne et la plus nombreuse pour ce genre de recherche se trouve actuellement au Département de l'Hyponeuston de la Section d'Odessa, de l'Institut de Biologie des Mers du Sud, à l'Académie des Sciences de l'Ukraine. Elle y étudie les conditions écologiques du biotope superficiel, ainsi que tous les groupes biologiques fondamentaux qui l'habitent. Les données en notre possession pour différents océans et mers, ainsi que les résultats des recherches de nos collègues étrangers, renforcent nos précédentes déductions, selon lesquelles le neuston couvre pratiquement toute l'étendue de l'océan mondial, et qu'on peut donc parler de la neustonosphère comme d'un élément important et bien déterminé de la biosphère. Alors se profilent nettement les contours d'une nouvelle branche de la biologie : la neustonologie.

Examinons plus spécialement l'objet, les méthodes et les buts de la neustonologie marine, branche la plus récente, mais actuellement la plus vigoureuse de cette science.

IV. — CARACTERES GENERAUX DU NEUSTON MARIN

Son importance dans la vie de la mer

Les nombreuses analogies avec le neuston d'eau douce nous permettent d'affirmer que la pellicule superficielle des mers renferme un complexe d'organismes mixtoniques. Les Hydrozoaires et les Hétérobates du neuston dulçaquicole sont remplacés par les Halobates des océans.

Du fait de leur vie en mer, ces derniers sont encore plus inféodés à la pellicule superficielle que leurs homologues dulçaquicoles ; dépourvus d'ailes, ils sont dans l'impossibilité de chercher refuge ou de chasser sur la berge. Sur la face infé-

Heure de la pellicule rampent « divers Mollusques marins : *Hydrobia ulvae* et *Glaucus*, comme font *Limnea* et *Physa* en eau douce. Les zoés de Crustacés supérieurs « s'attachent » à la pellicule grâce à leurs longues épines, « de la même façon que les Clatlocères *Scapholeberis* d'eau douce. Comme les larves « de Moustiques, les *Porpita* ont une respiration aérienne ; et les œufs de *Mugilidae*, grâce à leur enveloppe non-mouillable, sont retenus par la pellicule superficielle, ce qui est caractéristique de la plupart des formes du neuston dulçaquicole. On peut encore citer de nombreuses analogies prouvant les caractères hydrobiologiques et non uniquement limnologiques du neuston. On chercherait en vain pourtant une similitude totale entre Limnoneuston et Haloneuston. Bien qu'ils aient de nombreux caractères communs, tels que leur situation dans la nappe d'eau, leur structure, les facultés d'adaptation de leurs composants ; on peut constater dans les détails des différences spécifiques dues aux divergences qui existent entre la mer d'une part, et tel petit étang ou mare d'autre part.

Dans l'ensemble, le neuston marin se distingue du neuston dulçaquicole par la variété et la supériorité des moyens d'adaptation des êtres qui l'habitent, et surtout par son extraordinaire importance dans la biologie animale. Son exemple d'ailleurs illustre brillamment le fait que, dans les mers et les océans, par suite de leur étendue et de leur profondeur, la vie de la zone pélagique prend plus d'importance que dans les eaux douces.

Et justement l'importance de l'hyponeuston, en particulier, attire vers lui l'attention de spécialistes variés. Malheureusement, les moyens classiques de prélèvement du plancton sont inadaptés à la pêche du micro-horizon superficiel ; même les filets à action horizontale, traînés en surface, ne donnent pas satisfaction. Les travaux de DELLA CHOU, et SERTORIÔ (1959.) le confirment ; ces auteurs utilisent un dispositif original pour étudier la microdistribution des organismes dans la couche située à moins de 1 m de profondeur en Mer de Ligurie, et leur filet supérieur ne s'enfonce guère à plus de 10 cm par temps calme. Cependant, justement pour cette raison, ce filet n'est pas fourni d'hyponeuston. Dans ces pêches, il n'y a pas eu de

Pontellides (à part quelques exemplaires «de *Labidocera*), d'Iso-podes, de larves ou d'alevins. Dans un seul cas fut signalée une nette accumulation de *Corycaeu** sp. et *iVlsiàs clavipes*. Les intéressantes recherches «de DELLA CROCE et SERTORIO ne doivent certes pas être considérées comme un échec; puisque ces auteurs ne cherchaient pas à obtenir de l'hyponeuston, mais poursuivaient d'autres objectifs. Pourtant leurs travaux nous montrent de façon évidente que la pêche de l'hyponeuston et de l'épineuston nécessite des dispositifs spéciaux.

Après l'élaboration et la mise en service de tels dispositifs, la spécificité des espèces habitant la pellicule superficielle du biotope a été mise en évidence à tous les niveaux de la systématique, depuis les Bactéries jusqu'aux Poissons. En outre fut mise en lumière la présence, non seulement de formes largement répandues, telles «que Pontellides ou larves de Décapodes qui se rencontrent individuellement dans les pêches au filet à action horizontale, mais aussi d'espèces inconnues auparavant «dans la nappe «l'eau considérée ou nouvelles pour *in* science.

: Ainsi, limnoneuston et baloneuston constituent les deux aspects du neuston ; ils présentent les mêmes caractères fondamentaux, mais diffèrent «dans les détails, par suite «de leur situation écologique. Remarquons en passant que si l'auteur étend à 5 cm d'épaisseur le biotope occupé par l'hyponeuston, c'est qu'il estime, jusqu'à nouvel ordre, qu'elle constitue la plus petite épaisseur qu'on puisse filtrer avec une précision satisfaisante.

En réalité, comme le montrent les observations visuelles, l'hyponeuston occupe, selon les remous, les 1 à 3 premiers centimètres supérieurs de la couche d'eau, et, par calme plat, il se replie dans les 1 à 5 premiers millimètres. Les composants les plus typiques de l'hyponeuston se maintiennent dans leur biotope, même dans les vagues de 3 à 4 mètres. En cas «de houle plus forte, ils s'entremêlent sans doute dans une certaine épaisseur d'eau, jusqu'au moment où les conditions leur permettent de reprendre leur place. Le fait même de l'individualité de l'hyponeuston et des adaptations spécifiques acquises au cours de l'évolution par ses composants nous indique qu'une forte houle n'exclut pas le développement du neuston dans la halosphère.

a) La « Chaîne alimentaire » des organismes, du neuston.

Quels sont les organismes qui composent le neuston marin ? Si l'on remonte les maillons de la « chaîne alimentaire », on peut représenter sa composition de la façon suivante : à la base, les Bactéries (ZAVARZINE 1955, BOGOROV 1966) comme dans les eaux douces. On en a constaté une grande concentration à la surface de la Mer Noire. Dans les 2 - 3 cm supérieurs, AV. TSIBAN (1965, 1966 a, b, 1967), à l'aide d'une méthode spéciale, a trouvé dix, cent, mille fois plus de Bactéries que dans la couche immédiatement inférieure ou plus profonde. Cette grande concentration de microorganismes ne peut être révélée par les bouteilles hydrologiques et microbiologiques usuelles, et sa «découverte a bouleversé certaines notions antérieures de la microbiologie marine. Tout d'abord, le fait même de l'existence de cette forte concentration dans le biotope marin le mieux éclairé et qu'atteignent les radiations bactéricides des ultra-violets, est surprenant. Ce facteur était considéré comme létal, ou en tout cas inhibiteur pour les Bactéries, et la couche supérieure de la mer était considérée de ce fait comme la moins favorable au développement des microorganismes (WEIJCH 1935, Zo BEU. et Me EWEN 1935).

Ensuite, il paraît curieux qu'un tel développement quantitatif de Bactéries ne s'accompagne pas d'une réduction du nombre «des espèces, comme c'est le cas dans d'autres biotopes. TSIBAN (1967) trouve dans la couche «de 0 à 2 cm de la Mer Noire : *Chromobacterium agarlyticum*, *Ch. rubidum*, *Ch. citricum*, *Microvooeus ietragenus*, *Sarcina cilrina*, *Bacillus virgalus*, qu'on ne rencontre pas plus profondément. L.N. PSHENIN (1965) décrit l'espèce nouvelle *Troponemd hyponeustonicum* Psrfin. 1

Les Bactéries se trouvent soit franchement dans l'eau (hyponeuston), soit dans l'écume et la pellicule organique (épineuston); «l'ou le nom «de «baclérioneston ». qu'on «lonne à leur accumulation en surface.

Les Protozoaires aussi sont abondants dans la couche superficielle et leur augmentation quantitative s'accompagne également «l'un enrichissement qualitatif. Dans l'hyponeuston «de la Mer Noire, O.J. MOROZOVSKAIA (1966) «lécrit 20 espèces de

TinHimides, dont *Tintinnopsis ros*«o/(rnWMoroz. nouveev. poi • la scknce.

Le maillon suivant est constitué par les petits Métazoaires, comme les larves d'animaux benthiques ou planctoniques. L.N. POLICHUK (1965 a, b, 1966 a, b) signale dans l'hyponeuston de la Mer Noire, de la Mer d'Azov et de la Caspienne, des larves de Polychètes et de Mollusques, des nauplii de Cirripèdes et de Copépodes, des stades copépodiques de Calanoïdes, etc... dont la densité est beaucoup plus forte dans la couche 0 - 5 cm que partout ailleurs. Les travaux de POLICHUK (1965 h) précisent la fréquence de diverses espèces communes et celle de leurs stades de développement dans les micro-horizons : 0-5, 5 - 25, 25 - 45 et 45 - 65 centimètres en Mer Noire (pêche au filet PNS - 4) ; on peut en tirer les rapports suivants :

| COUCHES | 0 - 5 | 5 - 25 | 25 - 45 | 45 - 65 |
|----------------------------------------|-------|--------|---------|---------|
| Larves de Polychètes | 1 | 0,20 | 0,22 | 0,24 |
| Larves de Lamellibranches . . | 1 | 0,37 | 0,56 | 0,56 |
| Nauplii de <i>Balanus</i> | 1 | 0,06 | 0,73 | 0,04 |
| Nauplii d' <i>Acartia clausi</i> . . . | 1 | 0,28 | 0,60 | 0,60 |
| Copépodites d' <i>Acartia clausi</i> . | 1 | 0,52 | 0,43 | 0,53 |
| Œufs de <i>Centropages krøyeri</i> | 1 | 0,12 | 0,32 | 0,13 |
| Nauplii de <i>Centropages krøyeri</i> | 1 | 0,36 | 0,47 | 0,62 |
| Jeunes d' <i>Oithona minuta</i> . . . | 1 | 0,54 | 0,61 | 0,65 |
| Œufs de <i>Sagitta</i> | 1 | 0,54 | 0,49 | 0,49 |

Indubitablement, les jeunes organismes ont tendance à se concentrer sous la pellicule superficielle des eaux. Et si la science ne possède pas encore de renseignements suffisants sur l'état physiologique et la vitalité des hydrobiontes à tous les niveaux marins, les données quantitatives précitées soulignent bien l'importante signification du biotope de surface pour tous les stades précoces de l'ontogenèse des Invertébrés marins. Des renseignements similaires nous ont été fournis par nos

pêches dans d'autres mers et océans, y compris les hautes latitudes et les régions tropicales.

