

**Electricité de France**

DEPARTEMENT ENVIRONNEMENT  
LITTORAL ET GESTION DU MILIEU  
MARIN

# **GRAVELINES :** **première étude de** **surveillance du site**

**Description statistique des données**  
**et interprétation écologique**



**CNEXO**  
**COB - ELGMM**

**Philippe GROS**  
**Août 1981**

GRAVELINES: PREMIERE ETUDE  
DE SURVEILLANCE DU SITE.  
DESCRIPTION STATISTIQUE ET  
INTERPRETATION ECOLOGIQUE  
DES DONNEES.

par

Philippe GROS

Centre Oceanologique de Bretagne  
B.P. 337 ; F-29273 BREST CEDEX

PLAN GENERAL

RESUME / ABSTRACT.

PREAMBULE.

1. HYDROBIOLOGIE.

- 1.1. Choix de la technique d'analyse.
- 1.2. Problème de l'éventuelle originalité de la période de surveillance.
- 1.3. Evolution des paramètres hydrobiologiques de février 78 à juin 79.
- 1.4. Conclusion.

2. PHYTOPLANCTON.

- 2.1. Spécificité du problème.
- 2.2. Evolution du cortège floristique entre 1974 et 1977.
- 2.3. Etude détaillée des variations du peuplement phytoplanctonique entre février 78 et juin 79.
- 2.4. Conclusion.

3. ZOOPLANCTON.

- 3.1. Le couplage phytoplancton - zooplancton, examiné du point de vue des relations trophiques dans le réseau des transferts pélagiques.
- 3.2. Prétraitement des tableaux de données : la question de la transformation des effectifs.
- 3.3. Schéma général de l'évolution saisonnière des populations zooplanctoniques.
- 3.4. Analyse détaillée de la période de surveillance.

CONCLUSION GENERALE.

BIBLIOGRAPHIE.

RESUME

Le présent rapport est consacré à l'étude de l'évolution de l'écosystème pélagique côtier (telle que perçue au travers des variations des paramètres hydrobiologiques, du phytoplancton et du zooplancton) devant la centrale nucléaire de Gravelines. Le calendrier de l'échantillonnage a été contractuellement défini entre le CNEXO et Electricité de France, et il se décompose en cycles ; ceux dont il est ici fait mention sont au nombre de trois (septembre 1974 - décembre 1975 ; août 1976 - juillet 1977 ; janvier 1978 - juin 1979), l'attention étant essentiellement focalisée sur le troisième, qui fut aussi le dernier avant mise en service de la centrale (intervenue en mars 1980). Il est montré qu'entre 1974 et 1979 certains sous-ensembles de l'écosystème (comme le peuplement zooplanctonique) ont une structure dynamique stable, qui est néanmoins le siège de fortes variations quantitatives interannuelles ; pour le phytoplancton au contraire, la précision de l'image obtenue pour le schéma du renouvellement des populations est bien moindre.

Quoiqu'il en soit, l'emprise temporelle de notre base de données ne permet pas d'assigner à une tendance à moyen (ou long) terme la variabilité des phénomènes, et il est proposé de définir un état de référence du système à partir de l'information acquise entre 1974 et 1979, laps de temps pour lequel on peut s'en tenir à l'hypothèse d'une stationnarité moyenne. A cet égard, plusieurs problèmes relatifs à la définition de l'état de référence sont discutés ; ainsi l'accent est-il aussi mis sur celui de l'existence de "boîtes vides" dans la base des données, comme par exemple le matériel particulaire et le microzooplancton : il est rappelé, en s'appuyant sur quelques uns des travaux les plus récents en ce domaine, que la connaissance de ces deux derniers compartiments est déterminante pour la compréhension des relations entre producteurs primaires et secondaires.

Du point de vue technique, l'étude fait largement appel aux méthodes de l'analyse d'inertie (analyse en composantes principales, analyse des correspondances), conçue comme un outil de description synthétique. Le problème de l'élaboration des tableaux (codage, transformation des données) avant mise en oeuvre du traitement fait l'objet d'un développement particulier.

ABSTRACT

The objective of this report is to characterize the evolution of the pelagic coastal ecosystem (studied by sampling hydrobiological parameters, phytoplankton and zooplankton) off the Gravelines' nuclear power plant (french coast of the North Sea). The sampling program (contractually defined by the Centre National pour l'Exploitation des Océans and Electricité de France) is composed of several successive phases. The results obtained for the first three of them (september 1974 - december 1975 ; august 1976 - july 1977 ; january 1978 - june 1979) are presented in this report, with special emphasis on the third one realized just before the power plant's activity started (march 1980). It is shown that, from 1974 to 1979, some subsets of the ecosystem (such as the zooplanktonic community) exhibit a stable dynamic structure, with however large quantitative interannual fluctuations. On the opposite, a much less accurate picture of the seasonal pattern of phytoplanktonic species succession is obtained.

It is proposed to define a baseline for the system from the information obtained between 1974 and 1979, during which period a mean stationarity may be assumed. However, the temporal extent of our data basis is insufficient for ascribing interannual differences to some trend ; moreover, the implications of "empty boxes" in data basis are discussed, especially particulate matter and microzooplankton, which have been shown by many workers to be of crucial importance in the understanding of relationships between primary and secondary producers.

From a technical point of view, the study uses widely inertia analysis methods (Principal components and correspondence analyses), conceived as a synthetic descriptive tool. The problem of preparation of tables to be processed (coding, transformation of data) is emphasized.

PREAMBULE

Les résultats qui vont être présentés s'inscrivent dans le cadre général de l'étude d'un écosystème avant installation et fonctionnement d'une centrale nucléaire sur le littoral ; en l'occurrence, le présent rapport complète plusieurs travaux consacrés au site de Gravelines (Nord), échelonnés selon le calendrier suivant :

- Etude de projet, premier cycle : septembre 1974 - décembre 1975.
- Etude de projet, second cycle : août 1976 - juillet 1977.

Fait suite à cette période, dite "d'état de référence", une "surveillance écologique du site", également scindée en deux parties : la première, s'étendant de janvier 1978 à juin 1979, constitue le pôle d'intérêt des analyses qui vont suivre ; la seconde a démarré en juillet 79 pour s'achever en octobre 1980, et ne sera pas évoquée ici.

Concernant le site de Gravelines, on dispose donc actuellement d'une masse d'informations dont l'ampleur justifie la conception de l'approche que nous avons ici adoptée : plutôt que d'étudier isolément le premier cycle de la "surveillance", il nous a semblé que l'on devait dès maintenant situer les phénomènes constatés au cours de ce laps de temps par rapport à ceux observés lors des années antérieures. Bien que la base de données nous autorise cette démarche relativement nouvelle en regard de ce qui fut fait jusqu'alors, la conception générale du traitement reste encore classique, en ce qu'elle consiste en une description synthétique des trois compartiments suivants : variables hydrobiologiques, phytoplancton, zooplancton. Ces entités correspondent bien entendu à des secteurs discernables de l'écosystème pélagique, mais si l'on envisage le fonctionnement de ce dernier, le découpage retenu ici pour des raisons essentiellement pratiques apparaît parfaitement arbitraire. Nous soulignerons donc que les limites de cette conception trop analytique devront à l'avenir être dépassées, et nous espérons qu'en ce sens ce rapport constitue un rapport de transition.

GRAVELINES : PREMIERE ETUDE DE SURVEILLANCE DU SITE.  
DESCRIPTION STATISTIQUE ET INTERPRETATION ECOLOGIQUE DES DONNEES.

CHAPITRE I - HYDROBIOLOGIE

- 1.1. Choix de la technique d'analyse.
  - 1.1.1. Sélection des variables et des observations.
  - 1.1.2. Choix de la distance et de l'origine.
  
- 1.2. Problème de l'éventuelle originalité de la période de surveillance.
  - 1.2.1. Variables.
  - 1.2.2. Observations actives.
  - 1.2.3. Observations illustratives.
  - 1.2.4. Conclusion.
  
- 1.3. Evolution des paramètres hydrobiologiques de février 78 à juin 79.
  - 1.3.1. Sélection des observations et des variables.
  - 1.3.2. Mise en évidence du cycle annuel.
  - 1.3.3. L'hétérogénéité spatiale.
  
- 1.4. Conclusion.

## 1.1. CHOIX DE LA TECHNIQUE D'ANALYSE.

### 1.1.1. Sélection des variables et des observations.

Pour la série des campagnes réalisées devant le site de Gravelines a été défini un ensemble de paramètres hydrobiologiques qui contiendra l'essentiel des variables de l'analyse. On peut y distinguer :

- les paramètres physico-chimiques à caractère conservatif : température, salinité.
- les paramètres chimiques dont les variations sont plus ou moins étroitement liées à la dynamique des peuplements phyto- et zooplanctoniques : oxygène, pH, sels nutritifs.
- les paramètres de nature purement biologique : chlorophylle a, phéopigments, biomasse du zooplancton.

La situation idéale serait évidemment celle où l'on saisirait à chaque campagne la totalité des valeurs prises par les variables énoncées ci-dessus. Dans la pratique, les conditions de travail à la mer font qu'il n'est pas toujours techniquement possible d'atteindre cet objectif ; une sélection s'impose donc, qui consiste à éliminer les paramètres pour lesquels on ne dispose que de mesures fragmentaires pour la durée de la période d'étude.

Le choix des variables ne procède cependant pas nécessairement par amputation du fichier des données. Nous avons ainsi augmenté de deux colonnes le tableau à analyser, en calculant :

- $\sigma_t$  : écart à un de la densité de l'eau,
- PSO : pourcentage de saturation en oxygène dissous.

Signalons enfin que les phéopigments n'interviennent pas en tant que tels dans l'analyse, mais contribuent au calcul de la variable PCA (pourcentage de chlorophylle active).

$$PCA = ((\text{chlorophylle}) / (\text{chlorophylle} + \text{phéopigments})) \times 100$$

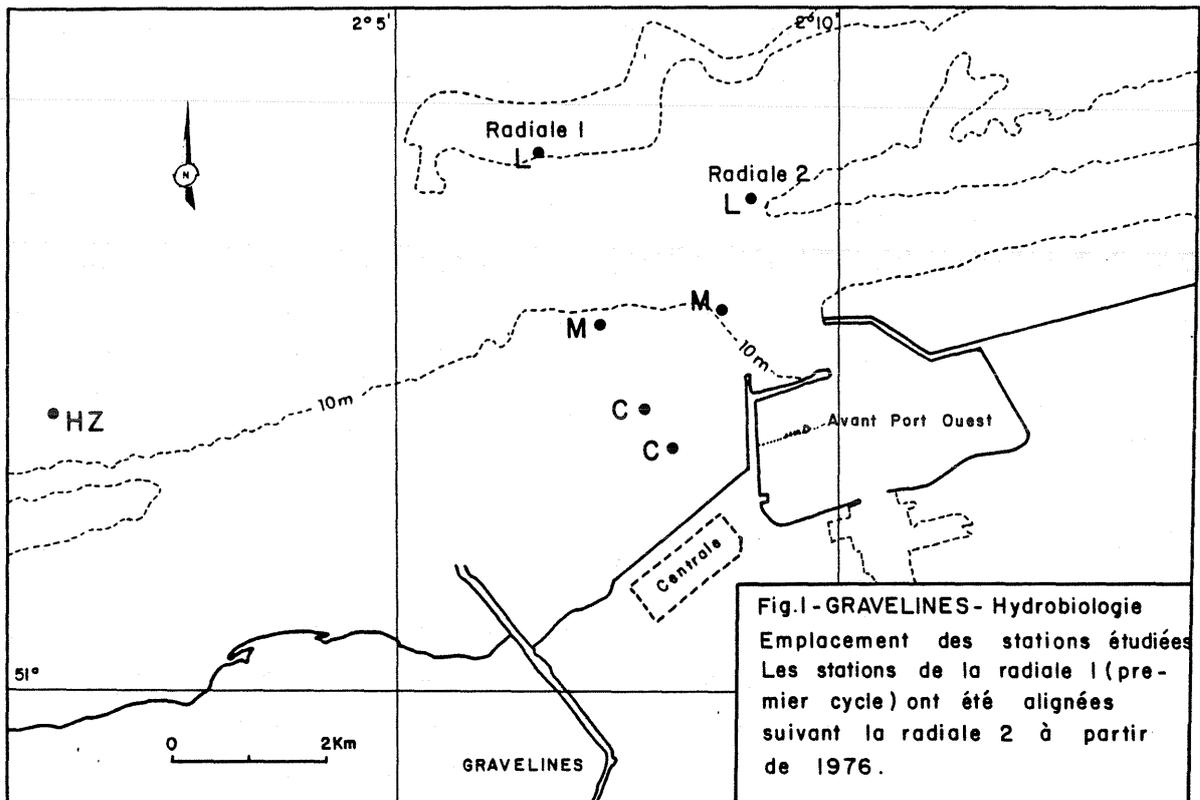


Fig.1 - GRAVELINES - Hydrobiologie  
 Emplacement des stations étudiées  
 Les stations de la radiale 1 (premier cycle) ont été alignées suivant la radiale 2 à partir de 1976.

Nous avons également opéré une sélection des observations : du réseau de stations défini devant le site de Gravelines ne seront retenus dans ce qui va suivre que les quatre points de prélèvements suivants :

- Station "hors zone", notée HZ, correspond à la station 2 de la nomenclature utilisée en 1974-75.
- Stations de la radiale : trois points alignés de la côte vers le large en face de la centrale, notés respectivement C, M (point fixe) et L. On peut considérer en première approximation ces stations comme équivalentes aux anciennes stations 9, 10 et 11 (cf. figure 1).

Cette procédure de choix préliminaires conduit à l'élaboration d'un tableau à P colonnes (variables) et N lignes (observations), le terme observation étant ici défini de la manière suivante : vecteur ligne à P composantes, chaque composante indiquant la moyenne des valeurs mesurées à trois niveaux d'immersion de l'une des variables. Une observation est définie pour un instant donné, et pour une station donnée.

#### 1.1.2. Choix de la distance et de l'origine.

Si l'on se donne pour distance entre deux points la distance euclidienne usuelle, le tableau précédemment constitué admet deux représentations géométriques : celle du nuage des points-variables dans  $\mathbb{R}^N$ , et celle du nuage des points-observations dans  $\mathbb{R}^P$ . Nous nous intéresserons ici plus particulièrement à la forme du nuage des observations, aussi le but de l'analyse est-il d'en donner l'image la plus fidèle possible dans un sous-espace de faible dimension (2 par exemple) de  $\mathbb{R}^P$ . Cette configuration réduite s'obtient par projection des observations dans le sous-espace engendré par les premiers axes d'inertie du nuage ; il s'agit bien entendu des axes d'inertie par rapport au barycentre des observations, aussi l'origine des axes est-elle translatée en ce point par centrage des variables. Si l'on désigne par  $O_i$  ( $i = 1, 2, \dots, N$ ) les points-observations dans  $\mathbb{R}^P$ , et par  $H_i$  leurs projections dans  $\mathbb{R}^Q$  ( $Q < P$ ), la représentation apportée par des  $H_i$  est optimale en ce sens qu'elle réalise le minimum de la somme S :

$$S = \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{k=i+1}^N ((O_i, O_k)^2 - (H_i, H_k)^2)$$

ou encore, ce qui est équivalent, le maximum de la somme  $S'$  :

$$S' = \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{k=i+1}^N (H_i H_k)^2$$

Reste le problème de l'hétérogénéité des variables, qui sont d'échelles et de natures très diverses. La méthode n'étant pas hors métrique, une transformation s'impose afin que toutes jouent le même rôle dans la définition des proximités entre les  $O_i$  (l'une ou plusieurs d'entre elles ne doivent pas posséder une influence écrasant celle des autres dans le calcul de  $S'$ ). Deux options sont envisageables : la première consiste à remplacer par leurs rangs les valeurs prises par les  $N$  observations de chaque variable, et à effectuer l'analyse sur des classements. Cette démarche très efficiente pose toutefois des problèmes pour la projection de points illustratifs. Pour cette raison nous lui préférons l'analyse du tableau des données standardisées, dans lequel les variables centrées sont réduites : les mesures de chacune sont alors transformées en distances à la moyenne, exprimées en unités d'écart-type.