Parmi les Invertébrés de plus grande taille (stades larvaires ou individus adultes), beaucoup d'espèces présentent leur maximum de fréquence dans la couche de 0 à 5 cm. Pour les larves, citons les Décapodes, les Euphausiacés, les Stomatopodes : protozoés, zoés, niétazoés, phyllosomes, mégalopes, alimas, etc... Pour les adultes, les Mollusques pélagiques *Janthina* (Prosobranches) et *Glaucux* (Ophisthohranches), les Copépodes de la famille des Pontellides et Sapphirinides, certains Isopodes, les Crabes pélagiques *Plane*» et *Portunus*, etc.. Au cours de la nuit, cette population augmente nettement par la remontée du fond d'individus adultes de Polychètes, d'Amphipodes, de Cumacés, de Décapodes, etc.. Toutes ces formes constituent de fortes concentrations; leurs rapports moyens de biomasses dans les couches de 0-5, 5-25, 25-45, 45-65 et 65-85,' ont été calculés par l'auteur en Mer Noire et sont exprimés dans le tableau suivant :

| COUCHES | 0-5 | 5-25 | 25-45 | 45-65 | 65-85 |
|--------------------------------------|-----|------|-------|-------|-------|
| <i>Pontella mediterranea</i> | 1 | 0,01 | 0,008 | 0,005 | 0,002 |
| <i>Anomalocera patersoni</i> | 1 | 0,04 | 0,004 | 0,002 | 0,001 |
| <i>Labidocera brunescens</i> | 1 | 0,50 | 0,06 | 0,005 | 0,001 |
| Zoés de Brachyours | 1 | 0,24 | 0,24 | 0,22 | 0,20 |
| Mégalopes de Brachyours | 1 | 0,03 | 0,06 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Idothea stephenseni</i> | 1 | 0,02 | 0,04 | 0,009 | 0,0 |
| Amphipodes | 1 | 0,13 | 0,09 | 0,07 | 0,07 |
| Cumacés | 1 | 0,09 | 0,08 | 0,11 | 0,07 |
| <i>Leander adspersus</i> | 1 | 0,09 | 0,01 | 0,01 | 0,0 |

En résumé, ces rapports montrent que les organismes énu- uiérés, Crustacés inférieurs et supérieurs, trouvent un habitat préférentiel dans l'hyponeuston ; mais seuls les dispositifs actuels de pêche pouvaient l'indiquer, car les filets à action

verticale ne les capturent qu'en petit nombre. L'emploi du filet à neuston permet aujourd'hui «l'affirmer que grâce à leur forte concentration, à l'importance relative «le leur taille et «le leur mode de nutrition, ces Invertébrés jouent un rôle majeur dans la vie du biotope superficiel (ZIXEZINSKAIA 1962, ZAITSKV 1964).

Le «dernier maillon de la chaîne est formé par les Poissons ; «œufs, larves et alevins. C'est justement la «morte des œufs «le Poissons à grande flottabilité qui amena l'auteur à l'étude de la vie dans la zone de passage mer-atmosphère. Les matériaux accumulés depuis lors montrent qu'en mer, sous la pellicule superficielle, par calme plat ou houle légère, se concentrent tous les œufs dont le poids spécifique est inférieur à celui de l'eau « *in situ* ». C'est le cas «dans les aires de ponte des Poissons à œufs pélagiques. La place «le l'œuf est donc définie par le principe «l'Archimède. Une forte houle provoquée par des vents, de force égale «m supérieure à 3 détruit cependant cette concentration ; la plupart des œufs sont dispersés et meurent (ZAITSEV 1958 b, 1959 c) ; mais après l'accalmie, les survivants se concentrent à nouveau sous la pellicule superficielle.

Sont «loués d'une très grande flottabilité les œufs «*Engraulidae*, «le *Pomatomidae*, de *Carangidae*, de *Mullidae*, «le *Callionymidae*, de *Botulididae*, de *Pluroneuridae* et de *Soleidae*... Les filets neustoniques ont permis «l'en faire d'abondantes collectes et de définir ainsi l'aire et la saison de ponte de tel ou tel Poisson ; ils ont permis en outre de découvrir les particularités biologiques de la reproduction et du développement d'espèces (celles que : *Mugil cephalus*, *Mugil auratus*, *Mugil salieris*, *Pomatomus saltatrix*, *Mutinus barbatus*, *Engraulis* etc., (ZAITSEV 1963 b, 1964 b; ZELKZTNSKAIA 1963, KRAKATITSA. 1963, A. VINO-GKADOV 1966, SAVCHUK 1966 et autres.

; La couche superficielle se caractérise aussi par sa forte densité en larves et alevins, éclos des œufs pélagiques (*Engraulidae*, *Mugilidae*, *Pomatomidae*, *Carangidae*, *Soleidae*, etc.), mais aussi des œufs démersaux (*Belfonidae*, *Exocetidae*, *Atherinidae*, *Labridae*, *Ammodytidae*, *Gobiidae*, *Balistidae*, *Syngnathidae*, etc..) Contrairement aux œufs, ces larves restent en surface, même dans les vagues de 3 à 4 mètres, et-peut-être davantage.

Les rapports suivants, calculés par l'auteur pour les couches marines de 0-5, 5-25, 25-45, 45-65 et 65-85 donnent une idée de la répartition verticale des œufs et des larves de la Mer Noire :

| POISSONS | PROFONDEURS | | | | |
|---------------------------------------------------|-------------|------|-------|-------|-------|
| | 0-5 | 5-25 | 25-45 | 45-65 | 65-85 |
| <i>Platichthys flexus luscus</i> , œufs | 1 | 0,36 | 0,44 | 0,33 | 0,22 |
| <i>Platichthys flexus luscus</i> , larves | 1 | 0,40 | 0,27 | 0,35 | 0,20 |
| <i>Scophthalmus mæoticus</i> œufs | 1 | 0,29 | 0,22 | 0,22 | 0,02 |
| <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> œufs | 1 | 0,52 | 0,36 | 0,36 | 0,35 |
| <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> larves | 1 | 0,23 | 0,10 | 0,22 | 0,11 |
| <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> œufs | 1 | 0,27 | 0,23 | 0,17 | 0,14 |
| <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> prélarves | 1 | 0,15 | 0,19 | 0,23 | 0,13 |
| <i>Blennius</i> sp., larves | 1 | 0,15 | 0,03 | 0,06 | 0,08 |

L'épineuston des mers et des océans est représenté, comme nous l'avons déjà vu, par les *Halobates*, découverts lors des expéditions de O.E. KOTZEBU en 1815 et 1818. Nous en connaissons maintenant près de 40 espèces (CHOPARD 1959). Outre ces Insectes, relativement grands, on peut attribuer à l'épineuston marin une communauté extrêmement riche et encore presque inconnue d'organismes inférieure peuplant l'écume. Dans la composition de l'écume, prélevée au printemps dans la partie nord-ouest «le la Mer Noire, D.A. NESTEROVA note une grande abondance de petits Flagellés, Protococcacées (*Ankistrodesmus*), Cyanophycées (*Microcystis teruginosa*) et valves* de Diatomées. MOROZOVSKAIA signale une abondance similaire en Infusoires Holotriches («lont *Holophrya simplex*, *Paramecium aurelia*) et Hétérotiches (quelques *Sarcodina*, etc.). Il faut enfin noter d'après les données de TSIBAN, une véritable profusion de Bactéries.

Ces micro-organismes se développent abondamment dans l'écume, mais par temps calme, quand l'écume s'étale, cette population recouvre la surface de la mer d'une pellicule organique extrêmement fine (« slicks » des auteurs anglais). Aussi bien dans l'un que dans l'autre état, ils servent probablement de nourriture, aux autres habitants du biotope superficiel.

Par leurs relations trophiques les êtres du neuston constituent donc la « chaîne alimentaire » suivante : Bactéries, Protozoaires, petits Métazoaires, grands Invertébrés, larves et alevins de Poissons. En principe, chaque groupe d'organismes s'alimente aux dépens du groupe précédent, et l'on comprend ainsi pourquoi une prolifération massive de Bactéries, par exemple, détermine un accroissement des Protozoaires. Nous ferons plus loin l'analyse « les causes de la richesse biologique à la limite mer-atmosphérique.

b) Structure du Neuston.

Quand on étudie l'hyponeuston, on ne remarque pas seulement la diversité des espèces qui le composent, mais aussi la variété de leurs rapports avec le biotope superficiel. Si la vie de certains organismes s'écoule entièrement dans l'hyponeuston, d'autres ne s'y rencontrent que sporadiquement, ce qui ne réduit nullement l'importance de la période passée sous la pellicule superficielle des eaux dans leur cycle biologique. En partant de l'ait que le cycle vital d'un hydrobionte représente généralement un processus écologique qui s'exprime par un changement régulier de phases (ZAITSEV et POLIKARPOV 1967), examinons la structure de l'hyponeuston en choisissant comme critère la durée de la phase hyponeustone de ses habitants.

Le premier groupe est formé par les organismes dont la vie, de l'oeuf à l'état adulte, se passe dans l'hyponeuston. C'est l'« euhyponeuston » (ZAITSEV 1962 b, 1964 a), ainsi appelé par analogie avec l'euplancton ou l'holoplancton (organismes habitant de façon permanente en pleine eau). Au nombre de ses représentants caractéristiques, citons : les Mollusques *Janthina*, les Copépodes de la famille des *Pontellides*, les Isopodes *Idothea stepfienseni*, les Décapodes *Planes* et *Portunus portunus*, (crabes des Sargasses). Parmi les Poissons, ce groupe comporte des espèces comme *Syngnathus schmidti*, certains *Anlcnna-*

riidés, etc.. D'ailleurs, l'attribution des organismes de l'hyponeuston à tel ou tel groupe est rendue difficile par le fait qu'il existe encore peu d'espèces dont tout le cycle vital soit suffisamment étudié. Au fur et à mesure que nos connaissances en ce domaine s'approfondiront, la liste des composants de chaque groupe s'allongera. Dans cet ordre d'idée, il est intéressant de faire le point de l'écologie des Algues brunes « *Sargassum natans* » et « *Sargassum fluitans* » qui composent la base végétale de la Mer des Sargasses. Dans la littérature, ces Végétaux sont dits ordinairement « flottants » ou « pélagiques », sans précision sur leur appartenance au plancton des eaux profondes, au pleuston ou à l'hyponeuston. Or, le fait qu'elles possèdent des flotteurs remplis de gaz pourrait indiquer leur caractère pieustonique, si de* tels flotteurs ne se trouvaient aussi chez des espèces typiquement hyponeustoniques, comme les *Porpita*, certaines larves et certains alevins.

Les recherches de l'auteur ont permis de connaître le poids spécifique du thalle, la portance des flotteurs, et d'établir ainsi que, suivant les dimensions du thalle, *V. natans* et *S. fluitans* se maintiennent à la surface de l'eau, dans la couche allant de 0 à 5 ou de 0 à 10 cm. Les parties émergées (habituellement phylloïdes), dont le poids ne dépasse pas 0,3 à 0,5 % du poids total, sont incapables de supporter la sécheresse de l'air, et, n'étant pas humectées, meurent en quelques minutes. Donc, *S. natans* et *S. fluitans* sont bien des macrophytes typiques de l'euhyponeuston. Avec d'autres organismes hyponeustoniques, habitant généralement (mais non exclusivement) parmi ces Végétaux marins et ayant acquis la pi:"u;ittation, la forme du corps et le comportement adéquats, ils constituent « la Mer hyponeustonique des Sargasses », phénomène unique en son genre. Dans cette « Mer », existent aussi un épineuston et des formes pleustoniques, mais elle tire sa spécificité fondamentale des végétations sargassiques et de leur faunule, c'est-à-dire de l'hyponeuston.

Il est intéressant de noter que les débris des Végétaux sargassiques de fond, comme *Cystoseira barbata*, qui flottent à la surface de la Mer Noire, ont aussi leur faunule adaptée (ZAITMSV 1963 a).

Un autre groupe d'organismes est constitué par les Invertébrés et les Poissons qui ne vivent dans le biotope superficiel qu'au cours des premiers stades de leur développement. C'est le mérohyponeuston, par analogie avec le méroplancton du fond (ZAITSEV 1962 b, 1964 a). A la fin de la phase hyponeustonique de leur cycle vital, les organismes du mérohyponeuston s'enfoncent pour vivre dans l'épaisseur de l'eau ou au fond et deviennent ainsi des composants du plancton, du necton ou du benthos. Du fait de la multitude des Métazoaires, le mérohyponeuston forme la base de la communauté de surface ; et la caractéristique de l'hyponeuston, qui est d'être le plus puissant « incubateur » de la mer (ZAITSEV 1963 a, 1964 a), ressort justement de la prédominance numérique d'oeufs, de larves et d'alevins dans la couche 0-5 cm. Les groupes les plus importants, numériquement, du mérohyponeuston, sont les larves de Lamellibranches et de Gastéropodes, de Polychètes, de Cirripèdes, de Crustacés Copépodes et Décapodes, d'Echinodermes et de Poissons.

Le troisième élément de l'hyponeuston est représenté par des organismes qu'on rapportait autrefois au benthos et au nectobenthos. Ce sont les adultes de plusieurs espèces de Polychètes, d'Amphipodes, de Cumacés, de Mysidacés, de Macroures, etc..

De jour, ces Invertébrés habitent le fond marin où parfois ils se cachent profondément dans la vase, et ils sont pêchés par les moyens classiques de ramassage du benthos, comme les dragues. La nuit, ils changent de position et remontent en surface. Nous avons déjà rencontré ces organismes à tous les niveaux, mais dans les filets planctoniques, leur nombre était si petit qu'on leur avait donné le nom de « tychoplanctontes » (plancton occasionnel). Les dispositifs de pêche du neuston ont mis à jour une grande densité de Polychètes, d'Amphipodes, de Cumacés, de Macroures et de Mysidacés dans la couche de 0 à 5 cm, but ultime de leur migration verticale.

Les recherches de V.P. ZAKUTSKY (1965 a, b, c, 1966) ont montré que la présence de ces organismes en surface a un caractère non occasionnel mais régulier. Leur apparition dans l'hyponeuston, la nuit, a lieu toute l'année, même en hiver quand la température de l'eau en surface est inférieure à 0°. Là, ils

se nourrissent et se reproduisent activement, et, à la levée du jour, ils retournent au fond. Par ces migrations journalières, leur vie se partage donc chaque jour en période hyponeustonique et benthonique, « de durée à peu près égale. Aussi les termes de benthoniques, necto-benthoniques, tycho-planctoniques où tycho-hyponeustoniques ne leur conviennent pas, et nous avons proposé le terme de « *benthohyponeuston* » (ZAITSEV 1964 a) pour marquer la dualité de leur genre de vie, au fond et dans le biotope de surface. Ce benthohyponeuston joue un grand rôle dans toute la zone du plateau continental où il prend une part active dans la répartition des matières nutritives jusqu'à 100 et 200 m de profondeur.

Au nombre des représentants bien caractéristiques du benthohyponeuston de la Mer Noire, et de la Mer d'Azov, ZAKUTSKY cite, les espèces suivantes, largement répandues : *Nephtys longicornis*, *Nereis succinea*, *Platynereis dumerilii*, *Sphaeroma pulchellum*, *Euridice spinigera*, *Nototropis guttatus*, *Dexamina spinosa*, *Gammarus locusta*, *Gastrosaccus sanctus*, *Leander adpersus*, *Leander squilla*, *Crangon crangon*... Peut-être faut-il également attribuer au benthohyponeuston le Palolo (*Eunice viridis*), dont l'essaimage rappelle celui de *Nereis longissima* de la Mer Noire (VINOGRADOV 1962, ZAKUTSKY 1963).

D'autres animaux mènent une vie analogue ; dans la journée ils se trouvent assez éloignés (parfois plus de 100 m) de la surface, et la nuit se concentrent dans l'hyponeuston. Ce sont quelque *Nectonematoïde*, *Calanidse*, *Hyperidæ*, *Euphausiacæ* fréquents surtout dans les hautes latitudes (ZAITSEV 1964 a, TCHEBANOV 1965, KIRIANOVA et ZAKUTSKY). Pour eux, nous avons proposé le terme de « bathyplanctohyponeuston » (ZAITSEV 1964 a), qui, comme pour le benthohyponeuston, montre que ces hydrobiontes se trouvent alternativement, au cours des 24 heures, tantôt en phase bathyplanctonique, tantôt en phase hyponeustonique, en accomplissant des migrations verticales importantes par leur amplitude.

Véritable carrefour de la vie, résidence permanente ou temporaire, le biotope superficiel est donc le lieu le plus fréquenté des quelques kilomètres de profondeur de l'océan Mondial. Nous avons schématisé sa composition dans la fig. 2.

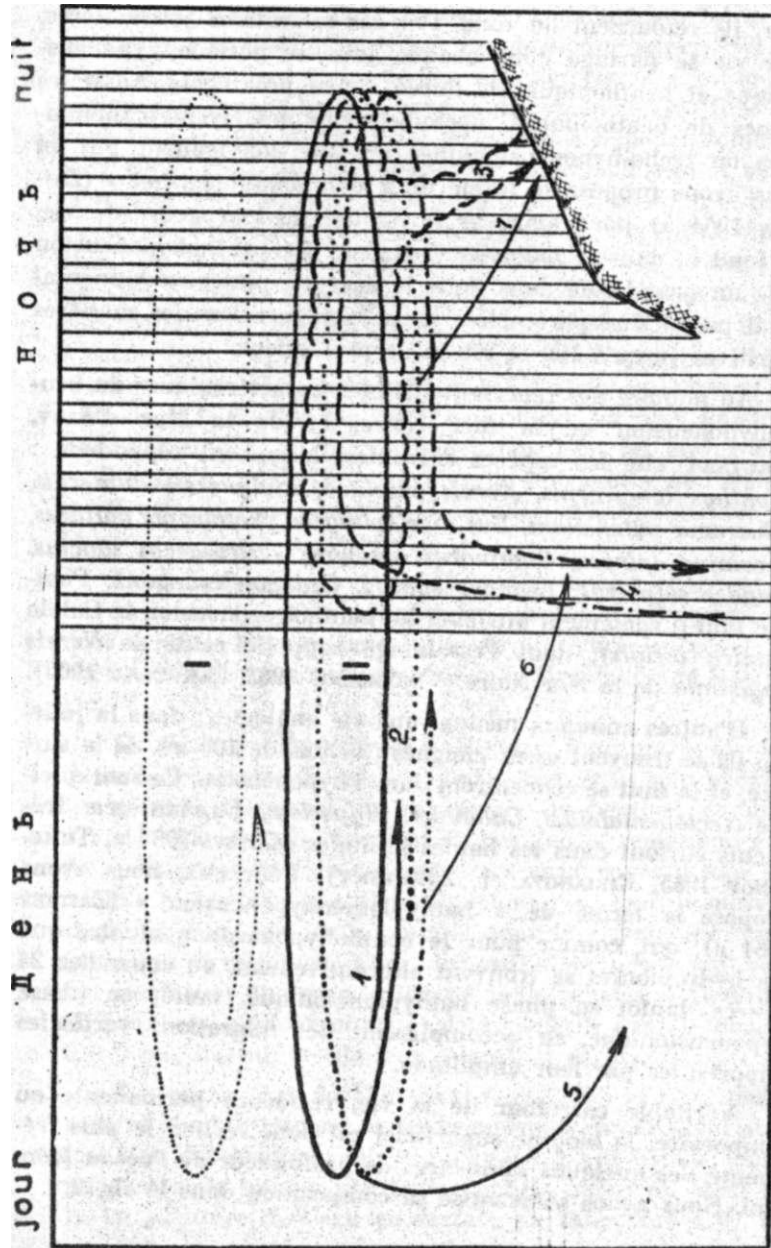


Fig. 2. — Structure du neuston : I Epineuston. — II. Hyponeuston : euhyponeuston (1) - mérohyponeuston (2) - benthohyponeuston (3) - bathylanclohyponeuston (4) - passage des alevins et des invertébrés dans la composition du nection (5) - plancton d'eau profonde (6) - du benthos (7), après achèvement de la période hyponeustonique de leur vie

c) *Adaptation des organismes neustoniques aux conditions écologiques du biotope :*

L'étude du neuston resterait incomplète si l'on passait sous silence les caractères spécifiques grâce auxquels ses composants ont pu peupler la région limitrophe mer-atmosphère et y constituer une forte biomasse. Les conditions particulières de vie dans cette zone ont en effet considérablement marqué l'aspect, la formation et la biologie de son peuplement (ZAITSEV 1965). La diversité des cas d'adaptation, constatés et vérifiés, est telle qu'on ne peut en citer ici que quelques uns. Une information très riche à ce sujet nous a été apportée par les recherches au laboratoire et les observations dans la nature.

Il a été établi expérimentalement que les œufs pélagiques de plusieurs Poissons réagissent différemment à la lumière solaire (MARINARO et BERNARD 1966). Dans l'ensemble, les œufs accumulés dans l'hyponeuston se développent normalement dans la forte clarté solaire (ZAITSEV 1959 d). Plusieurs Invertébrés réagissent positivement aux rayons U.V. (ZAITSEV 1962 b), qui, c'est bien connu, effarouchent ou tuent certains planctons de profondeur. La réaction positive devient négative quand l'organisme, initialement lié au biotope de surface, devient pélagique ou benthique.

Certains représentants du neuston possèdent des membranes ou cuticules non mouillables grâce auxquelles ils sont fortement retenus par la pellicule superficielle. Ce sont les Halobatidés, les «œufs de Muge», les *Porpita*, les zoés de Crustacés Décapodes.

Les alevins de Muge et d'autres Poissons portent sur leur dos des bulles d'air (au-dessus des parties non mouillables) qui fixent l'alevin à la surface et facilitent sa migration de la pleine mer où il est né vers les berges, plus riches en nourriture. Les bulles d'air servent aussi d'écran protecteur en masquant les alevins à leurs ennemis aériens (ZAITSEV 1964 a). Les moyens de se masquer sont d'ailleurs très variés et caractéristiques pour chaque espèce.