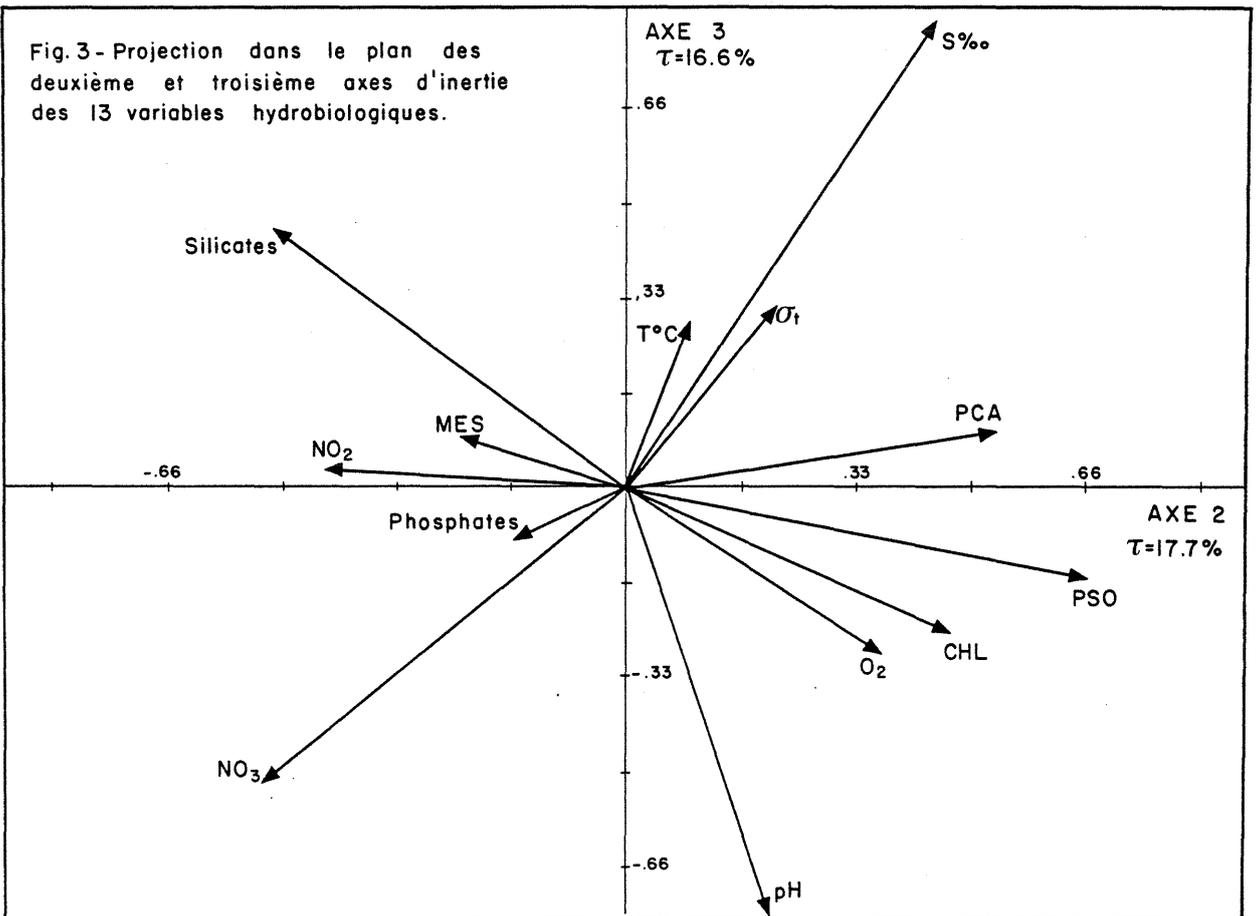
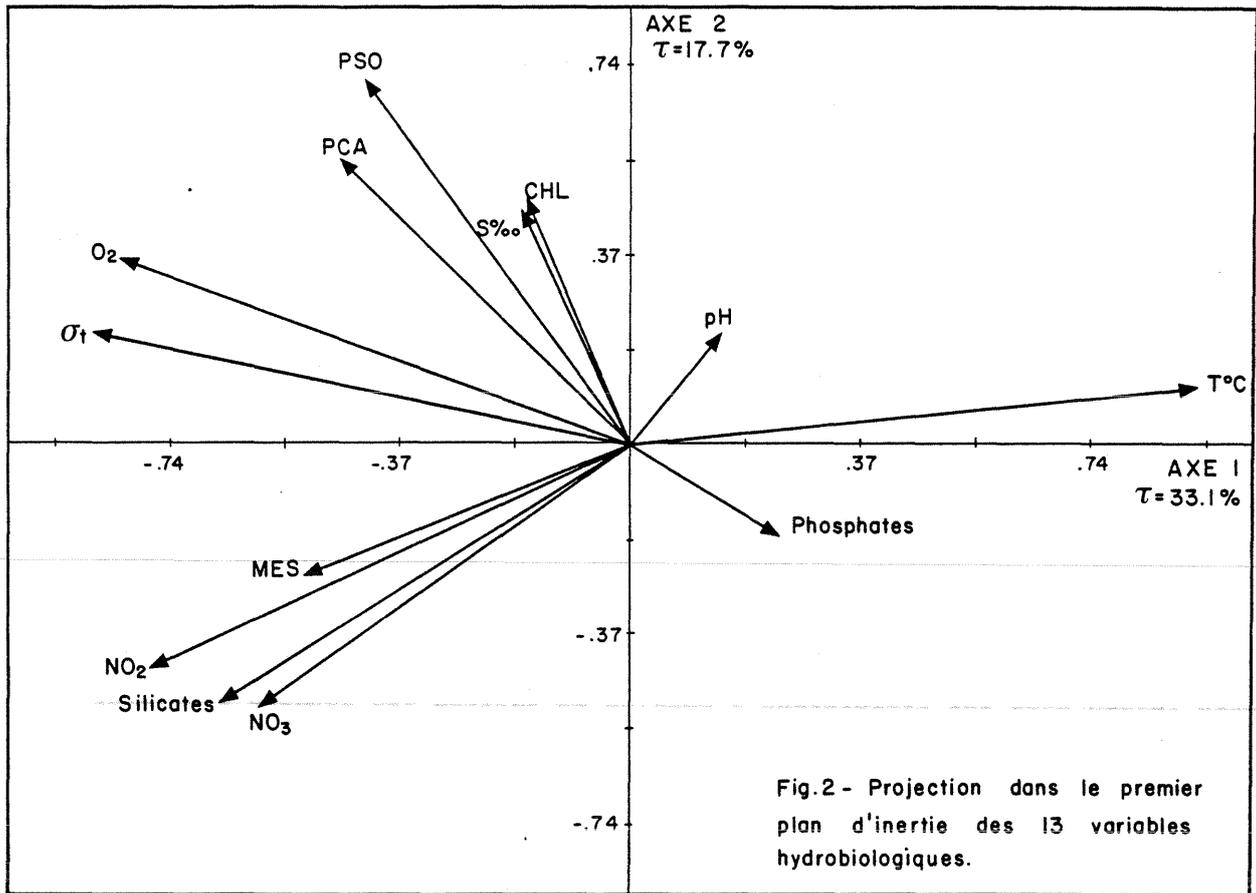
La séquence de choix qui vient d'être exposée conduit donc à retenir pour technique de description synthétique l'analyse en composantes principales normée, la matrice d'inertie étant la matrice des corrélations empiriques inter-variables.

## 1.2. PROBLEME DE L'EVENTUELLE ORIGINALITE DE LA PERIODE DE SURVEILLANCE.

Avant de dégager les caractéristiques intrinsèques de la période s'étendant de février 78 à juin 79, il est intéressant d'examiner si l'évolution des paramètres hydrobiologiques durant ce laps de temps est susceptible ou non d'aboutir à des résultats notablement différents de ceux obtenus pour les années précédentes.

### 1.2.1. Variables.

En conséquence, nous avons repris les données collectées durant les années 75 à 77, et nous avons retenu 48 stations (14 campagnes) pour chacune desquelles avaient été saisi l'ensemble des 13 variables suivantes :



Température	Nitrates	Matières en suspension	PSO
Salinité	Nitrites	Chlorophylle a	
Oxygène dissous	Phosphates	PCA	
pH	Silicates	$\sigma_t$	

La projection dans le plan des deux premiers axes d'inertie des vecteurs variables est présentée à la figure 2 ; on constate que ce plan n'induit entre eux qu'une assez mauvaise discrimination, du fait que l'axe I oppose la température à presque toutes les autres variables (contribution relative de l'axe I à la température : 83 %), sans pour autant que la température définisse exclusivement cet axe (contribution absolue : 19 %). Insistons cependant sur la logique de la configuration des variables :

La température apparaît négativement corrélée avec les sels nutritifs ( $\cos(\vec{T}, \vec{NO}_3) = -.76$  ;  $\cos(\vec{T}, \vec{NO}_2) = -.66$  ;  $\cos(\vec{T}, \vec{Silic.}) = -.53$ ), en particulier avec les formes inorganiques de l'azote. On sait en effet que la reminéralisation de la matière organique conduit aux nitrates (d'autant plus lentement que la température est basse), et que ceux-ci ne peuvent voir augmenter leur concentration dans le milieu que s'ils ne sont pas utilisés au fur et à mesure par le phytoplancton : leur accumulation ne peut donc surtout se produire que pendant les mois d'hiver.

La température est également négativement corrélée avec l'oxygène dissous ( $\cos(\vec{T}, \vec{O}_2) = -.79$ ), mais sans doute ceci ne tient-il pour d'essentiel qu'à la diminution de la solubilité du gaz lorsque la température augmente. Afin que la mesure de l'oxygène dissous n'apporte pas cette seule information triviale, est introduite dans l'analyse la variable PSO (pourcentage de saturation en oxygène dissous). Celle-ci se trouve relativement proche du PCA ( $\cos(\vec{PCA}, \vec{PSO}) = .32$ ), et cette proximité est principalement due aux fortes valeurs atteintes par le PSO en période de bloom (de l'ordre de 110 %), qui traduisent une production d'oxygène par photosynthèse non compensée par les processus de respiration.

L'axe I sépare donc la période estivale (températures maximales atteintes en août-septembre) des mois d'hiver, durant lesquels augmente la concentration des sels nutritifs dans le milieu. Mais l'examen de la nature des variables qui participent à la construction de cet axe conduit à atténuer l'apparente simplicité du résultat. Comme nous venons de l'indiquer, c'est en

hiver que la quantité d'oxygène dissous atteint ses plus fortes valeurs (contribution absolue à l'axe I : 15 % ; contribution relative de l'axe I à la variable : 65 %) ; il en est de même pour la densité  $\sigma_t$  (contribution absolue à l'axe I : 16 % ; contribution relative de l'axe I : 69 %). Ces deux paramètres variant en sens inverse de la température, on peut considérer que les variations de celles-ci contribuent, directement ou par l'intermédiaire de processus abiotiques, pour au moins 51 % à la construction de l'axe I. Quant aux valeurs de  $\sigma_t$ , elles sont par définition également gouvernées par la salinité, cette dernière pouvant être *a priori* considérée comme indépendante de la température. C'est ce qu'illustre la disposition de ces trois variables ( $\cos(\vec{S}, \vec{\sigma}_t) = .59$  ;  $\cos(\vec{T}, \vec{S}) = .10$ ).

Cette interprétation du premier axe sur la base d'arguments purement physiques doit toutefois être nuancée du fait de la non négligeable contribution des sels nutritifs, qui annoncent en même temps l'axe II, l'élaboration de ce dernier procédant pour une large part des phénomènes biologiques. L'influence des nitrites, nitrates et silicates sur les résultats de l'analyse est exprimée par le tableau suivant :

Variable	Contribution absolue de la variable à		Contribution relative à la variable de	
	l'axe I	l'axe II	l'axe I	l'axe II
Nitrites	14 %	8 %	60 %	18 %
Nitrates	8 %	12 %	36 %	27 %
Silicates	10 %	11 %	43 %	26 %

L'axe II identifie dans la direction des variables CHL, PCA et PSO les campagnes effectuées lors des poussées phytoplanctoniques de 1977 :

Variable	Contribution absolue de la variable à l'axe II	Contribution relative de l'axe II à la variable
Chlorophylle	10 %	24 %
PSO	21 %	49 %
PCA	14 %	31 %

Suivant ce même axe, ces variables se trouvent naturellement opposées aux sels nutritifs (nitrates en particulier) dont il vient d'être fait mention. Notons la situation particulière des phosphates inorganiques solubles, dont on sait qu'ils participent au pool des éléments nutritifs ; en tant que tels, ils devraient varier en sens inverse des indicateurs de l'activité biologique, mais cette opposition n'apparaît pas du tout évidente au vu de nos résultats ( $\cos(\overrightarrow{\text{Phosph.}}, \overrightarrow{\text{PCA}}) = -.33$  ;  $\cos(\overrightarrow{\text{Phosph.}}, \overrightarrow{\text{CHL}}) = -.13$ ). Le phénomène ne peut sans doute pas être correctement traduit par un simple coefficient de corrélation linéaire ; d'autre part, le phosphore suit un cycle sensiblement différent de celui de l'azote, ce qui peut expliquer la position originale de la variable par rapport aux autres sels.

La figure 3 montre les projections des vecteurs-variables sur le plan II-III : leurs proximités relatives dans ce sous-espace corroborent les remarques qui viennent d'être formulées, en ce qu'elles illustrent l'opposition entre indicateurs directs de l'activité phytoplanctonique et sels nutritifs. De plus, le pH qui ne contribuait pratiquement pas à la formation du plan I-II, apparaît bien caractérisé par l'axe III (contribution relative de l'axe III : 56 % ; contribution absolue du pH à l'axe III : 26 %). On s'attendrait à observer pour le pH des variations allant dans le même sens que celles du PCA, or ces deux vecteurs sont presque orthogonaux ( $\cos(\overrightarrow{\text{pH}}, \overrightarrow{\text{PCA}}) = .05$ ). Il apparaît ici hasardeux de tenter de relier de manière simple l'évolution du pH à l'activité biologique.

#### 1.2.2. Observations actives.

48 observations ont participé à l'analyse ; elles correspondent aux stations C, M, L et HZ visitées lors de 14 campagnes entre mars 75 et juillet 77. La distribution mensuelle (années confondues) de ces campagnes est la suivante :

- 2 en janvier : 2 x 4 stations en 77,
- 1 en février : 4 stations en 77,
- 1 en mars : 4 stations en 77,
- 1 en mai : 1 station en 77,
- 2 en juin : 4 stations en 75, 3 en 77,
- 1 en juillet : 2 stations en 77,
- 1 en août : 4 stations en 75,

- 1 en septembre : 4 stations en 76,
- 3 en octobre : 3 + 4 stations en 75, 4 en 76,
- 1 en novembre : 3 stations en 76.

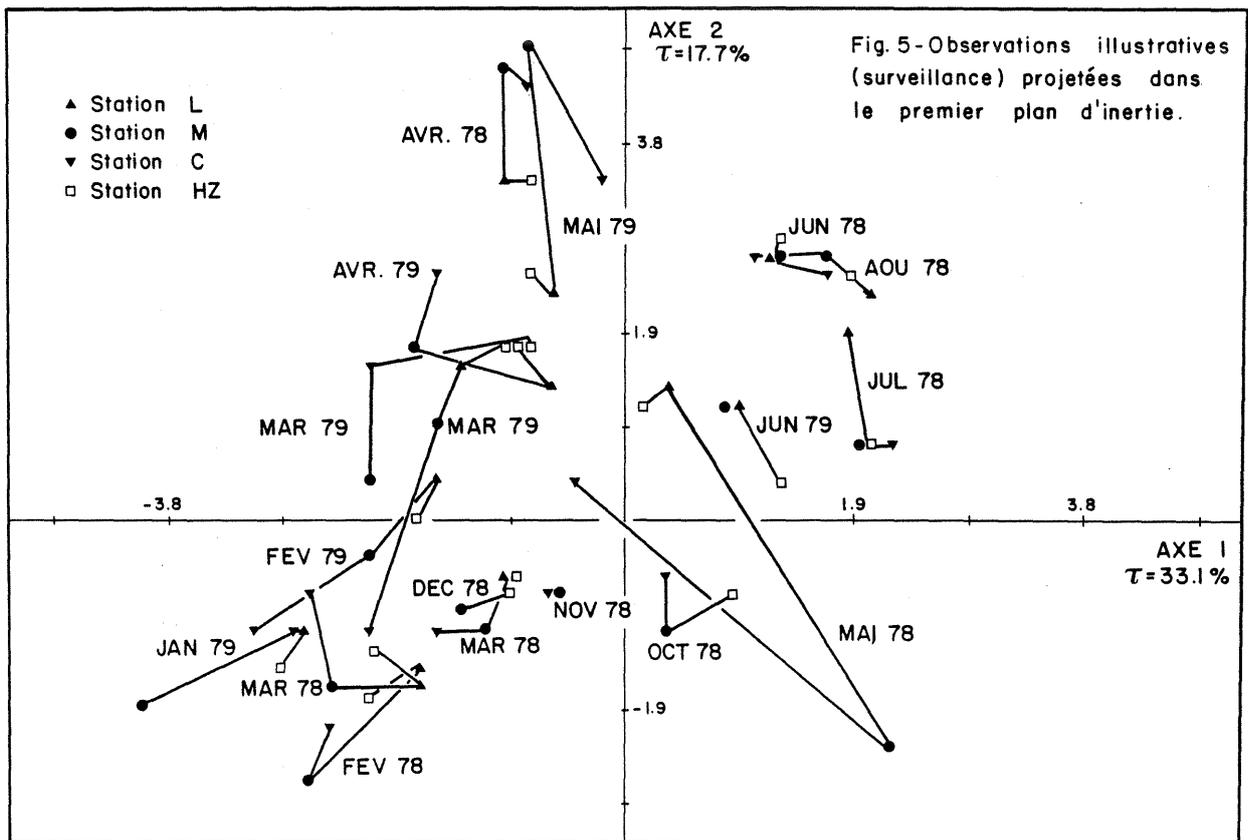
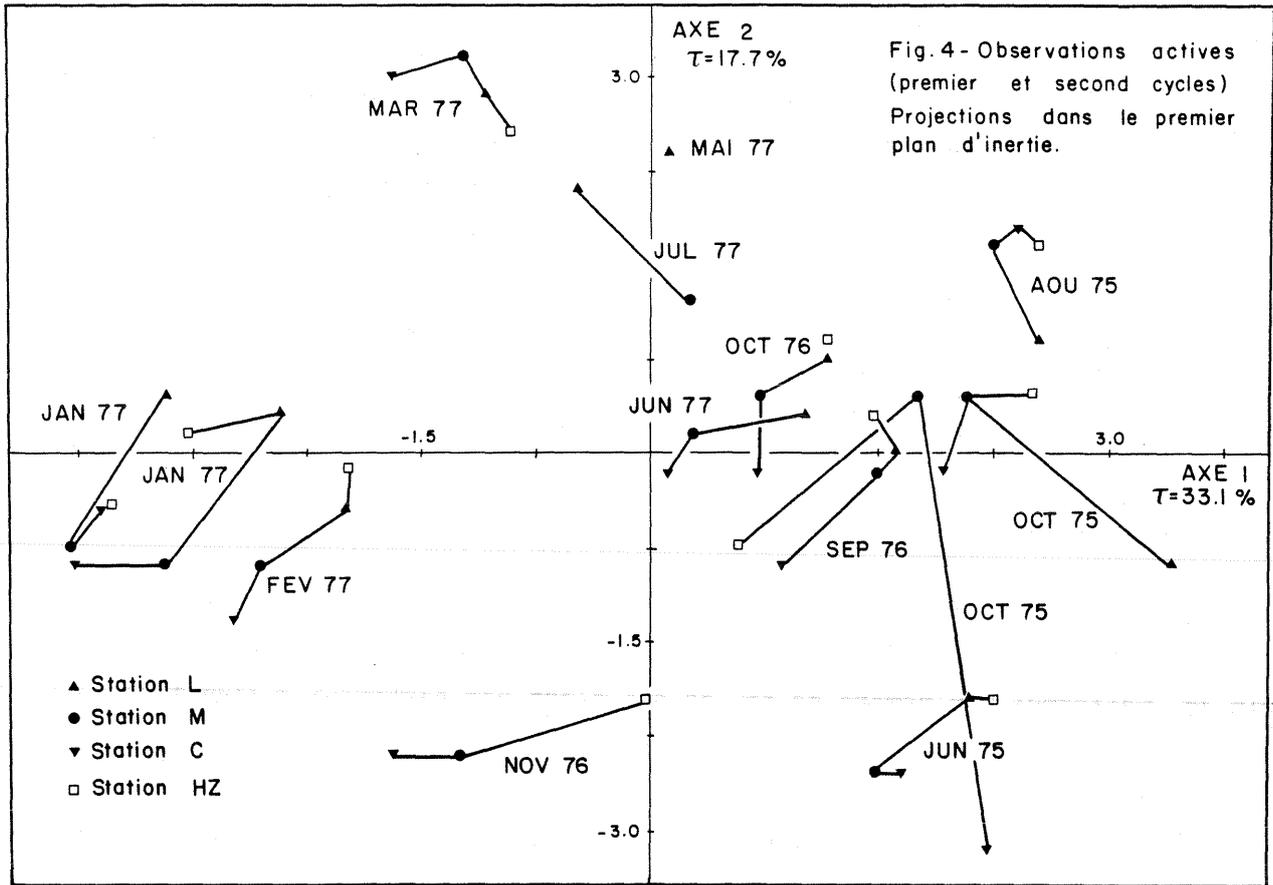
Si l'on examine la distribution mensuelle (années confondues) des stations :

mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
nombre d'observations (stations)	8	4	4	0	1	7	2	4	4	11	3	0

on relève un net déséquilibre dans les poids attribués aux différents mois : peu d'observations en début de printemps, nombreuses observations en automne ; à ce déséquilibre s'ajoute celui provoqué par la surreprésentation de l'année 77, qui rassemble presque la moitié des observations à elle seule, l'autre moitié se partageant à peu près équitablement entre 75 et 76. Cette non uniformité de la répartition des observations dans le temps est selon toute vraisemblance à mettre en relation avec la faible discrimination entre variables opérée par le premier plan d'inertie.

Les observations projetées dans ce plan sont présentées à la figure 4 ; si l'on se réfère à la configuration des variables dans l'espace dual, l'ordonnancement des points apparaît globalement cohérent. Deux résultats méritent cependant une attention plus particulière :

- Le premier concerne la hiérarchie des sources de variation : la variation saisonnière l'emporte sur la variation spatiale ; ce sont les campagnes qui s'individualisent en groupes de stations, et non l'inverse. Il convient toutefois de préciser qu'une assez forte hétérogénéité intra-campagne apparaît en octobre 75.
- Le second concerne les particularités de certaines campagnes : eu égard aux remarques faites à propos de la distribution temporelle des observations, la position des campagnes d'une année par rapport à celles des deux autres n'a pas valeur d'indice de tendance. Néanmoins, la position des stations de juin 75 fait figure d'anomalie. Si l'on se reporte d'une part au tableau des données, d'autre part à l'espace dual, on constate que cette situation est la conséquence d'une importante chute de la salinité (valeurs inférieures à 31 ‰), et donc de  $\sigma_t$ , alliée à une augmentation des

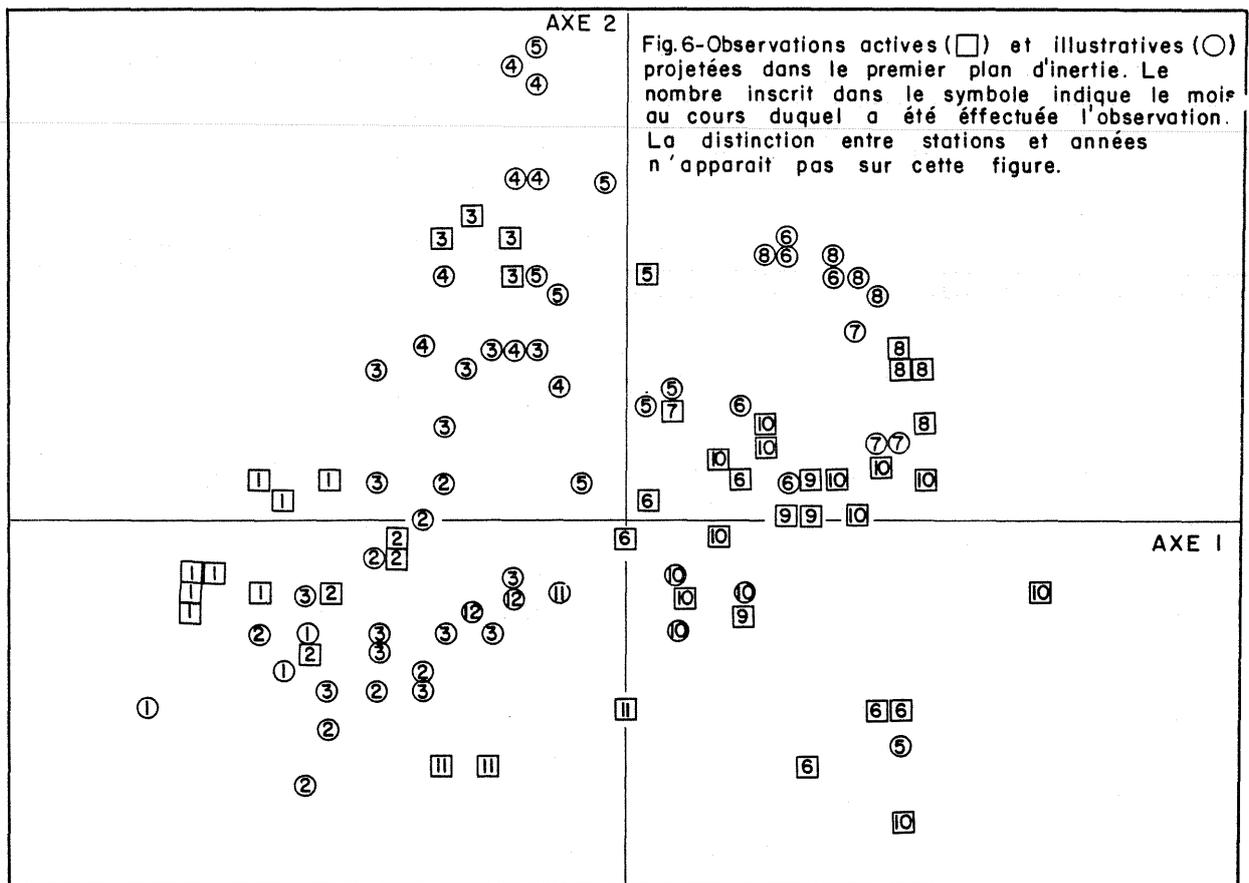


phosphates. Ce minimum printanier de la salinité en 1975 avait déjà été clairement mis en évidence (Etude écologique de Grave-lines - Rapport Final - Juin 1976), mais d'aussi faibles valeurs n'ont jamais été enregistrées depuis. Quant à la position excentrée de la station C de la première campagne d'octobre 75, elle s'explique par le faible score qu'elle réalise pour les variables oxygène dissous et PSO (respectivement  $2.8 \text{ ml.l}^{-1}$  et 50%), niveau exceptionnellement bas pour le site, et qui ne sera à nouveau atteint qu'à la station M en mai 78.

### 1.2.3. Observations illustratives.

L'analyse qui vient d'être conduite a défini un système d'axes où vont être maintenant placées les observations effectuées entre février 78 et juin 79. Celles-ci, au nombre de 65, et qui n'ont pas participé à l'analyse, sont désignées sous le vocable d'observations illustratives. Leur situation dans le premier plan d'inertie apparaît à la figure 5 ; la comparaison avec la figure 4 montre une relativement bonne superposition des mois homologues, principalement de ceux d'hiver et de début de printemps. Un examen plus fin de ces points supplémentaires appelle cependant certaines remarques :

- Le barycentre du nuage des points illustratifs ne coïncide pas exactement avec l'origine des axes, et semble décalé vers le 2<sup>ème</sup> quadrant ; on peut expliquer ce glissement : peu d'observations actives en mars-avril-mai, contre une part beaucoup plus importante des mêmes mois dans les observations illustratives. Ce phénomène est accentué par l'originalité confirmée du printemps 75, représenté par la campagne de juin.
- Sans remettre en cause ce que nous avons dit de la supériorité des variations inter-campagnes sur les variations inter-stations (intra-campagne), notons que quelques structures spatiales émergent en 1979 : par exemple celle du 13 mars, marquée par un net gradient au long de la radiale. Nous y reviendrons au chapitre suivant.



#### 1.2.4. Conclusion.

La période de surveillance ne paraît pas présenter de caractères originaux par rapport à ceux mis en évidence au cours des études antérieures (premier et second cycles). Cette similitude globale est illustrée par la figure 6, qui montre dans le premier plan d'inertie l'imbrication des points actifs et illustratifs. Ne s'y individualise que le printemps 75, principalement caractérisé par une dessalure affectant l'ensemble du site.

Rappelons toutefois que les observations actives sélectionnées ne représentent qu'une fraction des stations échantillonnées lors des premier et second cycles, ce qui peut entacher d'un caractère partiel cette conclusion. Nous verrons néanmoins que les commentaires généraux relatifs à l'évolution des variables hydrobiologiques s'appliqueront dans leur ensemble aux résultats de l'étude détaillée qui va suivre.

#### 1.3. EVOLUTION DES PARAMETRES HYDROBIOLOGIQUES DE FEVRIER 78 A JUIN 79.

Le présent chapitre est centré sur l'étude des caractéristiques intrinsèques de la période de surveillance : ce sont les observations effectuées au cours de celle-ci qui vont maintenant définir (dans l'espace des variables) le système d'axes dans lequel leur image sera optimale.

##### 1.3.1. Sélection des observations et des variables.

Une première analyse effectuée sur 65 observations a abouti à une configuration écrasée de l'ensemble des points, la station C du 13 mars 79 se trouvant complètement excentrée (principalement à cause d'une faible valeur de la salinité : 31.851 ‰). Cette observation a donc été éliminée du tableau sur lequel portera l'analyse.

La répartition temporelle des campagnes (années 78 et 79 confondues) est présentée ci-dessous :

- 1 en janvier (4 stations en 79),
- 2 en février (4 stations en 78, 4 en 79),
- 4 en mars (2 x 4 stations en 78, 2 x 3 en 79),
- 2 en avril (4 stations en 78, 4 en 79),

- 2 en mai (4 stations en 78, 4 en 79),
- 2 en juin (4 stations en 78, 3 en 79),
- 1 en juillet (4 stations en 78),
- 1 en août (4 stations en 78),
- 1 en octobre (3 stations en 78),
- 1 en novembre (2 stations en 78),
- 1 en décembre (2 stations en 78).

La distribution mensuelle des 64 observations retenues est donc la suivante :

mois :	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
nombre d'observations :	4	8	14	8	8	7	4	4	0	3	2	2

En comparant avec l'analyse précédente, on note un net accroissement de la quantité d'information disponible pour le printemps et la fin de l'hiver ; conjointement, un poids moins important est accordé à la période automnale. Nous verrons que cette situation, en quelque sorte symétrique de celle précédemment rencontrée, n'est pas sans conséquence au niveau de la part prise dans l'interprétation des résultats par la dynamique du peuplement phytoplanctonique.

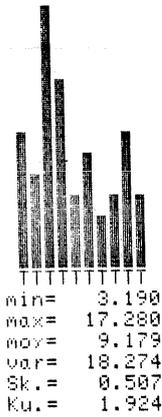
Pour ce qui concerne les variables, les 13 considérées jusqu'à présent sont ici maintenues. S'y ajoute une autre forme inorganique de l'azote : les ions ammonium. Les profils des distributions des mesures réalisées sur les 14 variables pendant la période de surveillance sont représentés par les histogrammes de la figure 7. Leur allure peut en général être grossièrement tenue pour unimodale, exception faite pour la température, les silicates et dans une moindre mesure les nitrates, qui apparaissent plutôt présenter deux modes principaux. Si pour la température on exclut l'hypothèse d'une rapide variation lors du passage des valeurs d'un mode à celles de l'autre, on peut expliquer le creux observé pour les valeurs intermédiaires par le relatif sous-échantillonnage des mois d'automne. Cette explication ne vaut que partiellement pour les nitrates, dont les variations temporelles sont beaucoup moins régulières : diminution rapide de leur concentration en avril-mai 78 (mai-juin en 79), qui ne recommence à augmenter qu'en octobre. A la limite, on perdrait peu d'information en représentant les nitrates par une variable discrète à trois états ( $[NO_3^-] > 10 \mu\text{at.g.l}^{-1}$  ;  $1 < [NO_3^-] \leq 10 \mu\text{at.g.l}^{-1}$  ;

Fig. 7

\*\*\*\*\*  
 \* DISTRIBUTIONS DES VARIABLES \*  
 \*\*\*\*\*

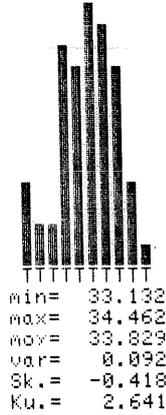
L'ensemble des valeurs prises par chacune des variables est partitionné en 10 classes d'égale amplitude. Le centre de la 1ère classe est égal à la valeur minimale; celui de la dernière à la valeur maximale. Sk.: Skewness; Ku.: Kurtosis

VARIABLE NUMERO 1



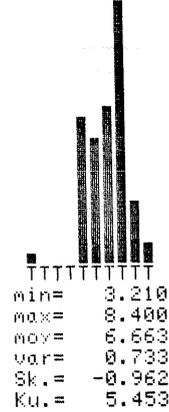
TEMPERATURE (°C)

VARIABLE NUMERO 2



SALINITE (‰)

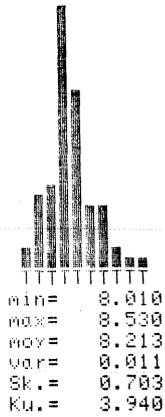
VARIABLE NUMERO 3



OXYGENE DISSOUS (ml/l)

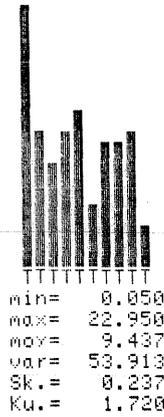
=====

VARIABLE NUMERO 4



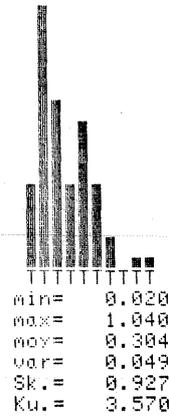
pH

VARIABLE NUMERO 5



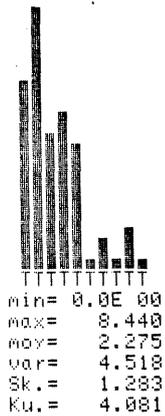
NITRATES ( $\mu\text{atg/l}$ )

VARIABLE NUMERO 6



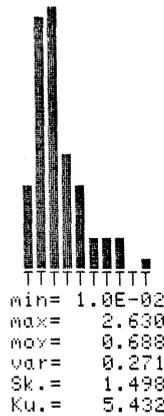
NITRITES ( $\mu\text{atg/l}$ )

VARIABLE NUMERO 7



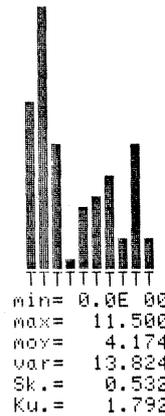
AMMONIAQUE ( $\mu\text{atg/l}$ )

VARIABLE NUMERO 8



PHOSPHATES ( $\mu\text{atg/l}$ )

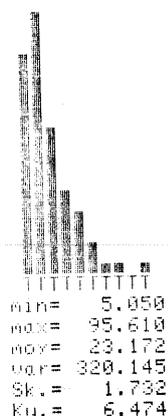
VARIABLE NUMERO 9



SILICATES ( $\mu\text{atg/l}$ )

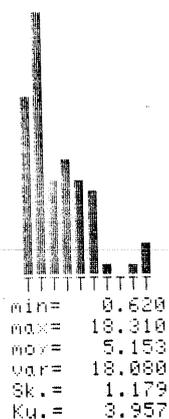
Fig.7 (suite)

VARIABLE NUMERO 10



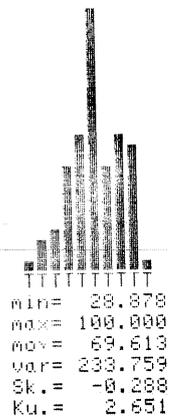
**MATIERES EN SUSPENSION (mg/l)**

VARIABLE NUMERO 11



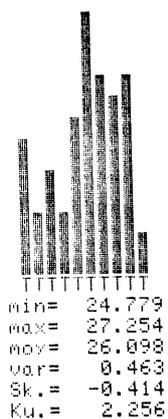
**CHLOROPHYLLE a (mg/l)**

VARIABLE NUMERO 12



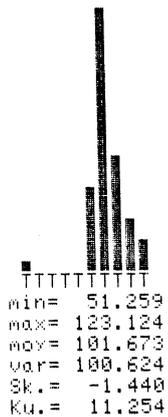
**CHLOROPHYLLE ACTIVE (%)**

VARIABLE NUMERO 13



**σ†**

VARIABLE NUMERO 14



**SATURATION EN OXYGENE DISSOUS (%)**

TTTTTTTTT

**Fig. 7 (suite)**

$[NO_3^-] \leq 1 \text{ mat.g.l}^{-1}$ ) caractéristiques respectivement de l'hiver, du printemps + automne, et de l'été. Quoique plus erratiques, les variations des silicates peuvent être décrites de façon analogue.

Ajoutons que les mesures des paramètres physiques (température, salinité,  $\sigma_t$ ) se répartissent à peu près symétriquement autour de leurs valeurs moyennes. Au contraire, les paramètres dont les variations ont pour cause directe ou indirecte le développement du plancton montrent généralement un profil de distribution dissymétrique ( $\text{skewness} > 0$ ), qui traduit la brièveté (temporelle) des phénomènes les plus intenses (expressions consacrées : "bloom" phytoplanctonique, "pic" de zooplancton par exemple).

### 1.3.2. Mise en évidence du cycle annuel.

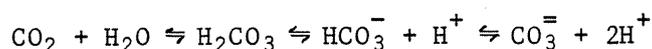
La figure 8, qui représente la double projection des observations et des variables dans le premier plan d'inertie, montre que leur configuration obéit à la même logique que celle évoquée au chapitre précédent, ce qui conforte l'hypothèse de la similitude entre période de surveillance et premier et second cycles. Nous ne répèterons donc pas les interprétations déjà proposées, qui dans leurs grandes lignes s'appliquent encore parfaitement ici. Certains compléments doivent toutefois être apportés, et plusieurs différences soulignées.

La source majeure de variation, qui engendre l'axe I, n'est plus cette fois directement attribuable à des processus purement physiques, mais provient principalement de l'opposition des paramètres PCA, CHL, pH, PSO aux sels nutritifs, clairement quantifiée par les cosinus des angles entre vecteurs représentatifs de ces deux lots de variables dans  $\mathbb{R}^N$  :

CHL	.48							
PCA	.44	.56						
pH	.56	.59	.65					
$NH_4^+$	-.46	-.45	-.35	-.45				
$NO_2^-$	-.45	-.42	-.52	-.52	.60			
$NO_3^-$	-.30	-.28	-.51	-.68	.24	.45		
Silicates	-.36	-.54	-.70	-.76	.55	.71	.81	
	PSO	CHL	PCA	pH	$NH_4^+$	$NO_2^-$	$NO_3^-$	

Dans le détail, les proximités relatives de ces variables sont loin d'être fortuites : ainsi, dans le sous-espace (plan I-II) de l'espace  $\mathbb{R}^P$  des variables, les observations se répartissent en gros le long d'une courbe fermée, leur succession chronologique s'effectuant dans le sens rétrograde (figure 8) ; et l'on observe la succession dans le même sens des variables ammonium-nitrites-nitrates dans le sous-espace (dual) de  $\mathbb{R}^N$ . Cette configuration est conforme au déroulement de la minéralisation des déchets organiques, dont le premier stade est l'ammoniaque, et qui se continue par les nitrites, puis les nitrates.

Quant au PCA, si l'on admet qu'il est un bon indicateur de l'activité photosynthétique, sa liaison au pH s'explique ainsi : le phytoplancton se comporte comme un puits de  $\text{CO}_2$  (en même temps qu'une source d' $\text{O}_2$ ) pendant la photosynthèse, et déplace donc vers la gauche l'équilibre :



déplacement qui se traduit par une augmentation de pH.

Si l'on compare avec les résultats fournis par l'analyse des premier et second cycles, la discrimination entre variables apparaît bien meilleure ; l'axe I en particulier n'apparaît plus ici comme un facteur de taille. De plus, c'est la construction de l'axe II qui cette fois relève pour une large part de variables conservatives (température, salinité), ou dont le bilan global apparaît sur ce site peu dépendant de l'activité biologique (oxygène dissous). Cette inversion de la définition des premier et deuxième axes d'inertie tient probablement à l'inversion que nous avons soulignée plus haut dans la distribution saisonnière des observations.

L'examen de la figure 8 montre enfin la prépondérance de la variation temporelle sur la variation spatiale. A cet égard, la campagne du 21 mai 78 apparaît tout à fait particulière, du fait de la position excentrée de la station M. La référence au tableau des données montre pour cette observation une très faible valeur d'oxygène dissous, et par là même du PSO (c'est cette observation qui s'individualisait pour ces deux variables sur les histogrammes de la figure 7). Sans doute ne s'agit-il que d'une mesure erronée, car cette réduction de la quantité d'oxygène n'entraîne pas de modification des valeurs des autres paramètres, et une telle indépendance entre variables n'est guère concevable.