La couleur intense bleue ou bleu-vert de la partie du corps tournée vers la surface est assez générale. Citons les Mollusques *Gtaucus*, les Isopodes *Idothea metallica*, le Crabe *Planes*,

les alevins de plusieurs Poissons. La couleur bleue rend ces animaux invisibles sur la surface marine, et la couleur argentée de la face ventrale de leur corps se fond dans le « plafond » de la zone pélagique, tel qu'il apparaît vu d'en bas. Les Pontellides font exception à cette règle, leur face ventrale est aussi bleu-vert, ce qui doit rendre ces petits Crustacés visibles, silhouettes sombres sur la surface, pour les animaux marins. Ce défaut de camouflage est d'ailleurs compensé par la capacité qu'ils ont de sauter hors de l'eau en cas de danger. Les Poissons volants n'agissent pas autrement, bien qu'à une autre échelle.

On peut également citer plusieurs cas de mimétisme où l'animal, par son aspect et ses habitudes, imite les objets, non consommables par les Oiseaux et les Poissons, flottant sur l'eau (ZAITSEV 1964 a).

Les larves de *Belone belone cuxini* et de *Callionymus* ont une ressemblance frappante avec les fragments de *Cystoseira* qui resurgent d'habitude aux endroits peu profonds. Plusieurs espèces d'Invertébrés et d'alevins miment les morceaux de thalle de Sargasses. Les alevins de *Belone* de la Mer Noire, longs de 10 à 15 cm, et les *Syngnathus schmidti* miment les feuilles flottantes de Zostère. Dans le Golfe du Mexique, l'auteur a pu constater la même tendance à imiter la forme, la pigmentation et les mouvements des feuilles flottantes de *Thalassia* par les alevins de *Strongyura notala* et les *Syngnathus pelagicus*. Aux Îles Hawaï, *Strongylura raphidoma* (Belonides) imite les formes allongées des débris d'herbes marines *Cymodocea manatarum* (RANDALL et RANDALL, 1960) qui flottent en surface. Le principe du camouflage est donc général ; seuls varient les êtres qui en usent et les objets qu'ils imitent.

Petits objets flottants, bouts de bois, d'écorce, de liège, graines de végétaux... sont parfaitement imités par *Idolhea stephensi*, *Sapphirina*, les larves de *Solea*, etc.. (ZAITSEV 1963 a, 1964 a, 1965). Dans l'Océan Pacifique et la Mer des Caraïbes, les alevins de *Sphyræna barracuda*, d'après les investigations «vue % Island Society», imitent les bouts de branches et les brindilles. Telle « brindille » de 20 mm dérivant en position verticale ou à 45° par rapport à la surface n'est autre que la tête d'un petit Poisson de V» pellicule superficielle (RANDALL et IUNIAU. 1960).

Nous voyons par la brève énumération précédente que les organismes habitant la surface des eaux ont acquis des caractères conformes aux nécessités écologiques du biotope. Tous ces traits d'organisation et de comportement : grande flottabilité et non mouillabilité des téguments, propriété de supporter la lumière solaire et les rayons ultra-violet, pigmentation bleue et sauts hors de l'eau, mimétisme et camouflage n'ont de raison d'être qu'à la surface de la mer. Quelques centimètres plus bas, ils perdent leur intérêt, car le régime optique n'est plus le même ; il faut une flottabilité neutre et non plus positive, la non mouillabilité devient inutile, la pigmentation bleue ne masque plus, les bonds aériens deviennent impossibles et il n'y a plus d'objets flottants à imiter. On est donc fondé à affirmer que les adaptations décrites ci-dessus se sont produites d'une manière évolutive, par un processus d'adaptation d'un groupe donné d'hydrobiontes à la pellicule superficielle des eaux.

Non moins remarquables sont les caractères d'adaptation des Halobatides épineustoniques : non mouillabilité de la cuticule, conformation des pattes, etc., grâce auxquels ces Arthropodes mènent une vie d'aérobiontes à la surface de l'océan.

d) Biogéographie du Neuston

Avant les investigations neustonologiques, tout ce monde riche et varié n'était connu que par quelques observations individuelles qui ne permettaient pas de dresser le tableau d'ensemble du neuston marin, de sa genèse, de son rôle et de son importance dans l'Océan Mondial.

Par suite de sa situation, le neuston, plus que toute autre population marine, subit les effets des conditions extérieures qui influent sur sa composition, sa répartition et son abondance (ZAITSEV 1966).

C'est dans les régions tropicales qu'il est le plus complet. A mesure qu'on s'éloigne de l'équateur, les conditions de vie, pour les Halobatides, deviennent de plus en plus mauvaises, et ils disparaissent dans les régions tempérées. L'hyponuston subit également de profondes modifications, et l'élément le plus seussé est l'euhyponuston, composé d'organismes hahi-

tant en permanence dans la couche de 0 à 5 cm. Les Pontellides, dont le nombre d'espèces décroît au fur et à mesure qu'on monte en latitude, en fournissent un exemple intéressant. Dans le nord de l'Océan Indien, on décrit 23 espèces de Pontellides (VORONIN*1962); pour la Méditerranée, 10 espèces et sous-espèces (THEGOUBOFF et ROSE 1957, CRISAFI 1960); pour la Mer Noire 3 espèces et une seulement pour la Mer d'Azov. Le passage de la Méditerranée aux mers pontiques se traduit non seulement par un abaissement de la température de l'eau (de 17-13° à 10-0° et moins), mais aussi par une chute de moitié de la salinité; et la disparition de certaines espèces de l'hyponeuston peut résulter de l'influence conjuguée de ces deux facteurs. La différence de salinité est seulement de 2 à 3 % entre la partie nord de l'Océan Indien et la Méditerranée, mais la différence des températures en hiver dépasse 10° puisqu'en surface elle ne descend pas au-dessous de 25° dans la partie nord de l'Océan Indien. Pour les Pontellides, la température de l'eau joue donc le rôle de facteur limitant.

Même tableau dans le bassin de l'Océan Pacifique puisque pour des secteurs de salinités voisines le nombre de Pontellides est moins grand quand la température en surface est plus basse. Si, dans la partie centrale de l'Océan Pacifique tropical, A.K. HEINRICH a trouvé 13 espèces de Pontellides, dans le Golfe Pociet de la Mer du Japon, il n'y en a plus que 4 espèces, et une espèce seulement remonte dans la Mer de Bering (BRODSKY 1957).

Le passage du grand large au plateau continental se manifeste par une nette augmentation de la densité du mérohyponeuston et du benthohyponeuston. Cela s'explique par le lien qui unit ces éléments aux bioœcoses du fond du plateau continental.

Tels sont les traits communs de la répartition, vue à grande échelle, du neuston océanique. Dans les différentes nappes d'eau et dans chaque situation écologique, sa répartition dépend surtout des courants de surface dûs aux vents. Les plus grandes concentrations de neuston se forment dans les zones de convergence des courants et de contact des eaux fluviales et marines. Quand le vent vient de la terre, le neuston est poussé au large, j et sur les rives on ne trouve plus ses représentants. Au contraire,

le vent venant de la mer le pousse vers le rivage et même sur la berge, où il meurt et enrichit la zone littorale par ses matières organiques.

e) Importance du Neuston

L'état actuel de nos connaissances quant à la signification du neuston dans la vie marine n'est pas assez avancé et les informations acquises ne nous laissent émettre que des considérations préalables à ce sujet. Voici ce que l'on peut dire :

Il est évident que le neuston marin n'est pas seulement un exemple intéressant d'adaptation d'un important groupe d'organismes aux conditions spéciales de vie dans la pellicule superficielle des eaux. Le fait que dans l'hyponeuston se concentrent en grande partie les premiers stades de développement d'hydrobiontes, qui, par la suite, rejoignent d'autres biotopes, marque le rôle du neuston dans la reproduction naturelle de plusieurs groupes d'organismes, et nous permet de le considérer comme la principale « crèche » du milieu pélagique.

Son importance comme nœud de liaison n'est pas moindre, puisque c'est surtout grâce à lui que s'effectue le cycle des matières nutritives à l'intérieur du domaine marin de même qu'entre l'air et l'eau. Dans l'eau, la plupart des contacts intercommunautaires se font par les migrations ontogénétiques du mérohyponeuston, et par les migrations journalières du benthohyponeuston et du bathyplanctohyponeuston. Par ailleurs, les organismes du neuston utilisent les matières organiques d'origine terrestre (pollen, spores, insectes), apportées à la surface des eaux par les vents. Enfin, ils sont eux-mêmes en grande partie consommés par les Oiseaux (*Rhynchopidae*, *Puffinus puffinus yelkouan*, *Fulmarus glacialis glacialis*, *F. glacialis radgersii*, *Oceanodroma leucorhoa leucorhoa*, *Oceanites océaniens*, *Plantas aile aile*, *P. aile polaris*, *Cyclorhynchus psittacula*, *Rissa tridactyla tridactyla*, etc..) et par les Mammifères, comme les Chauves-Souris de la famille des *Nocilionidae* (*Nocilio leporhinus*). Ces Vertébrés possèdent un dispositif spécial qui leur permet de pêcher les formes les plus grosses du neuston : Copépodes, Hypériens, Euphausiacés, œufs, larves et alevins de Poissons, etc.. On peut citer parmi ces dispositifs les corpuscules tactiles de la partie inférieure du bec que les Oi-

seaux, volant à ras de l'eau, tiennent plongée à 2 ou 3 cm de profondeur. Posée sur l'eau, la Mouette peut, de son côté, becqueter l'hyponeuston comme s'il s'agissait de graines. Autres dispositifs facilitant la neustonophagie : le sac de gorge (*Cyclorhynchius*, *Plautus*, *Aethia*), qui permet de rapporter au nid l'hyponeuston fraîchement pêché ; également le « radar » de *Noctilio*, qui lui fait distinguer dans la pénombre les organismes sillonnant la surface de la mer. Notons que la réalisation de tels dispositifs implique le rassemblement permanent d'organismes à la surface de la mer.

Les relations fondamentales de l'hyponeuston dans la biosphère sont représentées schématiquement sur la fig. n° 3.

Après cette brève revue de la composition du neuston et la démonstration de son importance dans la vie marine, essayons de trouver objectivement les raisons qui font que, dans ces quelques centimètres d'eau, s'effectuent les principaux processus biologiques de l'Océan.

V. _ CONDITIONS ECOLOGIQUES EXPLIQUANT LA COMPOSITION ET LE ROLE DU NEUSTON DANS LA VIE DE LA MER

La thèse selon laquelle le neuston apparaît comme l'un des « systèmes dirigeants » de la vie marine (ZAITSEV et POLIKAHPOV 1967) trouve confirmation dans les nouvelles données de la Chimie physique, la Chimie biologique, l'écologie chimique et d'autres domaines de l'Océanographie.

D'après les calculs de SUTCLIFKE, BAYLOR et MENZEL (1963), le poids total des matières organiques dissoutes dans l'eau serait 50 fois plus grand que celui de tous les êtres marins. A partir de ces matières issues de la photosynthèse ou de la décomposition d'organismes se constituent de petites particules ou agrégats par adsorption physico-chimique à la surface des bulles de gaz naissant des mouvements de l'eau (NISHIZAWA et RILEY 1962, BAYLOR et SUTCLIFFE 1963, RILEY 1963, RILEY, WANGERSKY et VAN HEMERT 1964, BARBER 1966 a, b, etc.). Ces bulles viennent enrichir, par leurs matières organiques, la surface de la mer. Ce phénomène se traduit dans les zones cimes

par les « slicks », et par l'écume dans les zones houleuses. En 1939 déjà, B.A. SKOPINTSEV indiquait que l'écume marine est un concentré de colloïdes et de semi-colloïdes de nature chimique complexe. Ce qui est nouveau, d'après les données de la chimie actuelle de la mer, c'est le fait que ces matières se trouvent non seulement à l'état colloïdal, mais surtout particulaire. PARSONS et STRICKLAND (1962) estiment que ces particules sont une source alimentaire pour les organismes marins, et il est démontré expérimentalement qu'elles sont absorbées même par les Crustacés de taille relativement grande, comme *Artemia salina* (BAYLOR et SUTCLIFFE 1963). Ainsi, la formation de l'écume amène l'accumulation en surface de matières organiques inertes dont le degré de dispersion permet l'utilisation directe par les organismes hétérotrophes.