Fig. 8 - Projection simultanée des observations et des variables dans le premier plan d'inertie. Une représentation équilibrée est obtenue en appliquant aux coordonnées des observations le coefficient  $\sqrt{N/P}$

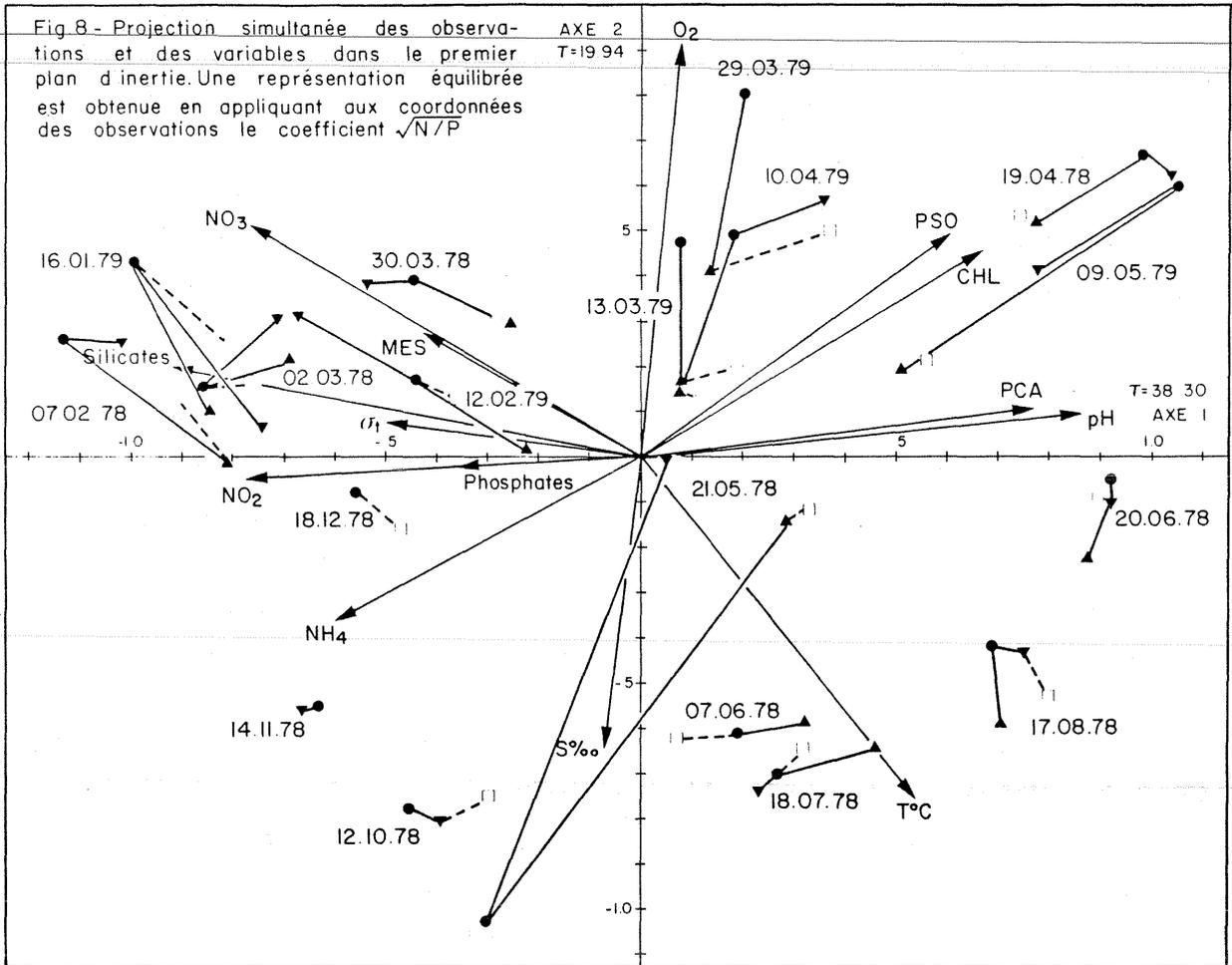
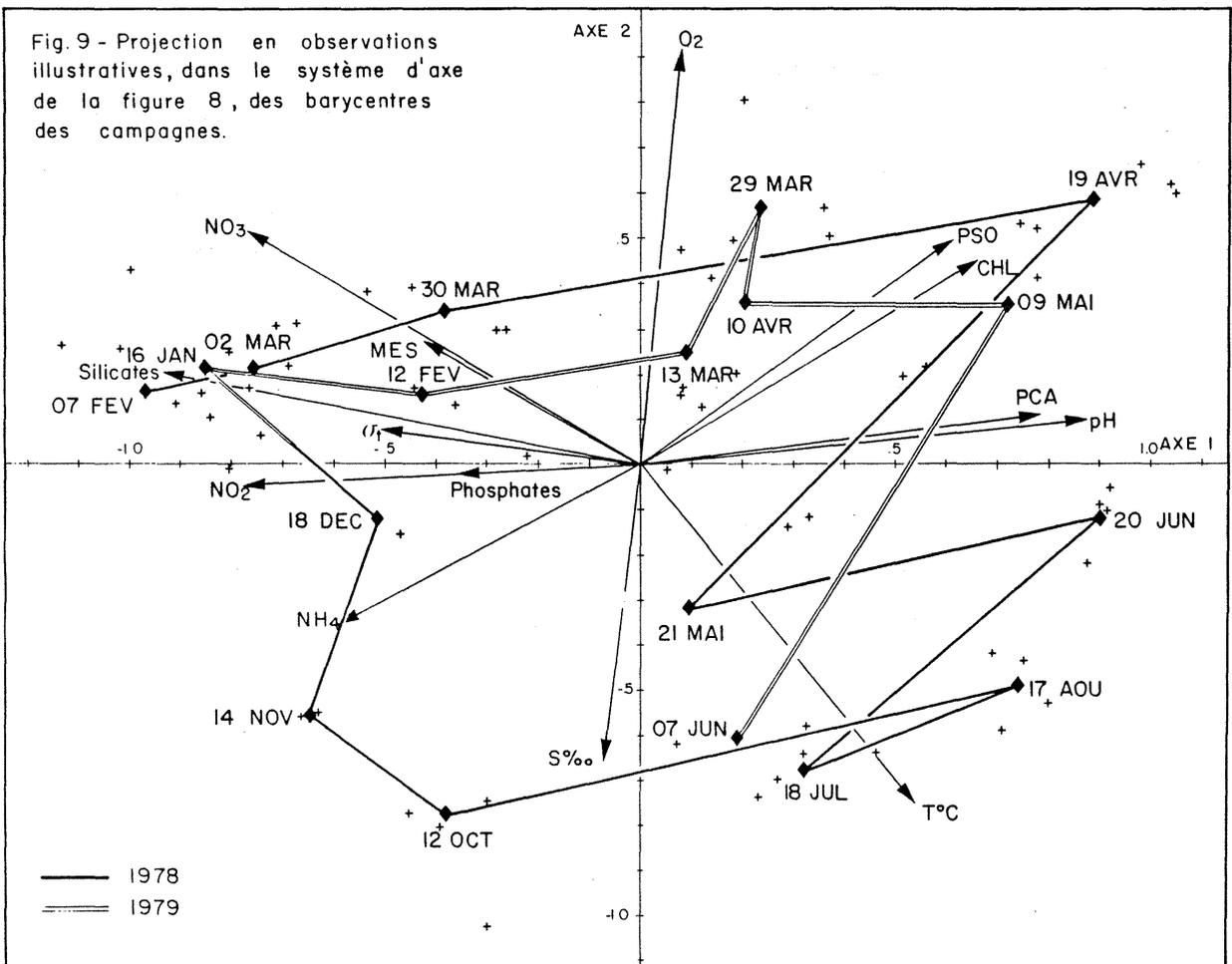


Fig. 9 - Projection en observations illustratives, dans le système d'axe de la figure 8, des barycentres des campagnes.



Dans les autres cas, les stations échantillonnées lors d'une même campagne demeurent bien groupées, plus rapprochées en été et automne qu'en hiver ou qu'au printemps : actuellement, l'évolution des paramètres hydro-biologiques du point "hors zone" HZ n'apparaît pratiquement pas différer de celle des stations de la radiale.

Afin d'obtenir une image claire du cycle annuel, nous présentons à la figure 9 la projection en observations illustratives (dans le système d'axes qui vient d'être défini) des barycentres des campagnes. Cette procédure se justifie dans la mesure où, comme nous venons de l'indiquer, le premier plan met beaucoup plus en évidence la variation inter-campagnes que les variations intra-campagne. Cette figure montre une similarité dans la succession des points pour les campagnes de 78 et du premier semestre 79, mais aussi un déphasage entre les deux années pour certains mois homologues. Au début du printemps par exemple, l'augmentation des paramètres biologiques (CHL, PCA) et des variables qui leur sont liées (PSO, pH) intervient plus tôt en 79 qu'en 78, avec une avance de l'ordre du mois. L'une des explications possibles serait celle d'un réchauffement plus précoce ; mais la référence aux données disponibles nous amène à rejeter cette hypothèse, car les températures du premier semestre 79 sont systématiquement plus faibles que celles enregistrées au cours des mois correspondants en 78. D'autre part, si les concentrations en sels nutritifs sont plus élevées au début de l'année 78 qu'en début 79 (ce qui va dans le sens d'une accentuation du décalage observé suivant le premier axe), leurs variations ne reproduisent pas le phénomène : la chute de concentration intervient dans la première quinzaine d'avril en 78, c'est-à-dire à peu près au même moment qu'en 79 (entre début avril et début mai).

Ces constatations nous conduisent à insister sur la prudence avec laquelle doit être accueilli le déterminisme dans l'interprétation des résultats présentés ici, eu égard au caractère nécessairement fragmentaire des données : l'emprise spatiale du réseau d'échantillonnage devant Gravelines est très inférieure à l'étendue du système qui gouverne l'évolution des paramètres mesurés, hiatus auquel s'ajoute celui relatif aux échelles temporelles. Nous ne dégageons dans ce rapport que les grandes tendances observées sur le site, et certains écarts à cette référence peuvent échapper à toute formalisation explicative, n'ayant ainsi valeur que de résidus ; nous entendons par là que l'information nécessaire pour leur compréhension n'aura pas été saisie par le protocole retenu.

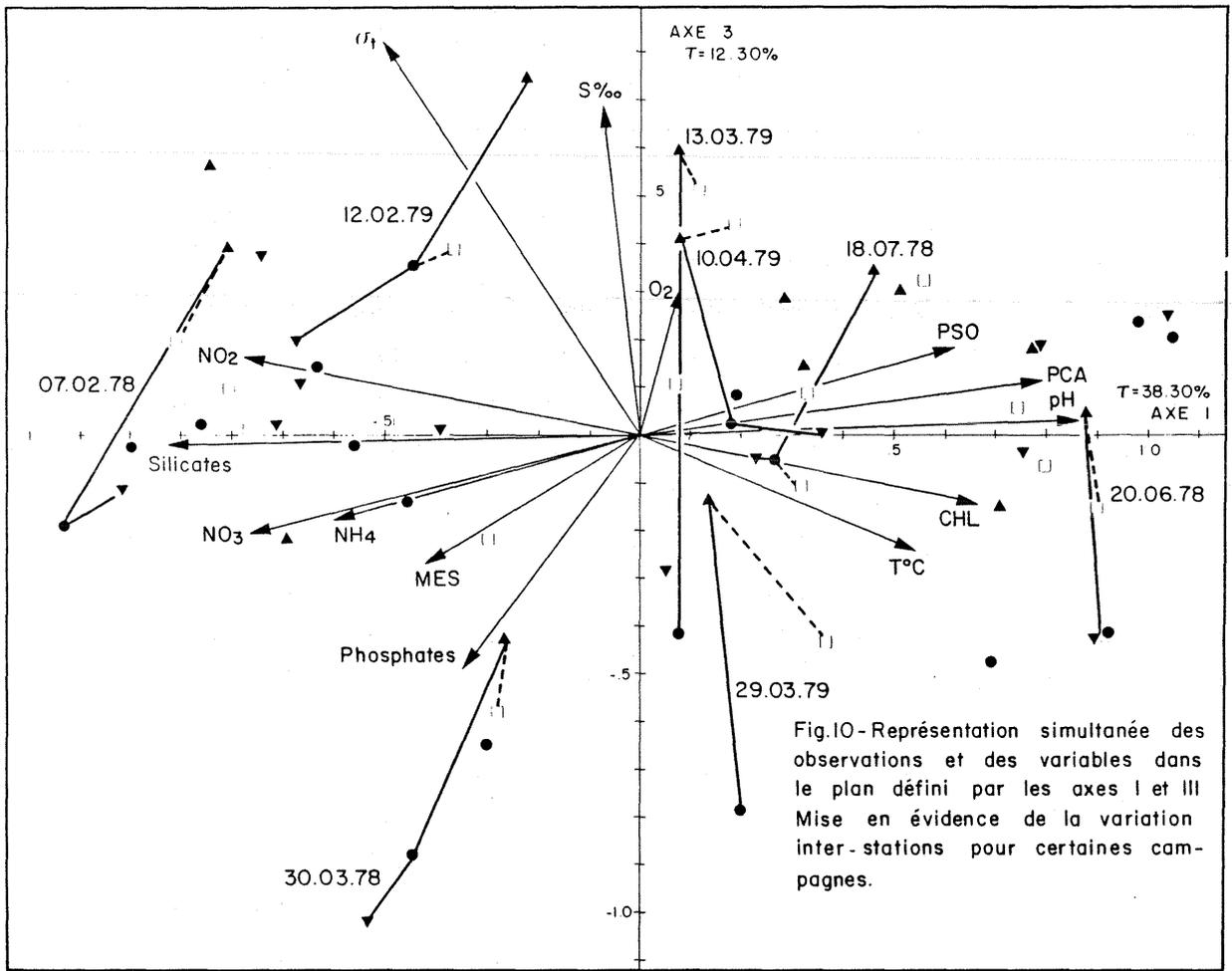


Fig.10- Représentation simultanée des observations et des variables dans le plan défini par les axes I et III. Mise en évidence de la variation inter-stations pour certaines campagnes.

### 1.3.3. L'hétérogénéité spatiale.

Dans la présentation des résultats, nous avons jusqu'à présent fait référence à une hiérarchie des sources de variation : nous avons en particulier souligné la prépondérance de la variation temporelle. Ce classement pouvant prêter à ambiguïté, nous allons ici définir le point de vue selon lequel il doit être compris.

Supposons que l'on partitionne la variance totale du tableau des données en variances inter- et intra-campagnes ; il est possible que celle-ci l'emporte sur celle-là. Mais l'analyse d'inertie va privilégier dans l'ensemble des variations celles pour lesquelles existent des liaisons entre paramètres (tenant par exemple à l'alternance saisonnière), liaisons quantifiées par de fortes valeurs absolues des corrélations inter-variables. Si dans le même temps la variation intra-campagne n'apparaît que comme une somme de variations (éventuellement importantes) de paramètres indépendants, elle ne constituera qu'un bruit de fond exprimé par un ordonnancement plus ou moins aléatoire des stations dans les axes les moins "explicatifs".

Lorsque nous parlons de hiérarchie des sources de variation, nous sous-entendons donc implicitement qu'il s'agit de celle établie par les premiers axes d'inertie, repère dans lequel apparaît la typologie la plus cohérente des observations compte tenu des relations entre variables.

Outre la mise en évidence du cycle saisonnier, l'analyse des paramètres hydrobiologiques montre que pour certains d'entre eux s'établit parfois un gradient de la côte vers le large. Le phénomène est illustré à la figure 10, où ne sont individualisées que les campagnes pour lesquelles il est le plus net (au printemps et à la fin de l'hiver). En moyenne, les eaux de la station L sont alors plus salées (et plus denses) qu'en C. La concentration des phosphates est souvent plus élevée à la côte qu'au large, sans que cette opposition soit aussi régulière que la précédente.

Quant au point "hors-zone" (station HZ), dont nous avons vu que les caractéristiques sont semblables à celles de la radiale C-M-L, il apparaît en général plus proche de la station L, surtout lorsque le site est (du point de vue spatial) le plus hétérogène.

#### 1.4. CONCLUSION.

Nous retiendrons les deux résultats les plus généraux mis en évidence dans ce chapitre :

- Tout d'abord, on peut appliquer aux variations de l'ensemble des paramètres la notion de cycle. Et bien que dans le détail il soit possible de relever chaque année des écarts à ce processus moyen, ce dernier devrait pouvoir constituer une référence valide dans laquelle il est légitime d'inclure le premier cycle de la période de surveillance.
  
- Insistons aussi sur le caractère non artéfactuel des structures dégagées par l'analyse, qui ont été reproduites pour un grand nombre de transformations appliquées aux variables (transformations "écrasant" plus ou moins les fortes valeurs, ou même remplacement des mesures par des classements) : les configurations obtenues restent les mêmes, à d'infimes modifications près.

CHAPITRE II - PHYTOPLANCTON

- 2.1. Spécificité du problème.
- 2.2. Evolution du cortège floristique entre 1974 et 1977.
  - 2.2.1. Sélection des variables et des observations.
  - 2.2.2. Résultats de l'analyse des correspondances.
  - 2.2.3. Situation de la période de surveillance par rapport aux deux premiers cycles d'étude.
- 2.3. Etude détaillée des variations du peuplement phytoplanctonique entre février 78 et juin 79.
  - 2.3.1. Elaboration du tableau soumis à l'analyse.
  - 2.3.2. Premier résultat : la variabilité interannuelle.
  - 2.3.3. Second résultat : les variations inter-campagnes.
- 2.4. Conclusion.

## 2.1. SPECIFICITE DU PROBLEME.

L'établissement d'un état de référence du peuplement phytoplanctonique se heurte à des difficultés engendrées par la qualité de l'information contenue dans les dénombrements spécifiques, variables qui offrent un caractère nettement original en regard de celles étudiées dans les autres "compartiments" du domaine pélagique. Ainsi n'a-t-on plus affaire, comme c'était le cas avec les paramètres hydrologiques, à des séries de mesures dont la variation apparaît le plus souvent régulière (à l'échelle de l'observation), et dont l'amplitude a elle même manifesté, en conditions non perturbées, une certaine constance au cours des différentes années. Lorsque nous aborderons le zooplancton, nous verrons que l'on retrouve en partie cette relative stabilité dans la cinétique des populations.

La dynamique du cortège floristique obéit à un comportement très différent. Tout d'abord, si l'on se réfère toujours à la période 1974-78, on constate que la séquence des espèces dominantes ne se maintient pas nécessairement d'une année à l'autre : ou bien une espèce dominante à un moment donné d'une année ne l'est plus à aucun moment de l'année suivante ; ou bien elle se retrouve dominante, mais à un instant différent.

En second lieu, la sensibilité des populations de Diatomées (pour ne parler que de celles-ci) aux modifications physico-chimiques de l'environnement s'exprime par une réponse de type fondamentalement opportuniste : un développement local (dans le temps et/ou l'espace) de conditions favorables (entre autres : valeurs de la température et de l'intensité lumineuse proches des optima pour une ou plusieurs espèces, disponibilité en éléments nutritifs, stabilité de la colonne d'eau) entraîne un accroissement explosif du nombre des algues. Et cette relative absence d'inertie n'est évidemment pas sans conséquences au niveau de l'exploitation des prélèvements réalisés devant Gravelines (ceci vaut également pour les autres sites étudiés en Manche). Si l'on s'en tient par exemple au facteur temps, le problème majeur provient du hiatus qui existe entre d'une part la durée de l'intervalle séparant deux échantillonnages successifs (de l'ordre de la quinzaine de jours à un mois), et d'autre part la soudaineté des changements quantitatifs intervenant dans la flore planctonique (de l'ordre du jour à quelques jours). Autrement dit, quelle information extraire de données saisies selon une maille temporelle le plus souvent supérieure à celle selon laquelle se produisent les phénomènes étudiés ?

Encore ne venons nous d'envisager la question d'une disharmonie entre protocole et objet d'étude que d'un point de vue temporel, mais elle mérite également d'être posée du point de vue spatial : l'hétérogénéité dans la répartition des paramètres physico-chimiques du milieu à un instant donné est susceptible d'être rapidement répercutée par le phytoplancton ; cependant, le maintien et l'accentuation du phénomène au niveau producteurs primaires est entre autres tributaire d'une certaine stabilité de la structure hydrologique (existence d'une stratification par exemple). Nous devons donc supposer qu'en général cette situation n'est pas celle du site de Gravelines, et que le brassage des eaux est suffisant pour atténuer, à défaut de contenir, les phénomènes de microdistribution de la flore planctonique.

Il demeure, d'après ce qui vient d'être rappelé, que l'emploi de la pleine précision des dénombrements spécifiques pour l'étude descriptive des populations phytoplanctoniques nécessite une grande prudence. Prenons un exemple : à un comptage précis de l'effectif d'une espèce responsable d'un bloom est associée une incertitude due pour une large part à la position de l'instant de prélèvement par rapport au déroulement du bloom lui-même ; ce dernier peut en effet apparaître, se développer puis disparaître entre deux campagnes d'échantillonnage, et il n'est guère possible, lors de la détection du phénomène, de décider si l'on se trouve à son début, son apogée ou sa fin. Or, entre ces différentes étapes, les effectifs peuvent varier de plusieurs ordres de grandeur.

Le problème consiste donc à ne retenir que la part écologiquement pertinente de l'information qui servira de support à l'approche descriptive. Plusieurs solutions peuvent être adoptées, mais nous n'en évoquerons ici que deux car leur différence de nature suffit à illustrer la pluralité des choix envisageables.

La première intégrerait une connaissance supposée de la variabilité des comptages. Concrètement, on restituerait à chaque mesure sa dimension stochastique, en élaborant par exemple un modèle plausible de sa distribution de probabilité. Il serait alors nécessaire d'établir préalablement un ensemble d'hypothèses dont la formulation et la validation demeurent délicates.

Compte tenu de ces difficultés, nous avons choisi de construire le tableau des données soumis à l'analyse en affectant les différents effectifs observés pour chacune des variables (espèces) à un nombre limité de classes : on ne retient alors que la position de la variable par rapport à quelques seuils. Une démarche similaire, appliquée à des comptages de zooplancton, a été proposée par FRONTIER (1969, 1974), FRONTIER et IBANEZ (1974), et IBANEZ (1974), qui ont traité par analyse en composantes principales des tableaux de cotations d'abondance. Nous utiliserons ici une technique de description synthétique différente de celle présentée par ces auteurs : dans un premier temps nous transformerons le tableau des données en un tableau logique, lequel sera dans un deuxième temps résumé par l'analyse des correspondances. Rappelons que c'est suivant cette méthode que DESSIER et LAUREC (1978) ont décrit le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire ; l'affectation de comptages de cellules à des modalités logiques a également été employée par LAUREC *et al.* (1979) pour décrire le peuplement phytoplanctonique de Paluel.

Illustrons le principe du codage à l'aide d'un exemple, et considérons pour cela les deux Diatomées *Asterionella japonica* et *Paralia sulcata* ; de 1974 à 1977 ont été enregistrés pour la première des effectifs compris entre 0 et  $4 \cdot 10^8$  cellules par 1/10 de  $m^3$ , et entre 0 et  $5 \cdot 10^6$  cellules par 1/10 de  $m^3$  pour la seconde. On détermine la valeur médiane de l'ensemble des effectifs d'*A. japonica*, puis l'on partitionne cet ensemble en deux classes : celle regroupant les valeurs inférieures ou égales à la médiane (absences incluses, l'espèce n'ayant pas été recensée sur le site que durant le mois d'août 75, ainsi qu'au mois de juillet 75 à la station L), et celle rassemblant les valeurs supérieures. Le domaine de variation des comptages s'exprime alors selon deux modalités qui constituent des intervalles consécutifs non empiétant et sensiblement équiprobables. Eu égard aux remarques formulées plus haut, nous ne retenons donc pas chaque comptage en tant que tel, mais seulement sa situation par rapport à un indicateur central de la distribution des résultats pour l'espèce considérée. Le principe adopté pour *P. sulcata* est le même, à ceci près que la fréquence d'apparition de l'événement "l'espèce est absente" justifie la création d'une classe pour les effectifs nuls, les deux autres classes étant séparées par la médiane des effectifs non nuls.

On définit donc deux modalités A1 ( $\leq$  médiane) et A2 ( $>$  médiane) pour la variable ASTE JAP, et trois pour la variable PARA SUL (P1 : absente ; P2 :  $\leq$  médiane ; P3 :  $>$  médiane). D'où la construction du tableau logique :

	ASTE	JAP	PARA	SUL	
	A1	A2	P1	P2	P3
Pour la ième observation :	0	1	1	0	0

l'effectif de la première espèce est supérieur à la médiane.

la deuxième espèce est absente.

Un tel codage est dit disjonctif (les diverses modalités d'une même espèce s'excluent mutuellement) et complet (à toute observation correspond une modalité pour chaque espèce).

## 2.2. EVOLUTION DU CORTEGE FLORISTIQUE ENTRE 1974 ET 1977.

### 2.2.1. Sélection des variables et des observations.

L'étude systématique du microplancton (limite inférieure : environ 10  $\mu$ ) sur le site de Gravelines a conduit au recensement d'environ 150 espèces de Diatomées, d'une vingtaine d'espèces de Chlorophycées et d'une quarantaine de Dinoflagellés. Il convient également de mentionner le genre *Phaeocystis* (Flagellé), dont les colonies atteignent parfois une densité telle qu'elles colmatent les filets à plancton (vide de maille : 80 et 200  $\mu$ ) ; ainsi, pour la campagne du 2 juillet 75, BOUGARD (1976) estime à  $80 \cdot 10^6$  le nombre de cellules par litre.

L'analyse qui va suivre ne repose pas sur la totalité des unités taxinomiques. Nous avons sélectionné les variables d'après la liste des principales espèces susceptibles de résumer au mieux l'évolution du peuplement (Etude Ecologique de Projet - Site de Gravelines, 2ème cycle - Rapport Général CNEOX / IBMRW - Oct. 1977). Les espèces (ou genres) retenus, ainsi que leurs modalités logiques, sont présentés au tableau I.

Une remarque s'impose à propos des *Thalassiosira* et des *Chaetoceros* : les déterminations allant jusqu'à l'espèce ne peuvent être tenues pour fiables qu'à partir du second cycle d'étude (1976-77). Etant donné que nous nous intéressons également ici aux années antérieures (1975 en particulier), nous avons du, pour raison d'homogénéité, ne pas descendre au-dessous du niveau générique.

Variable	Position taxinomique	Identificateur	Modalités logiques
<i>Asterionella japonica</i>	Diatomée pennée	ASTE JAP	$\leq 2,6 \cdot 10^6$ > $2,6 \cdot 10^6$
<i>Chaetoceros</i> spp	Diatomées centriques	CHAE	$\leq 3,9 \cdot 10^6$ > $3,9 \cdot 10^6$
<i>Plagiogramma</i> spp } et <i>Fragilaria</i> spp }	Diatomées pennées	CELL CHAINE	$\leq 1,5 \cdot 10^6$ > $1,5 \cdot 10^6$
<i>Leptocylindrus danicus</i>	Diatomée centrique	LEPT DAN	absente, présente
<i>Nitzschia delicatissima</i>	Diatomée pennée	NITZ DEL	$\leq 5 \cdot 10^5$ > $5 \cdot 10^5$
<i>Paralia sulcata</i>	Diatomée centrique	PARA SUL	absente, $\leq 9,5 \cdot 10^5$ , > $9,5 \cdot 10^5$
<i>Rhizosolenia pungens</i> } et <i>Rhizosolenia setigera</i> }	" "	RHIZ PUN	absente, $\leq 2,2 \cdot 10^5$ , > $2,2 \cdot 10^5$
<i>R. shrubsolei</i>	" "	RHIZ SHR	absente, $\leq 9,8 \cdot 10^5$ , > $9,8 \cdot 10^5$
<i>R. stouterfoothii</i>	" "	RHIZ STO	absente, $\leq 8 \cdot 10^5$ , > $8 \cdot 10^5$
<i>Skeletonema costatum</i>	" "	SKEL COS	$\leq 9 \cdot 10^5$ > $9 \cdot 10^5$
<i>Thalassionema nitzschoïdes</i>	Diatomée pennée	THAA NIT	$\leq 10^6$ > $10^6$
<i>Thalassiosira</i> spp	Diatomées centriques	THAL	$\leq 3,5 \cdot 10^6$ > $3,5 \cdot 10^6$
<i>Gymnodinium</i> spp	Dinoflagellés	GYMN	absente, présente

Tableau I : Variables retenues pour l'étude de la période 1974-77. Les valeurs indiquées dans la colonne "modalités logiques" sont des nombres de cellules par 1/10 de m<sup>3</sup>.

On notera enfin que l'étude s'appuie principalement sur le peuplement des Diatomées, une plus large place étant réservée aux Centriques qu'aux Pennées. Cette hiérarchie reflète les importances numériques relatives observées *in situ*, à savoir la très nette dominance des Diatomées sur les Péridiniens et Chlorophycées, les Centriques étant en outre généralement plus nombreuses que les Pennées.

Pour ce qui concerne les observations, 89 ont été retenues, chacune correspondant à la valeur moyenne des effectifs comptés en une même station au cours d'une campagne donnée. Comme nous l'avons déjà relevé dans le chapitre traitant de l'hydrobiologie, les différentes années ne sont pas représentées de façon équilibrée : une seule campagne pour 1974 (en novembre), et surtout une très importante lacune s'étendant de novembre 1975 à août 1976, qui nous interdit d'évaluer les effets de l'été exceptionnellement chaud de 1976 : on devra garder présentes à l'esprit ces restrictions lors de l'interprétation des résultats.

### 2.2.2. Résultats de l'analyse des correspondances.

La projection des variables dans le premier plan d'inertie est présentée à la figure 11, et celle des observations dans l'espace dual apparaît à la figure 12 ; par souci de clarté, nous avons ajouté sur ce dernier graphe les projections (en points illustratifs) des barycentres des stations visitées pendant une même campagne.

Bien que le codage de chaque variable en deux ou trois modalités permette d'atténuer l'impact prépondérant des blooms sur la configuration réduite du nuage des observations, il ressort de l'examen des figures 12 et 13 qu'il serait hasardeux d'essayer d'étendre la notion de cycle à la succession des espèces du microphytoplancton, alors que ce concept s'applique de façon satisfaisante à l'évolution annuelle des paramètres hydrobiologiques (cf. chapitre précédent) ou du peuplement zooplanctonique (chapitre suivant). Etant donné que le compartiment producteurs primaires assure une grande partie des transferts d'énergie entre les "sources" physico-chimiques et le zooplancton, il peut sembler *a priori* paradoxal que celui-là puisse manifester des variations présentant un caractère erratique par rapport à celles observées pour ces deux derniers compartiments. Mais selon toute vraisemblance ce paradoxe n'est qu'apparent, et ceci pour plusieurs raisons :

- Tout d'abord, l'image que donnent les figures 12 et 13 de l'évolution du phytoplancton est obtenue d'après les dénombrements (codés) de certaines unités taxinomiques échantillonnées selon un protocole dont nous avons déjà discuté, et il est très probable qu'il n'existe pas de relations simples entre le niveau auquel est effectué l'analyse et celui auquel on pourrait évaluer un bilan des transferts d'énergie dans l'écosystème.
- En second lieu, lorsque l'on fait référence à la relative stabilité du compartiment aval, il faut aussi rappeler que des organismes évolués, tels que les Copépodes par exemple, ont la faculté de tamponner, entre des limites qui restent à définir, les variations quantitatives et qualitatives de la nourriture dont ils disposent. Réciproquement, la pression qu'ils exercent sur les producteurs primaires accentue la brutalité des variations observées chez ces derniers.

- Nous avons également évoqué l'environnement physico-chimique. Insistons sur le fait que nous ne disposons pour ce compartiment amont que d'une image partielle, laquelle n'inclut vraisemblablement pas tous les éléments déterminants susceptibles de gouverner la dynamique du phytoplancton ; le problème est le suivant : les variables étudiées dans le premier chapitre de ce rapport suffiront-elles à comprendre (et donc à espérer prédire), ne serait-ce que partiellement, la cinétique ainsi que la structure des populations de Diatomées ? D'intéressants éléments de réponse sont apportés par les récents travaux de FREY et SMALL (1980). Ces auteurs ont expérimenté sur des communautés naturelles de Diatomées côtières de l'Orégon (Atlantique NW), et concluent au rôle essentiel de ce qu'ils appellent les micro-nutriments (par opposition aux nutriments majeurs : N, P, Si). Ils incluent dans ceux-là des métaux-traces (Cu, Mn, Zn, Co, Mo, Fe), des vitamines (thiamine, biotine, vit. B<sub>12</sub>), et d'autres composés, tel l'acide humique. L'impact de ces micro-nutriments est évalué à deux niveaux : celui de la composition spécifique du peuplement, et celui, plus global, de la croissance ou de la biomasse de l'ensemble des populations. Si l'on résume les résultats obtenus par FREY et SMALL :

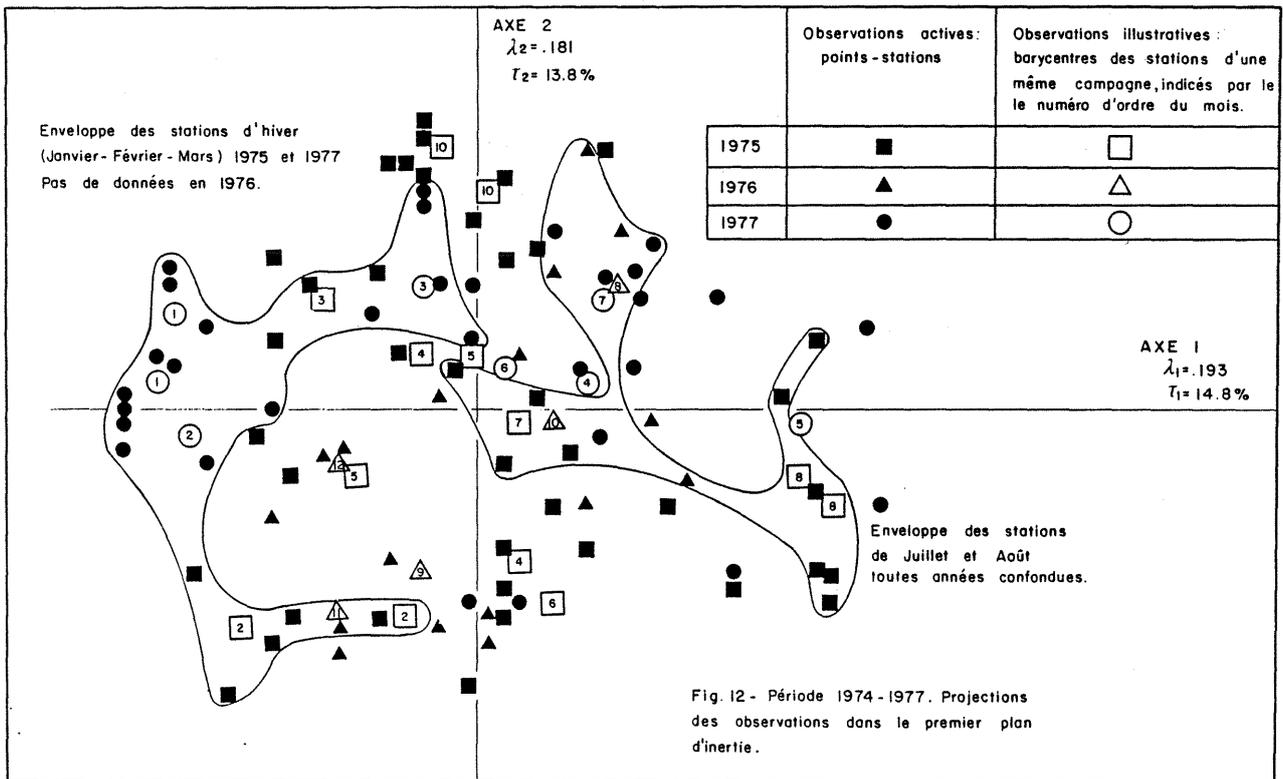
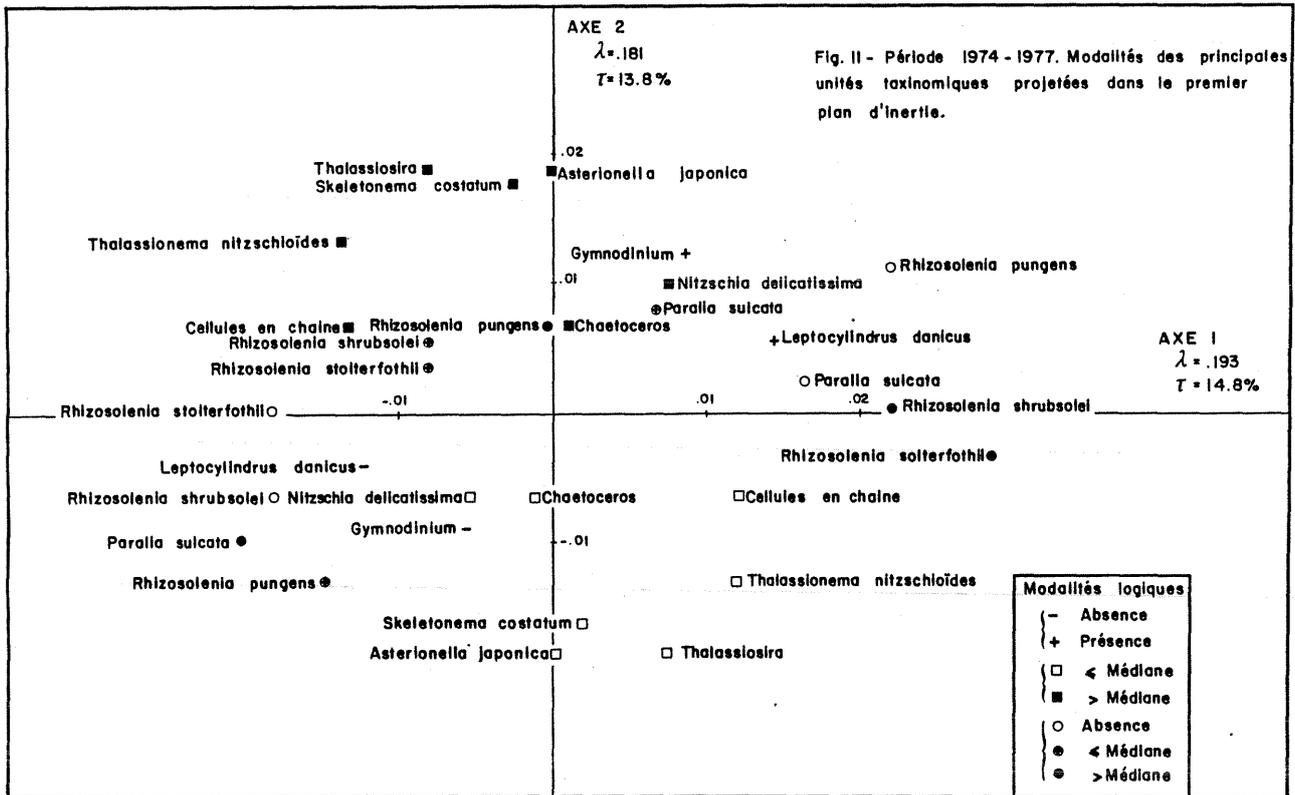
- \* Les *Thalassiosira* (principalement *T. aestivalis*, *T. decipiens* et *T. nordenskioldii*) se développent sous un contrôle synergique des vitamines et des métaux-traces (le fer surtout).
- \* Une seule espèce d'*Asterionella* est présente : *A. kariana*. Elle montre une réponse positive aux deux grandes catégories d'éléments nutritifs, mais l'interprétation des effets observés est rendue difficile par des phénomènes de compétition interspécifique.
- \* La croissance des *Rhizosolenia* (principalement *R. alata*) montre une nette dépendance à l'égard des vitamines, mais ne requiert apparemment pas de métaux-traces. Dans l'un des traitements de FREY et SMALL (celui de mai 76), les *Thalassiosira* dominent en toutes conditions, exception faite des réplicats où seules les vitamines sont disponibles, auquel cas les *Rhizosolenia* l'emportent.