Mais cette richesse de la pellicule superficielle n'est pas uniquement due à l'écume. Les travaux de L.M. ZELEDZINSKAYA (1965, 1966 a, b, c, d) sur la « pluie de cadavres » dans la Mer Noire, ont montré qu'une partie des planctons morts (les Crustacés en particulier) acquièrent, par suite de la décomposition, une flottabilité positive et remontent à la surface. Ce phénomène, qu'on peut appeler « anti-pluie de cadavres », atteint des proportions considérables. Premières conséquences : on trouvera dans l'eau des planctons morts en même temps que les vivants, et leurs rapports varient dans l'espace et le temps. C'est ainsi qu'aux limites des aires écologiques, (par exemple à la limite des eaux fluviales et de la mer), les individus morts peuvent prévaloir dans les échantillons du plancton et de l'hyponeuston (ZELEDZINSKAYA 1966 d). Si les cadavres sont facilement reconnaissables quand leur stade de décomposition est peu avancé, le diagnostic des cadavres très décomposés nécessite une expertise spéciale, domaine d'un spécialiste. Aussi les travaux de laboratoire sur les échantillons de plancton, sans une séparation minutieuse des individus morts ou vivants, comme cela arrive souvent, peut conduire à des erreurs d'appréciation quant à la valeur quantitative de la population pélagique. Les données dont nous disposons montrent que les cartes de répartition des organismes pélagiques, établies sans distinction entre individus morts et vivants, ne montrent pas l'état exact des choses. L'établissement de cartes de types dif-

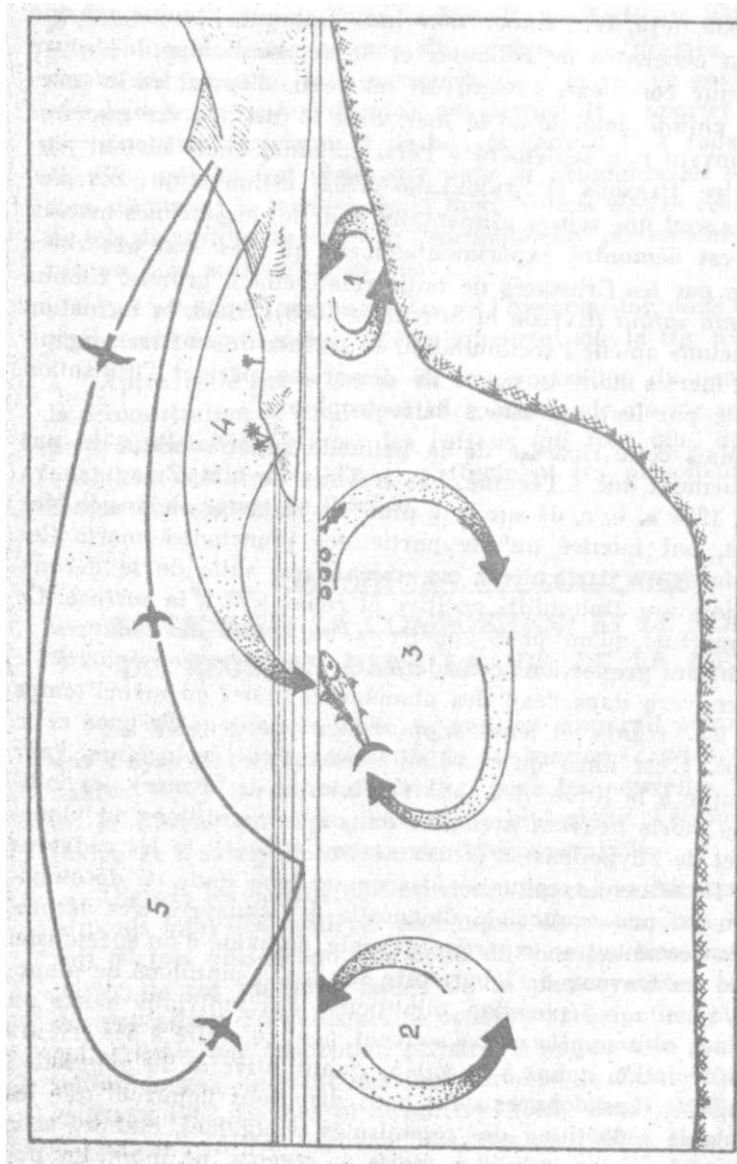


Fig. 3. — Schéma des relations de l'hyponeuston avec différents éléments de la biosphère (d'après Yu. P. ZAITSEV et POLIKARPOV, 1967) : avec le benthos (1) - avec le bathypelagion (2) - avec le neuston (3) - avec l'anémoneuston (4) - avec les Oiseaux neustonophages (5).

férents pour chaque cas, l'une reflétant la biogéographie (géographie des organismes vivants) et l'autre la nécrogéographie (des individus morts) ouvre des perspectives pour l'étude approfondie de la biologie de la mer. Autre conséquence importante de l'anti-pluie de cadavres : la forte concentration en individus morts? et surtout en fragments de cadavres dans le micro-horizon superficiel de la zone pélagique et dans l'écume.

Cette remontée à la surface trouve une explication dans la formation de bulles de gaz formées dans les cadavres lors de leur décomposition. D'un autre côté, un rôle non négligeable doit être joué dans ce processus par l'effet de la flottation interrompue dans la mer.

Un autre apport de matières organiques est constitué par l'« anémoneuston » (BRKLEMISHEV 1944) : pollen, spores, Insectes aériens, etc., amenés de terre par les vents. L'auteur a calculé qu'en été, sur la Mer Noire, on peut trouver simultanément jusqu'à 10⁶ Insectes terrestres, et la plupart sont dévorés par les organismes de l'hyponeuston dès qu'ils touchent le niveau marin.

Ainsi, par le jeu de plusieurs processus permanents, différant par leur intensité mais agissant dans le même sens, s'accumule, à la limite des milieux liquide et gazeux, une forte quantité de matières organiques dont l'écume est la manifestation extérieure la plus perceptible.

L'écume n'est d'ailleurs pas seulement une concentration de particules alimentaires. Nous fondant sur sa composition et son origine, nous avons tenté de savoir si elle présentait une activité biologique. Des expériences commencées par L.M. ZELEZINSKAYA et l'auteur, poursuivies par N.C. TCHILIKINA, ont mis en évidence qu'à certaines concentrations l'écume se comporte comme une substance biologiquement active et comme un stimulateur des processus biologiques. Elle accélère la germination des semences, la croissance des racines, des tiges et des feuilles de Végétaux, le développement et le grossissement des larves d'organismes marins. Les recherches dans cette voie se poursuivent.

Si l'on ajoute que dans les 5 cm supérieures de la mer sont absorbées 40 % des radiations solaires totales pénétrant dans

l'eau (BOGUSLAVSKY 1956) et que là seulement se trouvent les rayons ultra-violet et infra-rouges moyens et longs (BOLCHAKOV 1963), indispensables surtout aux jeunes organismes, les caractéristiques de ce biotope apparaîtront plus complètement.

En résumé, on peut dire que, par suite de sa situation à la limite de la zone pélagique, le biotope superficiel présente des conditions de vie si particulières qu'on ne les trouve nulle part ailleurs en mer. C'est dire qu'en partant des lois écologiques générales, on peut conclure que son peuplement se distinguera des autres peuplements par les particularités suivantes :

— il doit être abondant, capable d'absorber et de transformer la matière organique inerte qui lui parvient des couches plus profondes et de l'atmosphère. Autrement, avec le temps, l'eau de la surface pourrirait par l'excès des matières organiques mortes ;

— il doit être principalement peuplé par des habitants temporaires, qui, tôt ou tard, rejoignent les couches profondes ou le fond. Sans cette condition, il serait difficile d'expliquer par quel moyen se ferme le cycle «les matières dans la nappe d'eau. Dans le cas contraire, toute la vie pélagique se serait déplacée, avec le temps, dans le biotope superficiel, ce qui n'est pas arrivé. Assurément, l'afflux de matière organique en surface s'équilibre par un reflux de même importance.

Enfin, les organismes peuplant ce biotope doivent être adaptés à ses conditions écologiques spéciales. Et comme nous l'avons montré, le neuston marin présente justement des traits caractéristiques d'adaptation.

Analysant les conditions de l'apparition de la vie sur terre, BERNAL (1961) arrive à la conclusion qu'un rôle substantiel a été joué par l'accumulation d'hydrocarbures actifs d'acides organiques et d'amines correspondants à la surface «le l'océan primitif. La concentration des molécules carbonées avait permis l'évolution postérieure de la matière vivante. Comme Aphrodite, écrit BERNAL, la vie est sortie de l'écume marine.

Cette analogie mythologique (cette même image) peut être aussi invoquée pour expliquer l'origine du neuston. La capacité qu'ont les matières organiques de s'accumuler à la surface

de la mer s'est conservée, mais, de nos jours, en raison de l'abondance en matières organiques inertes dans l'océan, l'échelle du phénomène est beaucoup plus grande, sous l'action conjuguée de l'écume, de l'anti-pluie des cadavres, etc..

Comme la vie sur la terre ne surgit pas « de novo » et que le « mécanisme » de base, s'est conservé, l'accumulation des matières organiques trouve un nouvel exutoire : le neuston. La preuve des corrélations existant entre la quantité de la matière organique inerte et la quantité d'organismes nous est fournie par les investigations mettant en évidence, dans la zone des « slicks », une augmentation quantitative d'hydrobiontes beaucoup plus forte qu'en dehors de cette zone (Zo BELL 1946, BABKOV 1965). Les innombrables renseignements dont nous disposons témoignent que les plus fortes accumulations d'organismes neustoniques s'observent aux zones de convergences des courants, aux fronts biologiques des rivières, etc.; là, la surface de l'eau est constamment blanchie par l'écume.

Telle est, très schématiquement exposée, l'hypothèse de notre travail sur la genèse du neuston et son rôle dans la mer. En partant de cette hypothèse, on peut expliquer comment une telle densité d'organismes peut vivre dans une couche d'eau si réduite, et comprendre pourquoi ce biotope joue un rôle si important dans la reproduction des organismes marins et dans le cycle des matières organiques. A la fin de leur phase hyponeustonique, les composants temporaires de l'hyponeuston se retirent dans les couches basses de la zone pélagique et sur le fond, leur restituant ainsi les matières organiques qui s'en étaient éloignées pour s'élever en surface.