- \* Le développement optimal de *Skeletonema costatum* nécessite de fortes concentrations de métaux-traces et de vitamines.
  
- \* Quant aux *Chaetoceros* (*C. sociale*, *C. debile*, *C. constrictus*, *C. didymus*, *C. compressus*), leur originalité tient à l'indépendance qu'ils manifestent à l'égard des micro-nutriments : soit qu'ils n'en aient pas besoin, soit qu'ils les utilisent à des concentrations trop faibles pour être reproduites en conditions expérimentales, soit encore qu'ils puisent dans le milieu d'autres éléments que ceux testés par FREY et SMALL. Cette propriété leur permet de dominer les autres espèces lorsque les micro-nutriments ne sont pas disponibles.

L'ensemble de ces observations suggère que le peuplement phytoplanktonique ne réagit pas de la même manière aux variations de concentrations des nutriments majeurs d'une part, et des micro-nutriments d'autre part : ainsi la composition spécifique dépendrait-elle plutôt de ceux-ci que de ceux-là. FREY et SMALL ont de plus mis en évidence l'effet sensible des micro-nutriments sur les temps de latence, les taux de croissance, et les valeurs de biomasse atteintes en fin d'expérience ; seules ces dernières sont fonction des nutriments majeurs. "While major nutrients may ultimately limit the growth of communities, the outcome of intergeneric competition for these nutrients may be to a large extent under micro-nutrient control."

Voyons maintenant, en nous référant aux figures 11 & 12, quelles sont les tendances les plus générales que l'on puisse déceler dans l'évolution du peuplement des Diatomées devant Gravelines, étant entendu que pour les diverses raisons que nous avons précédemment invoquées, il reste pratiquement exclu d'atteindre déductivement la causalité des faits observés.

De la configuration des projections dans le plan I-II des pointstations (figure 12) ne se dégage guère de typologie nette des variations mensuelles inter-campagnes, qui apparaissent le plus souvent masquées par de fortes variations intra-campagnes. Par exemple, la distance (dans ce plan) entre les points L et HZ de juin 77 est sensiblement la même que celle qui sépare les barycentres des campagnes menées en février et juillet de la même année. L'analyse induit néanmoins une discrimination entre les stations d'hiver et celles du début de l'été, la séparation étant surtout réalisée par



l'axe I. (Notons que cet axe n'extrait que 15 % de l'inertie totale du nuage, et que ceci provient en partie de causes techniques : selon LEBART *et al.* (1977), "l'analyse des tableaux sous codage disjonctif conduit toujours à des taux d'inertie faibles, qui donnent une idée beaucoup trop pessimiste de la part d'information extraite"). L'ordonnement des variables dans le sous-espace dual (figure 11) révèle l'opposition entre le contingent des espèces estivales (principalement les *Rhizosolenia*, accompagnées de *Leptocylindrus danicus*) et le contingent hivernal (*Paralia sulcata*, *Thalassionema nitzschioides*, ainsi que les cellules en chaîne). Dans le détail, on remarquera également que l'axe I rapproche des campagnes d'été celle de mai 77, qui apparaît beaucoup plus semblable aux campagnes d'août 75 qu'à celle de mai 75 : cette proximité tient surtout à l'abondance des *Rhizosolenia* en mai 77.

En règle générale, les saisons qu'il est convenu d'appeler "de transition" semblent ici difficiles à caractériser : ainsi les stations de printemps occupent-elles par rapport aux enveloppes des stations échantillonnées respectivement en hiver et en début d'été une position intermédiaire, mais aussi largement empiétante sur ces deux ensembles disjoints. Quant aux stations d'automne, leur alignement suivant l'axe II relève de la variabilité interannuelle : vers le pôle positif du deuxième axe se regroupent les modalités correspondant aux maxima d'abondance des espèces considérées comme d'affinités tardi-hivernales à printanières (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp.), ou presque toujours présentes sur le site (*Asterionella japonica*) ; dans l'espace dual s'y superposent les stations d'octobre 75, opposées à celles de l'automne 76. Les différences dans la composition taxinomique des échantillons récoltés lors de chacune de ces périodes sont illustrées par le tableau suivant :

Identificateur de la variable	Modalités logiques :		Contribution absolue de la somme des modalités de la variable à l'axe II	Nombre de réalisations de chaque modalité de la variable en :			
	1	2		OCTOBRE 75		SEP-OCT-NOV 76	
				1	2	1	2
ASTE JAP	≤ méd.	> méd.	21.1 %	1	7	10	2
THAL	≤ méd.	> méd.	21.1 %	0	8	7	5
SKEL COS	≤ méd.	> méd.	17.3 %	0	8	11	1
THAA NIT	≤ méd.	> méd.	11.3 %	1	7	10	2
GYMN	absente	présente	6.0 %	4	4	12	0
NITZ DEL	≤ méd.	> méd.	3.9 %	0	8	8	4

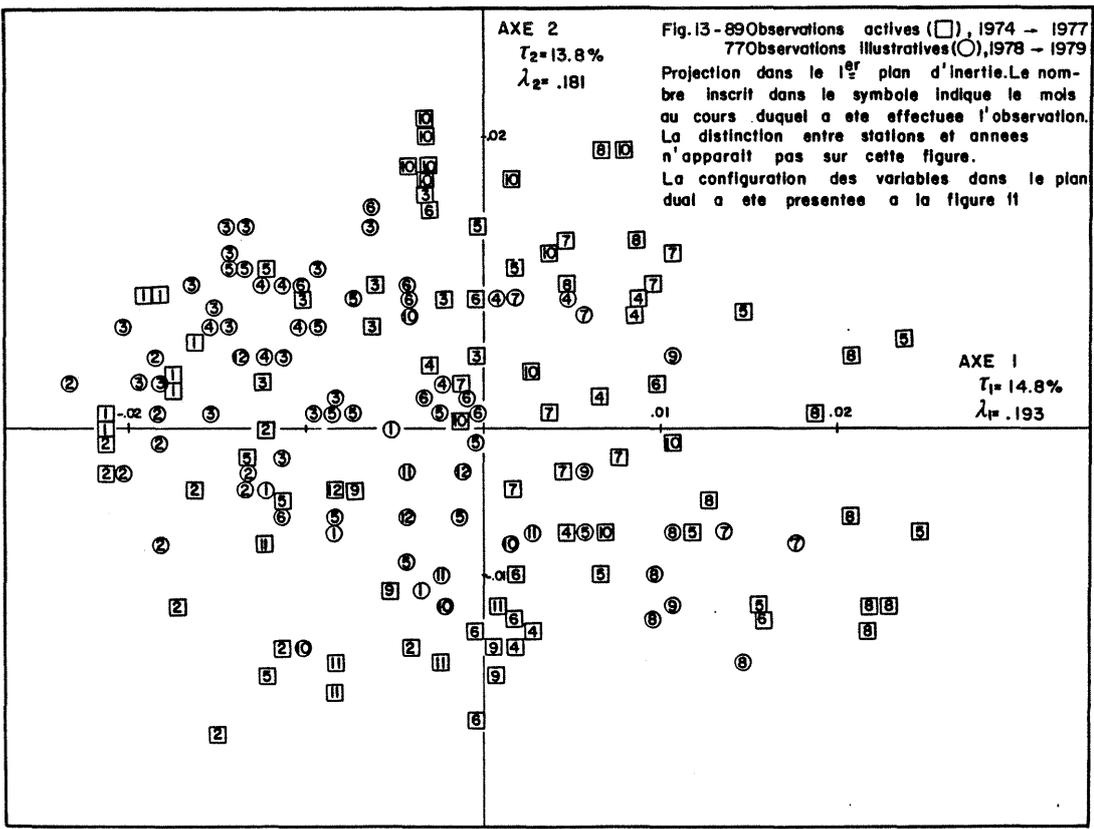
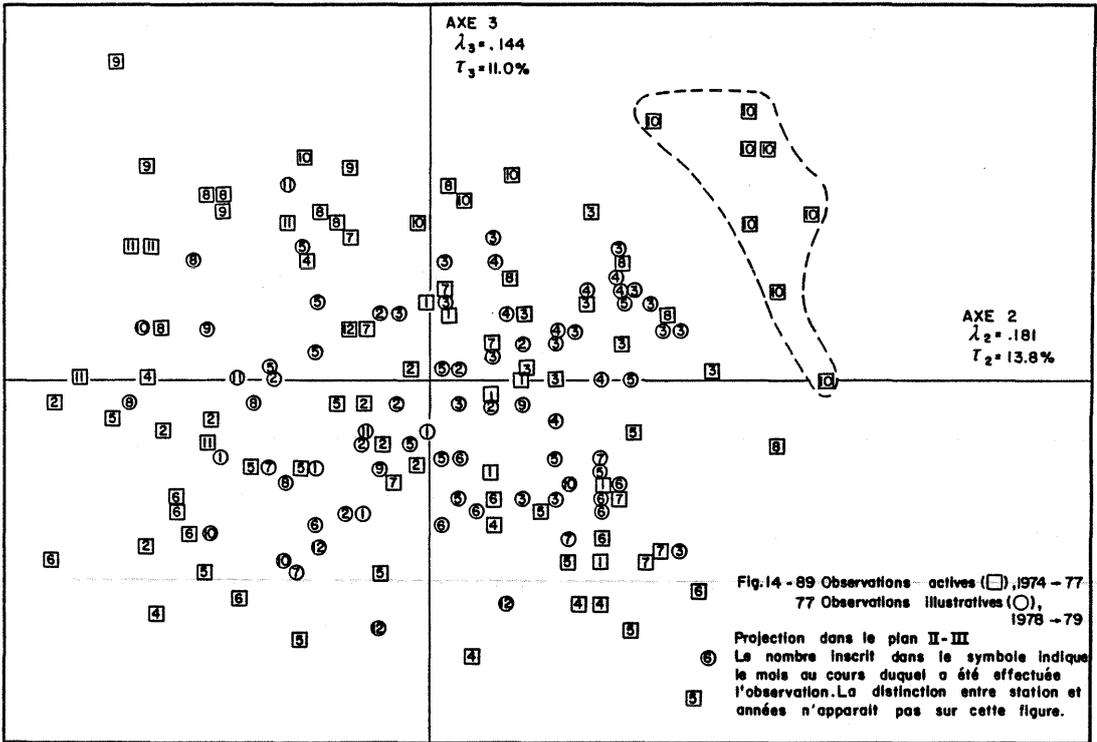
Dans l'état actuel de notre connaissance du site de Gravelines, la relative richesse floristique du mois d'octobre 75 apparaît comme une originalité. Rien ne permet de la qualifier dès à présent d'exceptionnelle, mais nous allons voir que les observations réalisées à l'automne 78 tendent à reproduire celles de l'automne 76, et non celles d'octobre 75.

### 2.2.3. Situation de la période de surveillance par rapport aux deux premiers cycles d'étude.

Les figures 13 & 14 montrent les projections, respectivement dans les plans I-II et II-III engendrés par l'analyse qui précède, des observations recueillies au cours de la période s'étendant de février 78 à juin 79. La démarche est analogue à celle adoptée dans le chapitre traitant de l'hydrobiologie, et consiste à placer les points représentatifs de cette période ("points illustratifs") dans un système d'axes à la construction duquel n'ont participé que les observations et variables des années précédentes (74 et 77). En particulier, pour les données de 78-79, la partition des distributions d'abondance de chaque variable (= espèce) en modalités logiques a été réalisée en prenant pour référence les bornes déterminées d'après les données de 74-77.

L'examen des résultats conduit aux conclusions suivantes :

- Du point de vue le plus général, si l'on s'en tient aux 13 catégories taxinomiques sélectionnées, la relation majeure entre les deux premiers cycles d'étude et la période de surveillance est une similitude, attestée par la fusion des deux nuages (points actifs et points illustratifs, figures 13 & 14). Cette conclusion rejoint celle proposée lors du traitement des données hydrobiologiques.
- Dans le détail, bien qu'il ne s'établisse pas de hiérarchie claire entre variations inter- et intra-campagnes, la figure 13 fait apparaître le plus souvent un rapprochement des stations visitées lors du même mois, quelle que soit l'année. Cette homogénéité est la plus nette pour les mois de mars et d'août, par exemple. Certaines campagnes au contraire tendent à s'individualiser, comme celles d'octobre 75 ou de mai 77.



### 2.3. ETUDE DETAILLEE DES VARIATIONS DU PEUPEMENT PHYTOPLANCTONIQUE ENTRE FEVRIER 78 ET JUIN 79.

#### 2.3.1. Elaboration du tableau soumis à l'analyse.

Afin de donner une image plus fine de l'évolution du cortège floristique au cours de la période dite "de surveillance écologique", nous avons, à la différence du choix opéré dans le paragraphe précédent, décidé de ne plus restreindre l'ensemble des variables à une liste de référence. Ainsi ont donc été sélectionnées 51 espèces parmi les 183 reconnues sur le site (les unités taxinomiques non retenues n'ayant été que très rarement, voire jamais, échantillonnées dans l'intervalle de temps considéré). La distribution des fréquences de chaque variable pour l'ensemble des 77 observations a été ensuite codée sous forme disjonctive complète en deux ou trois modalités logiques, et les 51 variables (espèces) réparties en 112 modalités. Les observations ont été collectées au cours de 20 campagnes lors desquelles furent visités, dans la majorité des cas, les trois points de la radiale et le point "hors-zone".

#### 2.3.2. Premier résultat : la variabilité interannuelle.

L'analyse des correspondances appliquée au tableau (112 x 77) qui vient d'être défini extrait un premier axe ( $\tau_1 = 15.8\%$  ;  $\lambda_1 = .189$ ) qui, dans l'espace des variables, oppose l'année 78 au premier semestre 79. Plus précisément, l'opposition apparaît la plus tranchée entre le printemps-été 78 et le début du printemps 79, l'ordination des campagnes le long de cet axe plaçant l'hiver 78-79 en position intermédiaire, ainsi que les mois de mai et juin 79.

La référence au sous-espace dual permet d'identifier les variables responsables de cette discrimination interannuelle, et qui peuvent être classées en trois catégories.

- Celle des unités taxinomiques très peu (ou pas du tout) observées lors du premier semestre 79 : *Fragilaria*, *Cyclotella*, *Diploneis*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *Biddulphia alternans*, ainsi que les Cyanophycées et de nombreux Dinoflagellés. Remarquons cependant que la rareté d'une espèce comme *R. shrubsolei* pendant le premier semestre 79 ne doit pas surprendre, étant donné qu'elle est plutôt susceptible de se développer en été.

- Celle des unités absentes durant la majeure partie de l'année 78, échantillonnées principalement en 79 : *Biddulphia regia*, *Rhizosolenia setigera*, *Thalassiosira condensata*, *T. rotula*, *Ditylum brightwellii*.
- D'autres espèces enfin accentuent le contraste, telle *Coscinodiscus radiatus*, toujours présente en 79 sauf en mai au point M, ou encore *Actinoptychus senarius*, abondant en 78 surtout.

Cette distinction établie entre deux années consécutives par l'axe I pourrait apparaître en contradiction avec la conclusion du précédent paragraphe, selon laquelle on devait retenir une similitude globale entre les différentes années d'étude. Restituons donc à la tendance que nous venons de dégager son caractère modeste, en soulignant que les espèces qui réalisent cette nuance au sein de la période de surveillance ne sont pas celles qui sont reconnues comme étant les espèces majeures du peuplement, et que le rôle qui leur est dévolu dans cette analyse est artificiellement surévalué du fait que les 112 modalités sont isopondérées : ceci signifie qu'une Diatomée "pilote" comme *Asterionella japonica*, dont les variations d'abondance ne sont décrites que par deux modalités logiques, possède "techniquement" moins de poids qu'une variable accessoire comme *Rhaphoneis surirella*, à laquelle correspondent trois modalités.

A cette remarque à propos des variables s'ajoute celle relative aux observations, déjà formulée au paragraphe 1.3.1., et qui soulignait la non-uniformité temporelle de l'effort d'échantillonnage.

Retenons donc que la différence entre l'année 78 et le premier semestre 79 n'est pas un artéfact, mais qu'elle ne doit être comprise que comme un complément à la conclusion du paragraphe précédent. Ce qui du point de vue biologique demeure artificiel, c'est la position du phénomène en tête des sources de variation.

### 2.3.3. Second résultat : les variations inter-campagnes.

Ce résultat est présenté aux figures 15, 16 & 17, qui illustrent la configuration des variables et des observations dans le plan engendré par les axes II et III. A la figure 15 n'ont été identifiées que les modalités dont

la contribution absolue à l'axe II et/ou III dépasse 1 %. Sur la figure 16 apparaissent les différentes stations visitées au cours de chaque campagne. La figure 17 montre uniquement les projections (en points illustratifs) des barycentres de ces campagnes.

On notera d'abord, en comparant la figure 16 à la figure 12, que la part qui revient à la variation intra-campagne a largement diminué, bien qu'une forte hétérogénéité soit encore enregistrée lors de certaines croisières (juillet et août 78, ainsi qu'avril 78 dans une moindre mesure). On peut proposer deux hypothèses pour expliquer cette restauration de la prééminence de la variabilité inter-campagnes :

- selon la première, la variation intra-campagne pourrait être plus faible pour les espèces rares que pour les espèces les plus abondantes.
  
- à cette explication de nature biologique s'en ajoute une qui relève de considérations statistiques : si l'on suppose qu'en règle générale chaque variable peut être décrite par la somme d'une tendance et d'un bruit de fond, l'augmentation du nombre des variables accentue l'éventuelle redondance des structures, et diminue l'impact sur l'analyse des bruits de fond non corrélés entre eux. La structure dont l'émergence apparaît ici favorisée par la prise en compte (avec une périodicité d'échantillonnage de l'ordre du mois) d'un maximum d'unités taxinomiques est celle qui procède de la variation saisonnière. Suivant le même raisonnement, on peut penser que la multiplication du nombre des points de prélèvement par campagne permettrait de mettre en évidence la structure spatiale du site. Sans doute sera-t-il opportun de reconsidérer ce problème lorsque l'on s'intéressera à l'extension de la perturbation induite dans le milieu par les rejets de la centrale : à effort d'échantillonnage égal, selon que le phénomène sur lequel on veut mettre l'accent est le renouvellement saisonnier des populations ou l'hétérogénéité dans leur distribution sur le site (à un instant donné), il faudra respectivement soit resserrer la maille temporelle pour un ensemble limité de stations, soit au contraire augmenter leur nombre aux dépens de la fréquence des croisières.

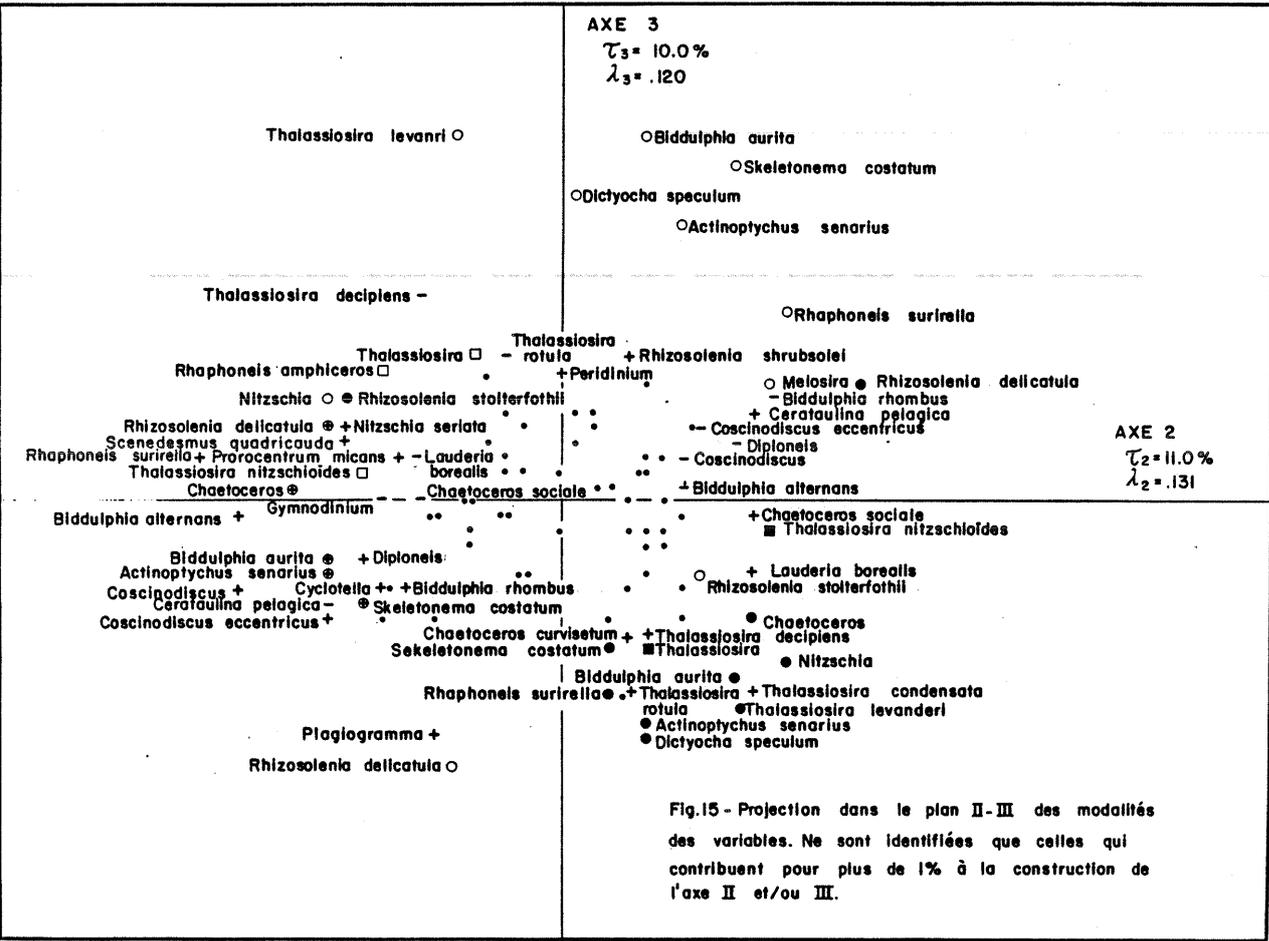
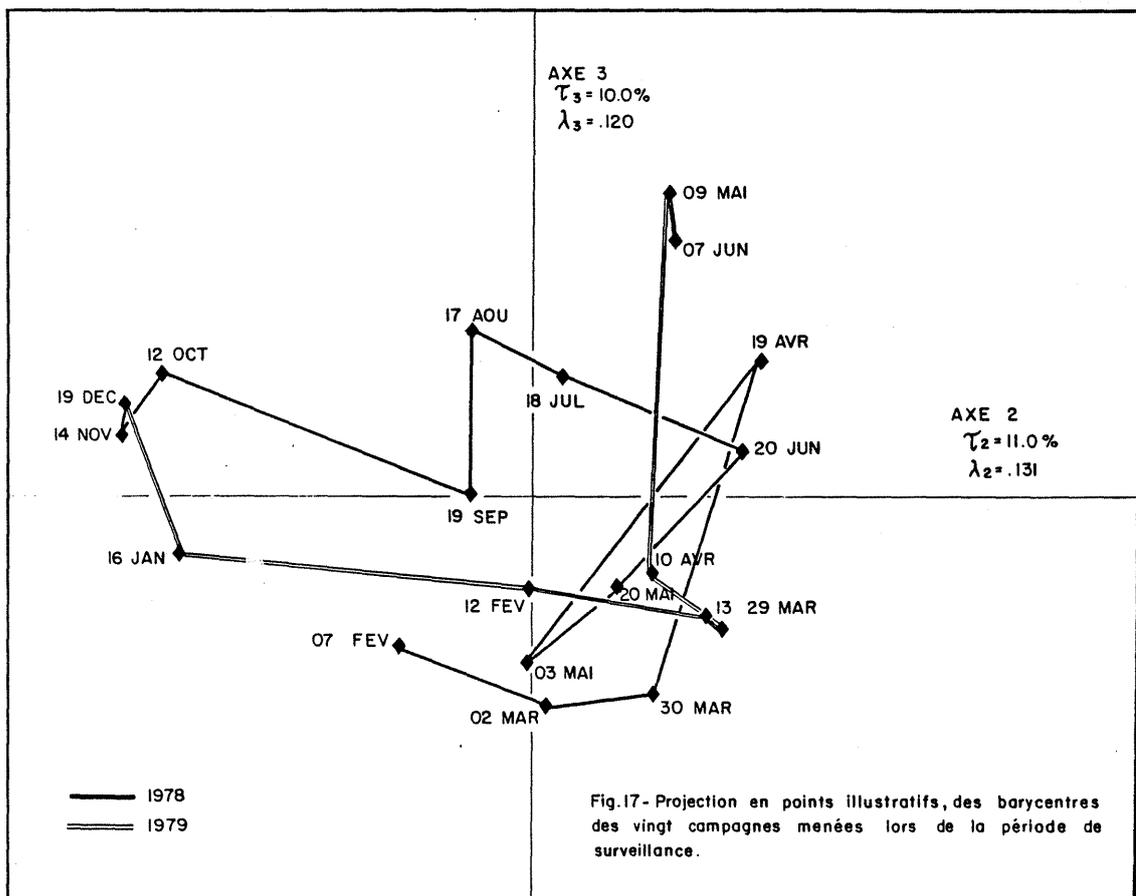
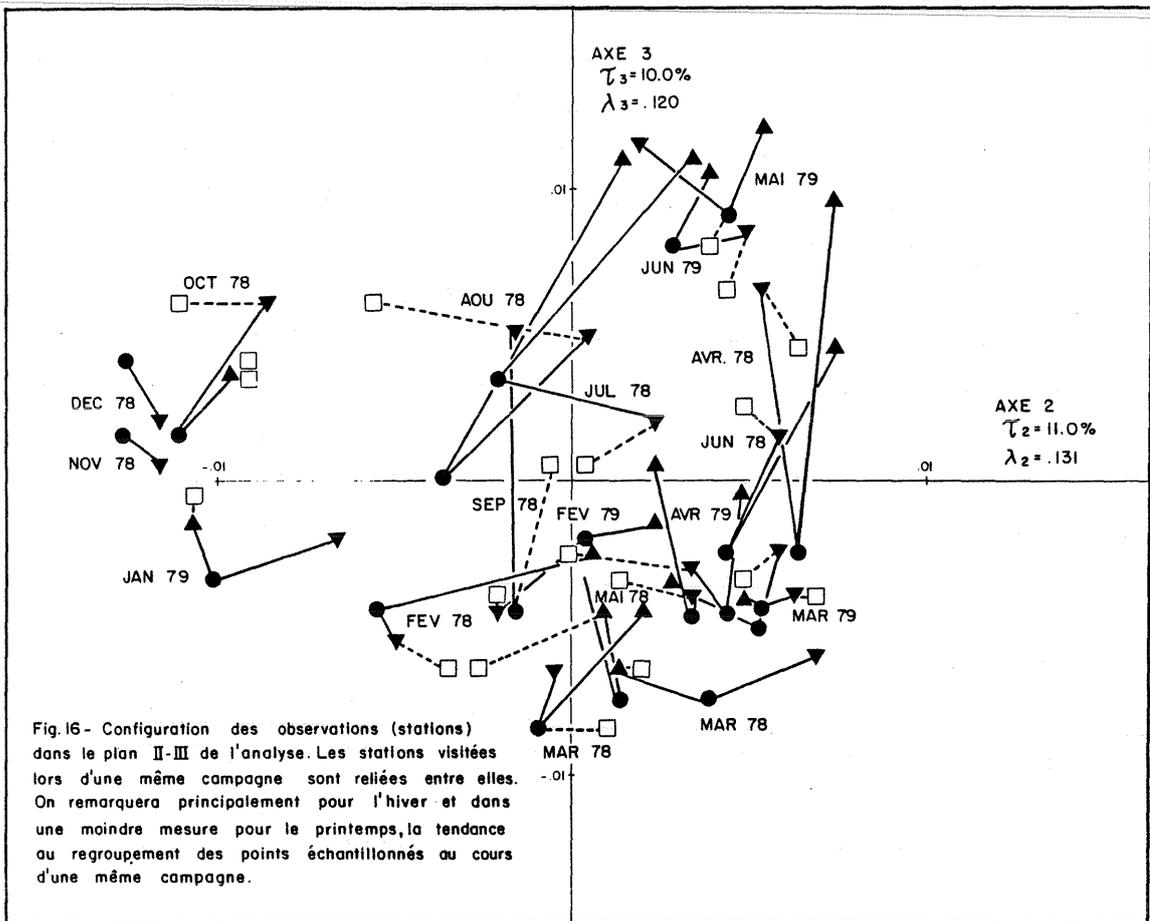


Fig.15 - Projection dans le plan II-III des modalités des variables. Ne sont identifiées que celles qui contribuent pour plus de 1% à la construction de l'axe II et/ou III.



Dans le cas présent, les figures 15 & 16 résument les changements majeurs intervenus dans la succession floristique pendant la période de surveillance. Dans le quatrième quadrant se regroupent les campagnes menées lors des blooms printaniers (figures 16 & 17), et dans le sous-espace dual (figure 15) les modalités correspondant aux maxima d'abondance des Algues qui en sont responsables : principalement les genres *Thalassiosira*, *Chaetoceros* et *Nitzschia*, auxquels se joint *Thalassionema nitzschioides* en 79.

La fin du printemps est marquée par le développement de la population de *Rhizosolenia delicatula*, à laquelle succèderont pendant l'été *R. shrubsolei* et *R. stolterfothii*.

La transition 78-79 (octobre à janvier) est représentée par un ensemble de stations bien regroupées vers le pôle négatif de l'axe II, et caractérisées par la présence de genres comme *Coscinodiscus*, *Biddulphia*, *Cyclotella*, ainsi que *Skeletonema costatum* (cette dernière espèce n'étant toutefois pas à son maximum d'abondance, atteint en février).

Notons enfin, pour compléter l'inventaire des différences entre les deux années de la surveillance, la raréfaction des Diatomées en mai-juin 79 (absence de *S. costatum* par exemple), et l'installation dans le même temps des Péridiniens.

#### 2.4. CONCLUSION.

Au terme du présent chapitre, et pour prolonger les réflexions qui y ont été proposées, il convient de s'interroger sur la portée et sur les limites de l'étude descriptive.

Telle qu'actuellement conçue, cette étude consiste pour l'essentiel en une approche analytique essentiellement qualitative, ayant pour finalité de cerner (dans des conditions considérées jusqu'ici comme étant celles d'un milieu non perturbé), les caractères majeurs des variations enregistrées dans la composition du peuplement microphytoplanctonique. En ce sens, la base de données constituée au cours des six dernières années devrait contenir la référence permettant d'évaluer les conséquences sur l'écosystème du fonctionnement de la centrale nucléaire de Gravelines. "L'état de référence écologique" doit donc posséder une double qualité :

- d'abord, si l'on s'en tient au milieu vivant, donner des peuplements une image dont la résolution soit suffisante pour pouvoir apprécier les changements dont il serait l'objet.
- ensuite, et c'est sans doute là le point le plus délicat, la saisie simultanée de l'information à différents niveaux de l'écosystème (environnement physico-chimique, organismes pélagiques et benthiques) devra nous permettre de déceler, ne serait-ce que partiellement, la causalité des variations observées. C'est dire que la seconde qualité de l'état de référence est sa potentialité explicative, cette dernière ne pouvant être issue que d'un protocole expérimental apte à détecter les principales étapes des transferts de matière et d'énergie dans le réseau pélagique : très schématiquement, pour ce qui concerne le phytoplancton, quantifier entre autres l'influence de la température, de la radiation lumineuse et des éléments nutritifs sur la production primaire, puis la fraction de cette dernière exploitée par le zooplancton.

Retenons que nous avons inventorié plusieurs obstacles qui tendent à invalider la première qualité exigible de l'état de référence :

- l'irrégularité et la rapidité des fluctuations quantitatives des diverses populations en présence, qui posent le problème du choix de l'intervalle de temps optimal entre deux campagnes consécutives, sachant que pour des raisons pratiques on ne peut pas envisager descendre en dessous d'un intervalle de 15 jours.
- la variation intra-campagne elle-même : la microdistribution des espèces n'est pas formalisée (par conséquent la variation temporelle de cette distribution non plus), et cette lacune limite *a priori* nos ambitions à la mise en évidence des perturbations les plus triviales. Il est néanmoins possible de réduire sensiblement l'influence, sur les résultats de l'analyse, du bruit de fond attribuable à l'hétérogénéité spatiale ; d'une part en utilisant le maximum d'unités taxinomiques identifiées (il ne semble donc guère judicieux de se restreindre pour les inventaires à venir à un petit nombre d'espèces), d'autre part en resserrant la maille (dans l'espace) du réseau d'échantillonnage.

- reste enfin sans réponse la question de la durée minimale nécessaire à l'élaboration de l'état de référence, autrement dit de la définition du seuil au-delà duquel l'effet des contraintes appliquées au milieu deviennent discernables d'éventuelles variations naturelles de très basses fréquences.

L'ensemble de ces difficultés suggère qu'il sera probablement fructueux de doubler l'approche analytique d'une étude plus globale de type bilan, dans laquelle le phytoplancton aurait à la limite valeur de "boîte noire", l'intérêt n'étant porté qu'à ce qui y entre et à ce qui en sort ; sans adopter cette position aussi extrême, si l'on se préoccupe de dégager la logique interne des faits observés, les études descriptives en cours ne doivent pas être regardées comme un objectif ultime, mais seulement comme le préalable au développement d'une modélisation explicative, et si possible prédictive. Ce qui signifie que le dénombrement des populations phytoplanctoniques doit se compléter d'un protocole qui sera le reflet d'un schéma fonctionnel supposé de l'écosystème.

CHAPITRE III - ZOOPLANCTON

- 3.1. Le couplage phytoplancton - zooplancton, examiné du point de vue des relations trophiques dans le réseau des transferts pélagiques.
- 3.2. Prétraitement des tableaux de données : la question de la transformation des effectifs.
- 3.3. Schéma général de l'évolution saisonnière des populations zooplanctoniques.
  - 3.3.1. Variables et observations actives.
  - 3.3.2. Résultats.
  - 3.3.3. Observations illustratives.
  - 3.3.4. Conclusion.
- 3.4. Analyse détaillée de la période de surveillance.
  - 3.4.1. Le tableau des données.
  - 3.4.2. Résultats.
  - 3.4.3. Conclusion.

### 3.1. LE COUPLAGE PHYTOPLANCTON-ZOOPLANCTON, EXAMINE DU POINT DE VUE DES RELATIONS TROPHIQUES DANS LE RESEAU DES TRANSFERTS PELAGIQUES.

L'accès à la connaissance des mécanismes régissant le fonctionnement de l'écosystème pélagique nécessite la compréhension préalable des interactions entre producteurs primaires et secondaires. On limite le plus souvent ce problème à celui des relations entre phytoplancton et zooplancton herbivore, la mortalité de ce dernier résultant en partie de la prédation exercée par le zooplancton carnivore. Ce schéma ne demeure cependant qu'une traduction très fruste de processus difficilement réductibles à une formalisation aussi simple, car les sous-unités fonctionnelles en cause n'admettent guère de définition rigide. En effet, l'examen approfondi du lien trophique entre phytoplancton et zooplancton herbivore met en évidence le caractère fluctuant (en regard des transferts considérés) des frontières de chacun de ces sous-ensembles :

- Tout d'abord parce que la plupart des organismes zooplanctoniques n'appartiennent exclusivement ni à la catégorie des "brouteurs", ni à celles des prédateurs carnivores. PAFFENHÖFER et KNOWLES (1980) suggèrent même que chez la majorité des Copépodes Calanoïdes et Cyclopoïdes marins les adultes sont omnivores, ainsi qu'au moins les derniers stades copépodites ; en outre, comme le montrent les résultats expérimentaux de ces auteurs, à la notion d'euryphagie ne correspond pas un régime déterminé, mais une multiplicité de comportements alimentaires se situant entre un pôle herbivore et un pôle carnivore. PAFFENHÖFER et KNOWLES appuient cette conception sur l'étude comparée de deux espèces (*Centropages furcatus* et *Temora stylifera*), et insistent sur les implications biologiques : l'augmentation de la probabilité de survie que confère le régime omnivore, ainsi que le double contrôle qu'il autorise pour les représentants de ce groupe trophique, contrôle exercé à la fois sur les particules (donc sur les cellules phytoplanctoniques), et sur les petits brouteurs de particules.
  