Les données les plus récentes des différentes sections de l'Océanographie montrent donc que la situation particulière du neuston parmi les autres communautés d'organismes marins est due aux conditions d'existence particulières qui se créent à la limite de l'eau et de l'atmosphère et ne se renouvellent pas ainsi combinées, dans les autres secteurs de la nappe d'eau. La conjonction, dans le biotope de surface, de facteurs favorables au développement de la vie en fait un milieu biologique de premier plan, celui où se reproduisent la plupart de*

hydrobiontes, celui où se transforme la matière organique et d'où elle se répartit ensuite de la surface jusqu'au fond. Ainsi s'expliquent enfin les nombreux résultats positifs auxquels ont abouti les recherches entreprises dans le cadre de la neustonologie, nouvelle branche de l'Hydrobiologie, qui donne aux chercheurs une clef efficace pour de futures découvertes sur les lois régissant la vie en Mer.

VL _ PRINCIPAUX RESULTATS DES DIX PREMIERES ANNEES DE RECHERCHES NEUSTONOLOGIQUES EN MER

Les problèmes actuels

Au cours de l'exposé, nous avons noté que l'étude neustonologique spéciale des limites mer-atmosphère a fourni une riche information scientifique qualitativement nouvelle dont ne disposaient pas les autres branches de l'hydrobiologie, étudiant, avec leurs méthodes, les eaux profondes ou le fond marin. Les nouveaux faits mis en évidence et les déductions fondées sur eux confirment ou infirment les suppositions antérieures, font naître de nouvelles hypothèses et ouvrent d'intéressantes perspectives pour d'autres domaines scientifiques. Dans l'ensemble, on peut dire que l'examen de la mer, à travers le prisme de la neustonologie, a découvert de nouveaux aspects biologiques, augmentant de façon substantielle les notions qu'on avait auparavant.

Il est difficile de dénombrer, dans un bref exposé, tout ce qu'ont apporté de neuf les dix premières années d'étude du neuston marin. Citons pourtant globalement les résultats fondamentaux suivants :

L'attention générale des chercheurs est attirée sur les centimètres supérieurs d'épaisseur d'eau, comme sur une arène où ont lieu des processus biologiques importants, jouant un rôle sérieux dans la vie de la mer. En ce moment, la mise au point de la thématique neustonologique occupe non seulement quelques spécialistes, mais aussi des équipes entières de cher-

leurs dont le problème est l'étude complexe de la vie du bioplit superficial de la mer. Les bases de la méthode d'étude du neuston sont élaborées à tous les niveaux de la systématique, des Bactéries aux Poissons. Des dispositifs de pêche spéciaux sont mis à l'épreuve dans des conditions différentes et à des latitudes variées, en vue de démontrer leur efficacité et la possibilité en principe d'étudier le neuston mondial à l'aide d'une méthode unifiée.

L'étude, sous tous les aspects, des échantillons de neuston prélevés dans les différentes nappes d'eau a montré que :

a) le neuston marin, composé d'hyponeuston et d'épineuston, est, par sa topographie, sa structure et certains autres caractères, analogue au neuston dulçaquicole, mais se différencie de ce dernier par plusieurs traits reflétant les conditions de vie en mer.

b) le neuston marin se développe sur toute la surface de l'océan Mondial et par suite, on peut parler de la neustonosphère comme d'un élément important et bien caractérisé de la biosphère terrestre.

c) les composants du neuston constituent une « chaîne alimentaire » typique, dont le premier maillon est formé de Bactéries et le dernier de Poissons. L'étude de chaque maillon de cette chaîne, rendue possible grâce à des méthodes spéciales, a mis à jour beaucoup de faits nouveaux et a permis de définir des lois fort importantes,

d) Les composants du neuston marin se distinguent de la population du fond par des caractères et des propriétés spécifiques adéquates aux conditions écologiques du milieu qu'ils occupent, mais biologiquement non rationnelles et même nuisibles aux couches inférieures de la mer. Le neuston s'est donc formé par un processus d'évolution, résultat de l'adaptation d'un groupe d'organismes donné à la vie dans la région de la pellicule superficielle des eaux/

e) L'étage inférieur du neuston, l'hyponeuston, composé principalement des stades précoces de l'ontogenèse des Invertébrés et des Poissons, joue un rôle important dans la repro-

Ju. P. ZAITSEV

duction des organismes peuplant la nappe d'eau et le fond marin. Par sa composition, la superficie qu'il occupe et sa forte biomasse, l'hyponeuston intervient largement dans le système des relations entre les différents éléments de la biosphère et dans le cycle de rotation des matières dans la nature.

Une hypothèse de travail sur l'origine du neuston nous a permis d'expliquer l'épanouissement de la vie à la limite de la mer et de l'atmosphère et le rôle de cette communauté biologique dans l'halosphère, par les conditions écologiques favorables, dont en particulier la montée ininterrompue en surface de matières organiques non vivantes.

Le sujet et les problèmes de la neustonologie marine sont à présent clairement énoncés et font d'elle une branche importante de l'hydrobiologie. Ses points de contact avec les autres secteurs de l'Océanographie sont bien délimités.

Les recherches de radioécologie de l'hyponeuston se développent avec succès. G.G. POLIKARPOV (1964, 1965) a montré que l'importance du neuston (hyponeuston), comme objet d'étude de la radioécologie marine, est « due à sa topographie, ses échelles et les ordres de grandeur de ses composants, son rôle dans la nappe d'eau, ses relations intenses avec les autres communautés marines, les propriétés de ses composants à accumuler dans leurs corps différents radioéléments (POLIKARPOV, ZAITSEV, BARINOV et PARCHEVSKY 1966), etc.. L'hyponeuston est en outre l'une des plus vulnérables structures biologiques de la mer à l'ère nucléaire (POLIKARPOV et IVANOV 1961, 1962, POLIKARPOV 1964, 1966 a, b), et son rôle de « système de direction » dans la nappe d'eau exige le développement rapide et étendu des recherches sur sa radioécologie. (ZAITSEV et POLIKARPOV, 1964, 1965, 1967).

Les intérêts communs de la neustonologie et des branches de l'hydrobiologie qui étudient le plancton profond, le benthoplancton et le benthos sont évidents. Les maillons les réunissant sont formés par les formes larvaires développées dans l'hyponeuston, l'atthyplanctohyponeuston, et le benthohyponeuston. L'ichtyologie a besoin des données de la neustonologie à propos des premiers stades du développement des Poissons et des

conditions de leur existence. Ces mêmes données sont nécessaires au domaine de l'élevage des Poissons, la pisciculture marine.

La neustonologie est également liée à l'hydrobiologie sanitaire par l'étude des conséquences biologiques dues à la pollution des surfaces par les hydrocarbures et autres résidus ; elle est liée à l'hydrobiologie de la productivité marine par l'étude de la productivité primaire et secondaire du biotope superficiel. En particulier, il est très intéressant de définir le rôle du maillon autotrophe dans ce biotope si intensément peuplé par les hétérotrophes. Et nous pourrions encore énumérer bien d'autres disciplines océanographiques contiguës, tant la neustonologie est intimement liée aux autres branches de l'océanographie.

Comment envisager le développement futur des recherches sur le neuston et sur son rôle dans la nature ? Parmi les questions les plus importantes, signalons tout d'abord la recherche de moyens permettant de préciser l'influence des différentes formes d'actions artificielles sur le neuston. En particulier, quel sera l'avenir de la neustonosphère soumise à l'effet toujours croissant du facteur humain ? Les autres problèmes actuels de cette science peuvent être répartis en trois groupes :

1°) La recherche des conditions de vie physico-chimiques, radio-écologiques, biochimiques et autres du neuston dans la mer. Les disciplines déjà existantes possédaient les moyens d'une telle recherche, mais il fallait attendre la neustonologie pour que les questions soient posées.

2°) Les investigations d'ordre biogéographique, biologique de la population du biotope superficiel.

3°) Les problèmes faisant intervenir simultanément la neustonologie et d'autres disciplines (radioécologie, écologie, chimie, hydrobiologie sanitaire, hydrobiologie de la productivité, benthologie, ichtyobiologie, etc.), et qui peuvent être résolus en commun avec ces dernières.

Pour conclure, l'auteur est heureux d'exprimer sa profonde gratitude au Directeur de l'Institut Océanographique d'Alger, Monsieur le Professeur F. BERNARD, pour son aimable proposition d'exposer dans « *Pelagos* » les problèmes et les réalisations de la neustonologie marine.

RESUME

On observe depuis quelques années une accélération notable des recherches biologiques dans les 2 à 5 premiers centimètres d'eau. En effet, les communautés superficielles d'organismes, pleuston et neuston, découvertes dans les eaux douces, ont été retrouvées dans les mers et les océans. Le pleuston, répandu seulement dans les eaux chaudes, n'est représenté que par un petit nombre d'espèces peu importantes au point de vue trophique, et il ne forme pas une association biologique majeure. Le neuston, par contre, apparaît comme l'une des communautés océaniques les plus importantes et les plus répandues dans toutes les mers du globe.

Des recherches entreprises depuis ces dix dernières années ont révélé une analogie de principe entre le neuston marin et celui des eaux douces, avec pourtant des traits spécifiques chez le premier, reflétant les conditions écologiques de la mer. La partie inférieure (aquatique) de cette communauté, l'hyponeuston, présente un intérêt particulier, et les groupes d'organismes qui le composent, des Bactéries aux Poissons, y ont été étudiés, à l'aide de méthodes spéciales.

L'hyponeuston est caractérisé par une densité d'organismes et une biomasse beaucoup plus fortes que celles des autres couches marines. Autre trait caractéristique : la prédominance numérique des premiers stades « le l'ontogénèse. En effet, l'hyponeuston joue un rôle primordial dans la reproduction des organismes marins et dans le cycle des matières. Son rôle, ainsi que sa large répartition océanique ont déterminé le grand intérêt des chercheurs pour la neustonologie, branche nouvelle et pleine de perspectives de l'Hydrobiologie.

L'abondance des organismes dans les premiers 2 à 5 cm de la zone pélagique et le rôle de « système dirigeant » dans la vie de la mer que joue l'hyponeuston s'expliquent par les conditions écologiques particulières qui régissent à la limite de la mer et de l'atmosphère. On doit en particulier accorder beaucoup d'intérêt à la forte concentration de matières organiques inertes à la surface de l'eau, aux propriétés biologiquement actives de l'écume, au régime d'éclairement solaire, etc..

Nous exprimons l'opinion que le développement futur de la neustonologie marine comblera beaucoup de lacunes dans notre connaissance de la vie de la Mer et rendra encore plus efficaces nos recherches pratiques pour la protection, l'accroissement et la mise en valeur de ses richesses,

C

SUMMARY

Appreciable activation in the biological investigations' of the upper sea microlayer 2 to 5 cm thick observed during the last years is due to the fact that the pleuston and neuston first described for the small freshwater reservoirs proved to be effective in the seas and oceans as well. Besides, if the pleuston, restricted in its distribution to the warm water region and consisting of a small number of species which do not play any appreciable part in the trophic relations of the hydrobionts, does not form any important biological structure, while the marine neuston proved to be one of the most extensive and important complexes of the organisms in the Oceans of the world.

Diverse investigations effected during the last ten years revealed the analogy of principle between the freshwater neuston and the marine one, as well as the specific features of the latter reflecting the sea-life conditions. The lower (water) part of the neuston, the hyponeuston, is of peculiar interest for the study ; it was detected by special methods of investigation that the hyponeuston consisted of diverse groups of organisms, from Bacteria to Fishes.

The hyponeuston is characterised by a very high density and biomass of organisms greatly exceeding the data known about water thickness as well as the numerical superiority of the early stages of the ontogenesis of the biverbrates and Fishes. The hyponeuston plays an important part in the reproduction of the marine organisms and in the circulation of the matter in nature. This rôle of the hyponeuston and its wide extension in the whole World Ocean defined the great interest of the investigators for Neustonology, one of new and prospective fields of Hydrobiology.

The abundance of life in the immediately upper sea micro-layer and the part neuston played in sea-life as a kind of < governing system > are due to the peculiar ecological conditions created on the border of the sea and atmosphere. In particular^great importance is attached to the regular flow of non-living organic matter to the sea surface, biologically active opacities of the sea foam, peculiar optical régime and other factors.

There is an opinion that the further development of the marine neustonology will fill up the blank in our knowledge about sea-life and will make more effective practical steps towards preserving, increasing and using its richness.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBER R.T. (1966 a) : Interaction of bubbles and bacteria in the formation of organic aggregates in sea-water. *Nature*, 211 (5 046) : 257-8.
- BARBER R.T. (1966 b) : Organic aggregates formed from dissolved organic material by bubbling. *Ind Intern. Oceanogr. Congres*. Moscou*, Abst. pap. : 1-19.
- BARKOV A.I. (1965) : Origine des zones de calme plat, « slicks » à la surface de la mer. *Océanologie*, 5 (2) : 322-4, (en russe).
- BAYLOR E.R. et SUTCLIFFE W.H. (1903) : Dissolved organic matter in sea-water as a source of particulate food. *Limnol. and Oceanogr* 8 (4) : 369-71.
- BEKLEMICHEV V.N. (1944) : Ecologie de l'Anophèle. Mcdguiz (en russe).
- BERNAL J.D. (1961) : Origin of life on the shores of the Océan. Physical and chemical conditions determining first appearance of biological processes. *Oceanogr. Amer. Assac. Advanc. Sci.* : 95-115.
- BIERI R. et NEWBURI T.K. (1966) : Booby II, a quantitative neuston sampler for use from small boats. *Publ. Sek> Marine Biol. Lab.*, XIII (5) : 405-10.
- BOGOROV L.V. (1966) : Méthode d'étude de la répartition quantitative des microorganismes dans la pellicule superficielle des eaux. *Bull. Soc. Experim. Nat., ser. Biologie*, 71 (6) : 75-8 (en russe)
- BOGUSLAVSKY S.G. (1956) : L'absorption des radiations solaires en mer, et son influence directe sur le changement de la température de l'eau. *Trav. Inst. Hydrophys. Mar.*, VIII : 80-7 (en russe).
- BOLCHAKOV, V.S. (1963) : Etude de l'hydrologie de ta couche supérieure à 1 mètre d'eau en Mer Noire. *kVo'es Scient. Station blol. Odessa*, 5 : 63-9 (en ukrainien).
- BRODSKY K.A. (1957) : La faune des Calarioïdea et la division ZOO-géographique de la partie nord de l'Océan Pacifique. *Acad. Sci. UBSS* (en russe).
- t
- CHOPARD L. (1959) : Les Insecte» marins. *La Nature.iUI* : 101-2.
- CRISAFI P. (1900) : 1 Copepodi dcllo Stretto di Messina. Note» II, HI. *Atti Soc. Pelortt. set. fis. mat. natur.*, 6 (4) : 289-99.
- DAVID P.M. (1963) : The neuston net. A device for sampling the surface fauna of the océan. *Nat. Inst. Oceanogr., Surrey* : 1-6.

- DAVID P.M. (1965) : The surface fauna of the ocean. *Endeavour*, 24 (2) : 95-100.
- DELLA CROCHE N. et SERTORIO T. (1959) : Microdistribuzione dello zooplancton. *Boll. Musei e Inst. biol. Univ. Genova*, sér. Rio!, anim., 29 (175-6) : 5-28.
- CRUITLER L. (1942) : Zur Kenntns (1er Bewohner des Oberflächenhäutchen einheimischer Gewässer. *Biologia generalis*, lfi.
- HEINRICH A.K. (1960) : Au sujet du plancton superficiel de la partie centrale de l'Océan Pacifique. *Trav. Inst. Océanol.* 41 : 42-7 (en russe).
- KIRYANOVA E.S., ZAKUTSKY V.P. (1967) : *Nectonema agile* Verril 1879 (*N. agile* ssp. *euxina* ssp. nov.). (Nematomorpha, Nectonematoïda) en Mer Noire. *Journ. Hydrobiol.* 3 (1) : 260-71, (en russe)
- KISSEYEV I.A. (1956) : Méthodes d'investigation du neuston. *La vie des eaux douces*, 3 (1) : 24-31 (en russe).
- KRAKATITSA V.V. (1963) : Répartition et densité des larves de *Mutinus barbatus ponticus* Essipov. dans l'hyponeuston de la Mer Noire. *Notes scient. Station biol. Odessa* 5 : 102-3 (en ukrainien).
- LIEBMANN H. (1958) : Handbuch der Frischwasser und Abwasser Biologie II (1), *Iena*.
- MARINARO J.Y. et BERNARD M. (1966) : Contribution à l'étude des œufs et larves pélagiques de Poissons méditerranéens. I. Note préliminaire sur l'influence télestat du rayonnement solaire sur les œufs. *Pelagos*, 6 : 49-55.
- MOROZOVSKAYA O.I. (1966) : Appartenance zoogéographique des tintinnidés à l'horizon pélagique superficiel de la Mer Noire. 4^{ème} Conférence Zoogéographique, *Odessa*, C.R. : 176-7 (en russe).
- MOROZOVSKAYA O.I. (1966) : La faune des Tintinnidés des eaux dessalées de la Mer Noire. Problèmes d'écologie marine, « Symposium des Jeunes Savants », l'illit. « Naoukova Doumka », *Kiev* : 85-6, (en russe).
- NAUMANN E. (1917) : Über das Neuston des Süßwassers. *Monatsh. Centralblatt.* 37 (2) : 98-106.
- NISHIZAWA S. et RILEY (i.A.) (1962) : Research in particulate materials suspended in sea-water. *Proceed. first Nat. Coastal and Shallow Water Research Conference*.
- Wfmmr. V*| ft \$TtWnm,AN» <fiiH12 > : «mmk 4etrtta«. Sr»->«r. 4186 : "iWS4
- POLIKARPOV G.G. (1964) : Radioécologie des organismes marins. *Atom-Izdal, Moscou*, (en russe).
- POLIKARPOV G.G. (1965) : Radioactivité de l'hydrosphère et problèmes de radioécologie des organismes marins. *Questions hydrobiologiques. CM. Premier Congrès V.G.B.O., Moscou* : 334-45, (en russe).
- POLIKARPOV G.G. (1966 a) : Radioécologie marine et Océanographie. *C.R. 2^{ème} Congrès Mondial Oceanog., Moscou* : 312-3, (en russe).
- POLIKARPOV G.G. (1966 b) : Radioecology of aquatic Organisms. North-Holland Publishing Company. *Amsterdam*.
- POLIKARPOV G.G. et IVANOV V.N. (1961) : Action de Sr 90 - Y 90 sur les œufs d'Engraulidæ en développement. *Questions Ichthyologiques*, (3) : 583-9, (en russe).
- POLIKARPOV G.G. et IVANOV V.N. (1962) : Accumulation des radioisotopes de strontium et d'yttrium par les œufs de Poissons marins *Radiobiologie*, 2 (2) : 207-10, (en russe).
- POLIKARPOV G.G., ZAITSEV Ju. P., BARINOV G.V. et PARCHEVSKY V.P. (1966) : General features of the concentration processes of radioactive substances by hydrobionts in different seas of the World Ocean. *Radioecological Concentration Processes, London*, Pergamon Press : 771-90.
- POLICHUK L.N. (1965 a) : Le sort de certains organismes du microzooplancton dans la formation de l'hyponeuston en Mer Noire, *Questions Hydrobiol., Rapp. Premier Congrès V.G.B.O., Moscou* : 346, (en russe).
- POLICHUK L.N. (1965 b) : Etude du zooplancton de la couche superficielle en Mer Noire. *Investigations du pi<=>ton de la Mer Noire et de la Mer d'Azov. Edit. « Naoukova f>», », Kiev* : 1J1-2, (en russe).
- POLICHUK L.N. (1966 a) : Répartition et densité des larves de *Balanus* à la surface de la Mer Caspienne. *Océanologie*, 6 (1) : 159-61, (en russe).
- POLICHUK L.N. (1966 b) : Hyponeuston de la Mer d'Azov, *Conférence zoogéographique, Odessa. C.R.* : 211-2, (en russe)
- PSHENIN L.N. (1965) : Composition du complexe des microorganismes fixateurs d'azote et leur répartition en Mer Noire. *Investigations du Plancton de la Mer Noire et d'Azov. Edit. « Naoukova Doumka », Kiev* : 3-11, (en russe).

- RANDALL J.E. et RANDALL H.A. (1960) : Examples of mimicry and protective resemblance in tropical marine fishes. *Bull. Mar. Se. Gulf. and Carib.*, 10 (4) : 444-80.
- RAPOPORT E.H. et SANCHEZ L. (1963) : On the epineuston or the super-aquatic fauna. *Oikos*, 14 (1) : 96-109.
- RILEY G.A. (1963) : Organic aggregates in sea-water and the dynamics of their formation and utilisation. *Limnol. and Oceanogr.*, 8 (4) : 372-81.
- RILEY G.A., WANGERSKY P.J. and VAN HEMERT D. (1964) : Organic aggregates in tropical and subtropical waters of the North-Atlantic Ocean, *Limnol. and Oceanogr.*, 9 (4) : 546-50.
- RUTTNER F. (1952) : Grundriss der Limnologie. *Berlin*.
- SAVILOV A.I. (1956) : Biocénose pleustonique à *Veleva lala* Cham. et Eysenh. dans l'Océan Pacifique. *Bapp. Acad. Sci. UBSS*, 110 (3) : 476-9, (en russe).
- SAVILOV A.I. (1958) : Pleuston de la partie Ouest de l'Océan Pacifique. *Bapp. Acad. Sci., UBSS*, 122 (6) : 1014-7, (en russe).
- SAVILOV A.I. (1961) : Diffusion des formes écologiques de *Veleva lala* Cham et Eysenh. et *Physalia utriculus* (La Martinière) Esch. dans la partie Nord de l'Océan Pacifique. *Trav. Inst. Océanolog.*, 45 : 223-38, (en russe).
- SAVCHUK M.Y. (1966) : Particularités de la biologie et de la répartition des alevins de Muge dans la partie Nord-Ouest de la Mer Noire. *Bapp. 4^{ème} Conférence Zoogéogr., Odessa* : 236-7, (en russe).
- SOHROTER et KIRCHNER (1898) : Die Végétation des Bodensees. I. *Lindau*.
- SKOPINTSEV BA. (1939) : Les matières organiques superficielles actives de l'écume. *Météorol. et Hydrobiol.*, 2 : 75-9, (en russe).
- SUTCUFFE W.H., BAYLOR E.R. and MENZEL D.W. (1963) : Sea surface chemistry and Langmuir circulation. *Deep-Sea Res.*, 10 (3) : 233-43.
- TREGOUBOFF G. (1963) : Cladocères et leur distribution verticale au large de Villefranche-sur-mer. *Bapp. et P.V. CJESMM*, 17 (2) : 531-8.
- TREGOUBOFF G. (1965) : Rapport sur les travaux concernant la planctologie méditerranéenne publiés entre Octobre 1962 et Novembre 1964. *Bapp. et P.V. CJMSJIL*, 18 (2) : 283-311,

- TREGOUBOFF G. et ROSE M. (1957) : Manuel de Planctologie méditerranéenne. Tome 1 et 2, C.N.R.S., Paris.
- TSCHEBANOV S.M. (1965) : Répartition des Hypériens dans la couche superficielle de la partie sud de la Mer de Bering et des régions limitrophes de l'Océan Pacifique. *Trav. Inst. Rech. Océan. Pacif., Océanogr. et Piscicult.* 53 : 85-90, (en russe).
- TSIBAN A.V. (1965) : Caractéristiques microbiologiques de la partie Nord-Ouest de la Mer Noire. *Rapp. Scient. Conf. Fac. Biol. consacrée au Centenaire Univ. Odessa* : 79-80, (en ukrainien).
- TSIBAN A.V. (1966 a) : Caractéristiques microbiologiques de la partie Nord-Ouest de la Mer Noire. *Autoréférent dissert. Candidat Sci. biol. Odessa* : 3-20, (en russe).
- TSIBAN A.V. (1966 b) : Répartition saisonnière des Bactéries saprophytes dans la région Nord-Ouest de la Mer Noire. *Journ. Hydrobiol.*, 2 (2) : 42-5, (en russe).
- TSIBAN A.V. (1967) : Dispositif de prélèvement des échantillons microbiologiques dans le microhorizon supérieur de la mer. *Journ. Hydrobiol.*, 3 (2) : 84-5, (en russe).
- VINOGRADOV A.K. (1966) : Biologie de l'hyponéuston du Nord-Ouest de la Mer Noire, région de l'île Bérèzan. *Journ. Hydrobiol.*, 2 (6), (en russe).
- VINOGRADOV K.A. (1962) : Expédition du « Miklouho-Maklaï » en Mer Noire, en 1960-1961. *Rapp. Acad. Sci. Ukraine*, 2 : 267-70, (en russe).
- VINOGRADOV K.A. (1966) : Etude des « zones de contact » de la Mer. *Rapp. 4^{ème} Conf. Zoogéogr., Odessa* : 43-4, (en russe).
- VORONINA N.M. (1962) : Au sujet du zooplancton superficiel de l'Océan Indien. *Trav. Inst. Océanol.*, 58 : 68-78, (en russe).
- WELCH P.S. (1935) : *Limnology*. Mc Graw Hill Book Company, New York.
- WILLIS R.P. (1963) : A small towed net for ocean surface sampling. *New Zealand Journ. Sci.*, 6 (1) : 120-6.
- ZAITSEV Ju. P. (1958 a) : Nécessité de changement dans les méthodes de pêche de l'ichtyoplancton. *Session Scientif. Conseil Inst. Hydrobiol. Acad. Sci. URSS, Station biol. Odessa, Rapp.* : 37-40, (en russe).

- ZAITSEV Ju. P. (1958 b) : Influence de la houle, sur le développement des œufs *A'Engraulis ertcrusicholus ponticus* Alex en Mer Noire. *Rapp. Acad. Sci. URSS*, 4 : 459-00 (en ukrainien).
- ZAITSEV Ju. P. (1959 a) : Méthode de pêche des œufs et larves de Poissons dans les régions non dessalées de la Mer. *Journ. Zool.*, 38 (9) : 1 426-8, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1959 b) : Ichthyoplancton du Golfe d'Odessa et des régions limitrophes en Mer Noire. *Kiev* (en ukrainien).
- ZAITSEV Ju. P. (1959 c) : Nouvelles données sur l'Ichthyoplancton dans la région Nord-Ouest de la Mer Noire. *Notes Scient. Station biol., Odessa*, 1 : 77-80 (en ukrainien).
- ZAITSEV Ju. P. (1959 d) : Influence de la lumière solaire sur les œufs de Poissons pélagiques. *Rapp. Acad. Sci. URSS*. 8 : 917-20 (en ukrainien).
- ZAITSEV Ju. P. (1959 c) : Résistance mécanique des œufs d'Anchois et particularités de la reproduction. *Questions d'Ichtol.* 12 : 89-91, (en russe)..
- ZAITSEV Ju. P. (1860 a) : Dispositifs de pêche du plancton dans la couche superficielle des eaux. Témoignage de l'auteur n° 138 422. (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1960 b) : Existence d'une biocénose neustonique dans l'élément pélagique marin. *Notes scient. Station biol. Odessa*. 2 ; 37-42, (en russe)
- ZAITSEV Ju. P. (1961 a) : Biocénose pélagique superficielle de la Mer Noire. *Journ. Zool.*, 40 (6) : 818-25, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1961 b) : Biocénose pélagique non encore étudiée de la Mer Noire. *Rapp. Conf. Scient, "consacrée au 40^{ème} ann, Stat. Biol. Novorossisk* : 41-4, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1962 a) ; Méthodes et moyens d'éludé de l'hyponeuston. *Question d'Ecologie*, 4 : 107-9, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1962 b) : Aspects particuliers du développement de l'hyponeuston dans la partie Nord-Ouest de la Mer Noire. *Sci. Station biol. Odessa*, 4 : 19-30 (en ukrainien).
- ZAITSEV Ju. P. (1963 a) : Aux frontières des deux Océans. *La Nature*, II : 27-31, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1963 b) : Les exploitations du liman ont-elles une influence sur les réserves de Muges en Mer Noire ? *Exploitation Poiss.*, 3 : 7-12, (en russe).

- ZAITSEV Ju. P. (1963 c) : Biologie du frai chez *Pomatomus saltatrix* L. en Mer Noire. *Notes scient. Station biol. Odessa*, 5 : 100-2, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1964 a) : Hyponeuston de la Mer Noire et sa signification. *Autoréférent disserl. doct. biol. scient. Odessa* : 3-22, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1964 b) : Répartition et biologie des premiers stades de développement des Mugilidre, en Mer Noire. *Questions d'ichthyologie*, 4 (32) : 512-22, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1965) : Les voies de l'adaptation des organismes de l'hyponeuston aux conditions de vie de la couche superficielle de l'eau. *Questions d'Hydrologie. Rapp. Premier Congrès Sofc. Hydrobiol. Union Sov., VGBO, Moscou* : 160-1, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. (1960) : Aspects zoogéographiques de l'hyponeuston dans l'Océan Mondial. *Rapp. 4^{ème} Conf. Zoogèogr., Odessa* . 99-100, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. ZELEZINSKAYA L.M., KRAKATITSA V.V. et VINOGRADOVA E.K. (1962) : Poids moyen des représentants de la famille des Pontellides (Copepoda) de l'hyponeuston en Mer Noire. *Rapp. Acad. Sci. URSS*, (6) : 124-5, (en ukrainien).
- ZAITSEV Ju. P. et POLIKARPOV G.G. (1964) : Radioécologie de l'hyponeuston. *Océanol*, 4 (3) : 423-30, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. et POLIKARPOV G.G. (1965) : Hyponeuston et sa radioécologie. *Questions Hydrobiologiques, C.R. Premier Congrès Acad. Sci., VGBO, Moscou* : 161, (en russe).
- ZAITSEV Ju. P. et POLIKARPOV G.G. (1967) : Nouveaux problèmes de la biologie de l'Océan. *Messenger Acad. Sci. URSS*, 1 ; 74-9, (en russe).
- ZAKUTSKY V.P. (1963) : « Essaimage » des Polychètes. *La Nature*, 3 : 39, (en russe).
- ZAKUTSKY V.P. (1965 a) ; Concentration de certains organismes des eaux profondes et du fond dans la couche superficielle de la Mer Noire et de la Mer d'Azov. *Océanol*, 5 (3) : 495-7, (en russe).
- ZAKUTSKY V.P. (1965 b) : Changement en 24 heures de la faune de l'hyponeuston en Mer Noire et en Mer d'Azov. *Questions Hydrobiol. C.R. Premier Congrès VGBO. Moscou* : 168, (en russe).

- ZAKUTSKY V.J. (1985 c) : Données préliminaires sur la répartition des animaux de profondeur et de fond et de leurs larves dans l'hyponeuston et le plancton de la Mer d'Azov. *Rapp. scient. Ecole Sup. Sci. biol.*, 2 : 22-4, (en russe)
- ZAKUTSKY V.P. (1966) : Répartition des organismes benthohyponeustiques dans les mers du sud de l'URSS. *Rapp. 4^{me} Conf. Zoogéogr. Odessa* : 100-1, (en russe).
- ZAVARZINE G. (1965) : Peuplement bactérien de la pellicule superficielle des nappes d'eau naturelles du delta de la Volga. *Trav. Inst. Microbiol.* 4 : 196-201. (en russe).
- ZELEZINSKAYA L.M. (1962) : Sur l'alimentation de certains Invertébrés de l'hyponeuston en Mer Noire. *Rapp. Acad. Sci. URSS* 2 : 246 (en ukrainien).
- /. ELEZINSKAYA Y A LJI. (1963) : I^{er} séjour des larves d'Anchois à la surface de la Mer Noire pendant les heures du jour. *Noies scient. Station biol. Odessa*, 5 : 104-5. (en russe).
- ZELEZINSKAYA L.Jf. (1965) : Etude du recul normal de certains organismes planctoniques en Mer Noire. *Questions Hydrobiol. C.R. Premier Congrès VGBO, Moscou* : 171-2. (en russe).
- ZELEZINSKAYA L.Jf. (1966 a) : Les perles massives de *Penilia avirostris* (Dana) dans la région Nord-Ouest de la Mer Noire. *Journ. Hydrobiol.* 2 (2) : 53-5. (en russe).
- ZELEZINSKAYA L.Jf. (1966 b) : Indicateurs quantitatifs de la mortalité des composants du plancton dans les eaux peu profondes de la Mer Noire. *Journ. Zool.* 45 (8) : 1251-3. (en russe).
- ZELEZINSKAYA L.JL (1966 c) : Forte mortalité naturelle des hydrobiontes. une des caractéristiques des limites nettement définies de leurs aires écologiques. *Rapp. 4^{me} Conf. Zoogéogr. Odessa* : 104-5. (en russe).
- ZELEZINSKAYA L.Jf. (1986 d) : Mortalité naturelle de certaines formes «ichtyo»- et de zooplancton en Mer Noire. *Auloréféral Dissert. Candidat Sci. biol. Odessa* : 3-20. (en russe).
- ZERNOV S.A. (1934) : Hydrobiologie générale. *RioiH-dguiz, Moscou-Leningrad*, (en russe).
- ZOBELL C.E. (1948) : Marine microbiology. *Chronica Botanica. Waltham, 1^{er} éd.*
- ZOBELL C.E. et McEWEN G.F. (1935) : The diurnal action of sunlight upon bacteria in sea-water. *Biol. Bull.*, 68.