- En second lieu, le phytoplancton n'est pas perçu comme un ensemble homogène par les organismes qui s'en nourrissent. Ce fait est par exemple attesté par les caractères de la filtration que pratiquent les Copépodes, (nous faisons référence à cette sous-classe puisqu'elle a été l'objet de très nombreux travaux). On retiendra la complexité de leur mécanisme nutritionnel, encore loin d'être

pleinement élucidé ; et bien qu'à ce sujet subsistent de nombreuses controverses, il est aujourd'hui possible de cerner le rôle de quelques uns des critères qui gouvernent la filtration et l'ingestion des particules. Par souci de didactisme, chacun d'eux sera traité séparément dans le bref exposé qui va suivre, mais on se souviendra que selon l'opinion la plus couramment admise, la relation entre Copépode et particule "proie" est l'objet d'un contrôle prenant en compte au moins l'ensemble des critères reconnus, ces derniers agissant vraisemblablement en synergie.

Si l'on suit le développement chronologique de la connaissance, le premier critère mis en évidence est le critère dimensionnel. L'étude de l'anatomie des appendices céphaliques (et des premiers appendices thoraciques : mxp1 et mxp2) a conduit à concevoir le système sétifère comme l'analogie d'un simple tamis. (C'est le "leaky-sieve model", toujours adopté par plusieurs auteurs ; par exemple VANDERPLOEG et SCAVIA, 1979). NIVAL et NIVAL (1973, 1976<sup>(1)</sup>) ont caractérisé ce filtre par sa surface, par la dimension moyenne de sa maille (définie comme l'espace intersétulaire), et par la dispersion autour de cette moyenne. Pour une espèce donnée, à un stade de développement donné, ces valeurs permettent de tracer la courbe qui décrit les variations du pourcentage des particules retenues en fonction de leur taille, et de définir l'efficacité de filtration pour des particules de dimension D comme la proportion de surface totale de l'appendice occupée par des zones de maille inférieure à D. Ces travaux, ainsi qu'entre autres ceux de BOYD (1976), ont abouti à utiliser le concept de sélectivité pour exprimer le comportement alimentaire des Copépodes filtreurs. Précisons bien, afin de lever toute ambiguïté d'ordre sémantique, que dans ce contexte la sélectivité fait référence au mode opératoire d'une structure passive, en ce sens que la construction des courbes des fréquences cumulées relatives des distances intersétulaires (NIVAL et NIVAL, 1973, 1976 ; BOYD, 1976) procède de la même logique que celle qui, par exemple, préside à la définition de la courbe de sélectivité d'un chalut. De cette manière il est possible d'expliquer assez simplement les observations selon lesquelles la filtration est en général la plus efficace pour des particules de dimension supérieure à 20  $\mu\text{m}$ .

---

(1) L'article de 1973 concerne cinq espèces : *Acartia clausi*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Temora stylifera*, *Centropages typicus*, *Calanus helgolandicus*, et *Eucalanus elongatus*. La publication de 1976 est consacrée à *A. clausi* uniquement.

Mais ce modèle ne demeure qu'une approximation très insuffisante. WILSON (1973, pp. 912-913), après étude des changements produits dans les spectres de tailles de sphérules de matière plastique ( $7 \mu\text{m} \leq \emptyset \leq 70 \mu\text{m}$ ) filtrées par *Acartia tonsa*, conclut : "It is impossible to account for the selection of a narrow, variable size range over both smaller and larger particles by a passive, mechanistic filtering process. Clearly, the animals are somehow "assessing" the differential abundance of bead sizes in their environment and modifying their behavior accordingly. However, a passive filtering process is also evident. ... In sum then, the hypothesized selection mechanism involves "scanning" the size distribution..., and "locating" an abundant peak".

L'idée d'une sélectivité passive se complète donc de celle d'un comportement alimentaire opportuniste <sup>(1)</sup> : c'est-à-dire que conjointement au critère dimensionnel intervient un critère d'abondance ; plusieurs espèces de Copépodes possèdent en effet la faculté d'exploiter préférentiellement quelques classes dans la distribution de fréquence de taille des cellules phytoplanctoniques (plus précisément : les classes qui correspondent aux pics de concentration maximale en matériel particulaire), puis de déplacer l'effort vers d'autres classes au fur et à mesure des modifications induites dans la distribution. Globalement, cette dernière tend à être régularisée (au sens d'écritée) par l'opportunisme des filtreurs. De plus, les actions mécaniques liées au broutage entraînent la rupture des chaînes de Diatomées (telles que celles de *Skeletonema costatum*, *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp.), et sont donc une cause supplémentaire des variations du spectre de taille des particules (voir notamment O'CONNORS *et al.*, 1976 ; DEASON, 1980a).

Afin de mieux illustrer le caractère opportuniste de l'éthologie alimentaire des Copépodes, nous ferons plus particulièrement référence aux travaux de POULET (1974), POULET et CHANUT (1975), consacrés aux *Pseudocalanus minutus* du Bassin de Bedford. Ces auteurs concluent à l'absence de sélectivité (passive et fixée une fois pour toutes d'après des critères dimensionnels) chez cette espèce, dont le comportement alimentaire s'adapte étroitement aux variations saisonnières de la distribution de fréquence des tailles des particules.

---

(1) Il est nécessaire de bien distinguer sélection d'opportunisme, même si la nuance ne possède pas toujours un caractère d'évidence du fait de la compatibilité des deux stratégies ; leur complémentarité a été clairement résumée par RYTHER et SANDERS (1980) : "Several investigators ... have demonstrated the opportunistic feeding behavior of marine copepods - i.e., copepods feed on a wide range of particle sizes and are capable of shifting their selectivity to size classes of greatest relative abundance".

Ultérieurement, POULET (1978) étendra ce résultat à quatre autres Copépodes (*Oithona similis*, *Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Eurytemora herdmanni*) et reprendra dans son intégralité le texte de la description qu'il avait donnée en 1974 (p. 115) : "When concentrations of all particles were low, each species generally took particles of all sizes within the range 1.58-114  $\mu$ m. When the particle spectra were characterized by one or several peaks, either adjacent or not, the feeding took place over a narrower interval. For each species, feeding was always focused intensively in the same size range as the particles causing the peaks. The five copepods reacted similarly and simultaneously to the several phases of the particle size spectra by shifting their feeding from one size range to another, as if copepods were able to keep track of the most abundant particles. This mechanism allowed the copepods to adapt their feeding to changes in concentration peaks occurring within a week or less over the size spectrum". (POULET, 1978, pp. 1129-1131). On notera la convergence de cette conclusion avec celle proposée par RICHMAN *et al.* (1977), qui ont étudié *Eurytemora affinis*, *Acartia clausi* et *A. tonsa* dans la Baie de Chesapeake (à cette nuance près que leurs travaux font ressortir une nette préférence de la part des deux dernières espèces pour les particules les plus grosses). En outre, ces auteurs insistent sur l'inadéquation d'une terminologie qui n'exprime que de façon assez restrictive la souplesse comportementale des Copépodes du point de vue de l'utilisation des ressources du milieu, ainsi que sur les confusions que cette imprécision génère : l'opportunisme au sens défini par POULET (1974) correspond à la sélectivité selon RICHMAN *et al.* (1977), la non sélectivité faisant référence d'après POULET (1974) à une filtration passive. RICHMAN *et al.* (1977) forgeront donc une expression plus générale ("tracking modal particle concentrations") et à la fois plus exacte en ce qu'elle ne prétend pas rendre compte du détail des phénomènes sous-jacents (à cet égard, DEASON (1980a) rappelle qu'à l'heure actuelle on ignore comment les Copépodes "intègrent" les informations telles que dimensions ou concentrations des particules). Dans le même ordre d'idées, POULET (1980) utilisera le concept d'utilisation préférentielle des pics de biomasse ("preferential utilization of biomass peak", *op. cit.*, p. 200).

Le deuxième critère susceptible de caractériser une particule est celui de sa qualité chimique. De ce point de vue, l'idée développée par POULET (1978, p. 1139) est la suivante : si les Copépodes sont réellement capables de sélectionner (autrement que par filtration passive, mais bien en "choisissant") quelques catégories dans la gamme du matériel particulaire qu'ils rencontrent,

le stimulus déterminant n'est probablement pas la combinaison des critères de taille et d'abondance (autrement dit : les valeurs modales du profil de concentration). Plus vraisemblablement, la définition de la cible de l'activité trophique se ferait sous le contrôle des organes gustatifs. Plusieurs acquis concourent à valider cette hypothèse.

En premier lieu, l'existence des structures anatomiques nécessaires est démontrée ; on consultera par exemple la publication de FRIEDMAN et STRICKLER (1975), qui ont décrit les chémorécepteurs des appendices buccaux chez un Calanoïde dulcicole : *Diaptomus pallidus*. Ces auteurs émettent en outre l'hypothèse selon laquelle le fonctionnement intégré <sup>(1)</sup> de l'ensemble des récepteurs permettrait d'évaluer la dimension d'une particule par le nombre des stimuli synchrones qu'elle déclenche.

Ensuite, concernant la mise en évidence de la discrimination d'après des critères chimiques, les expériences de POULET et MARSOT (1978) offrent une élégante démonstration : ces auteurs ont réalisé des microcapsules ( $5 \mu\text{m} < \emptyset < 150 \mu\text{m}$ , valeurs modales de la distribution vers 8 et 50  $\mu\text{m}$ ) formées d'une paroi perméable (diamètre des pores : 18 Å), et renfermant de l'ovalbumine enrichie ou non d'un broyat concentré de cellules phytoplanctoniques prélevées en période de bloom. L'ingestion préférentielle (par les représentants d'une population naturelle de Copépodes dominée tantôt par *Acartia clausi*, tantôt par *Eurytemora herdmanni*) des microcapsules "dopées" supporte pleinement la conclusion à laquelle ces auteurs aboutissent : "Copepods are able to distinguish between "good" food and "nonfood", by "tasting" either the outside (before mastication) or the inside (after mastication) of the particles. The copepods discriminated between two types of particles on the basis of their chemical "scent", independent of their size. Therefore, filter-feeding by copepods is a sensory-determined behavioral process".

Le critère chimique intervient donc à deux niveaux : celui de l'ingestion des particules, qui sont alors "goûtées" ; au niveau métabolique ensuite, la composition de la nourriture absorbée étant un des facteurs qui déterminent le taux d'ingestion.

---

(1) Il s'agit plus exactement du traitement intégré de l'information acquise, domaine parfaitement inconnu puisque l'on ignore comment, à ce niveau, fonctionne le système nerveux des Copépodes.

Reste enfin le critère morphologique, dont l'influence est peu connue ; principalement parce que les spectres de taille des particules sont obtenus à l'aide du compteur Coulter, et que cet appareil n'en mesure que les volumes. Cette technique interdit donc d'évaluer l'éventuel rôle de la géométrie des cellules phytoplanctoniques dans le processus de filtration : HARBISON et Mc ALISTER (1980) font remarquer qu'un tamis trie les particules d'après leur plus grande dimension linéaire et non d'après leur volume. Or, pour transformer les volumes mesurés au Coulter en une dimension linéaire, on use classiquement d'un artifice : le diamètre sphérique équivalent, dont la valeur est évidemment d'autant plus éloignée de la taille réelle que la forme de la particule diffère de celle d'une sphère. S'appuyant sur cet argument, ainsi que sur une série d'expériences qu'il est hors de propos de relater ici, HARBISON et Mc ALISTER réfutent les conclusions de POULET (1974, 1978), de RICHMAN *et al.* (1977), et développent un contre-exemple : soit une population composée de deux espèces de Diatomées. Les individus de la première ont le volume le plus élevé et sont de forme subsphérique ; les cellules de la seconde sont au contraire d'un plus faible volume, mais elles sont allongées, épineuses, et possèdent la plus grande dimension linéaire. Un filtre (une simple soie à plancton en l'occurrence) retiendra donc plutôt la seconde population que la première. Et par conséquent, si la suspension filtrée et la suspension témoin sont mesurées au Coulter, et si les résultats sont exprimés en diamètres sphériques équivalents, on conclura à une sélection préférentielle des plus petites particules <sup>(1)</sup>. HARBISON et Mc ALISTER dénonceront cet artéfact par une formule aussi elliptique que percutante : "There can be little doubt that a sieve can appear to have behavior, if the Coulter Counter is used to size the particles" (*op. cit.*, p. 980). En d'autres termes, la notion de comportement opportuniste promue par POULET (1974, 1978) ou RICHMAN *et al.* (1977) n'apparaît pas expérimentalement fondée, et en l'absence de toute information concernant la morphologie des cellules filtrées, le modèle "passif" de NIVAL et NIVAL (1976) ou de BOYD (1976) peut être tout aussi valablement retenu. Nuancions toutefois cette conclusion de HARBISON et Mc ALISTER en soulignant que

---

(1) Nous nous limitons à un résumé de la démonstration de HARBISON et Mc ALISTER. Précisons qu'il ne s'agit pas d'une simple spéculation, mais que le raisonnement s'assortit de la mise en évidence expérimentale du rôle joué par la différence entre la morphologie subsphérique de *Coscinodiscus* sp. (clone C38B) et celle, beaucoup plus compliquée, de *Rhizosolenia setigera* (clone Rhizo) ; on consultera en particulier le tableau 2, ainsi que les figures 3 et 4, de l'article cité en référence. Il nous semble enfin indispensable d'insister sur un point : les filtrations ont été réalisées sur soie, et n'ont en aucun cas fait appel à du matériel vivant.

ces auteurs a) admettent que les Copépodes manifestent une certaine souplesse éthologique ("... we agree that it is likely that copepods have a flexible feeding behavior...", *op. cit.*, p. 971) b) se sont placés dans des conditions expérimentales fort éloignées des conditions naturelles c) qu'en conséquence ils font nécessairement abstraction du critère chimique.

De ce qui précède, nous retiendrons surtout qu'en tant qu'organismes hautement évolués, les Copépodes exhibent un comportement très élaboré, et par suite que leurs populations n'apparaissent pas astreintes à un régime alimentaire étroitement spécialisé et déterminé : elles sont au contraire exemptes d'une dépendance rigide vis-à-vis des conditions offertes dans leur biotope, et ceci explique en partie leur capacité à tamponner les fluctuations quantitatives et qualitatives de la nourriture disponible. Néanmoins, compte tenu de l'état actuellement très fragmentaire de la connaissance en ce domaine, la formalisation des transferts de matière ne peut prétendre à l'exhaustivité, car il n'est bien entendu pas possible d'intégrer tous les détails de la complexité des mécanismes en cause. La démarche consiste alors à s'appuyer sur quelques modèles dont le caractère global permet d'élaborer un schéma fonctionnel simplifié du peuplement zooplanctonique : pour ce qui concerne les producteurs secondaires pélagiques (et leur relation avec les producteurs primaires), la mise en oeuvre de concepts opérationnels s'exerce principalement à deux niveaux :

- Le premier est celui de la structure trophique ; le zooplancton considéré dans son ensemble est classiquement scindé en trois sous-unités : herbivores, omnivores et carnivores. Pour les raisons que nous venons d'exposer en tête de ce chapitre, cette distinction est largement entachée d'arbitraire, quand bien même on tente de la justifier et de l'objectiver en se référant au calcul d'un indice exprimant par exemple les variations morphologiques des pièces buccales (cf. ITOH, 1970 <sup>(1)</sup>). Dans la pratique, seuls quelques organismes relèvent, semble-t-il exclusivement, de l'une des trois catégories : ainsi n'existe-t-il guère d'ambiguïté pour

---

(1) Le découpage proposé par ITOH n'apporte vraisemblablement qu'une référence fragile. Si l'on examine la figure 2 (p. 3) de cet auteur : le nombre de crêtes N est porté en abscisses, et les variations de l'indice Ie en ordonnées. Sachant que N intervient au dénominateur dans le calcul de Ie, le regroupement des points expérimentaux autour d'une courbe d'allure hyperbolique n'est probablement qu'un simple artéfact. Toutefois, la faible dispersion des points autour de cette courbe n'est peut être pas fortuite, et pourrait correspondre à un changement morphologique régulier entre un pôle carnivore et un pôle herbivore.

des carnivores tels que les Chaetognathes et les Cténophores (voir notamment REEVE, 1980).

La partition du peuplement zooplanctonique, quoique délicate et incertaine, permet cependant de dépasser les limites imposées par la classification taxinomique, et aboutit à approfondir les résultats établis à partir des données définies seulement d'après ce critère.

MATTHEWS et BAKKE (1977) ont ainsi montré qu'au sein de la communauté planctonique profonde des fjords norvégiens, l'évolution saisonnière du rapport biomasse des herbivores / biomasse des omnivores / biomasse des carnivores se répète identiquement chaque année, alors qu'il n'en est pas du tout de même pour la composition taxinomique de chacune de ces catégories : "... there can be considerable flexibility in the specific composition of a planktonic community without correspondingly marked effects on its trophic structure." Durant 9 à 10 mois de l'année, la part de la biomasse (en poids sec) des carnivores se maintient aux alentours de 5 % (de 70 à 95 % pour les herbivores).

Dans le même ordre d'idées, une partition plus fine a été proposée par SPRULES et HOLTBY (1979), qui retiennent deux catégories trophiques (herbivores et carnivores) chacune étant elle-même scindée en quelques classes dimensionnelles. Le statut taxinomique de chaque espèce n'étant plus pris en compte, ces auteurs ont pu obtenir par analyse en composantes principales une typologie des structures de peuplements zooplanctoniques lacustres de provenance géographique variée : "eliminating taxonomic information from the characterization of zooplankton community structure has not weakened but in fact has strengthened the relations between lake type and zooplankton characteristics."

- Le second niveau est celui des grandes fonctions physiologiques : nutrition, respiration, excrétion, reproduction et croissance. Pour chaque sous-ensemble du peuplement zooplanctonique, on tente de résumer à l'aide d'équations simples (et le plus souvent empiriques) les variations du bilan de l'activité métabolique pour ces différentes fonctions. Si l'on s'en tient toujours à l'exemple de la nu-

trition, le taux d'ingestion  $I$  peut être décrit entre deux seuils par une fonction croissante de la concentration en nourriture  $P$ . Pour chaque population existeraient deux valeurs critiques de  $P$  : l'une au-delà de laquelle toute augmentation de  $P$  (toutes choses égales par ailleurs) n'a plus d'effet sur  $I$  qui se maintient à une valeur constante  $I_{\max}$  ; l'autre,  $P_0$ , en dessous de laquelle l'animal ne s'alimente pratiquement pas. FROST (1975) a ainsi montré que les femelles adultes de *Calanus pacificus* cessent pratiquement toute activité trophique lorsque la concentration des cellules phytoplanctoniques tombe à environ 15 % de la ration horaire maximale ; cette valeur n'est en fait qu'une moyenne, car l'apparition du phénomène dépend de la taille des particules :  $P_0$  est d'autant plus faible que celle-ci est élevée (*op. cit.*, tableau 1, p. 265) <sup>(1)</sup>. MULLIN *et al.* (1975) suggèrent une justification théorique pour ce concept de valeur critique  $P_0$  : en dessous de ce seuil, la concentration des particules est trop faible pour que la recherche de nourriture soit encore énergétiquement rentable ; ce qui n'est pas sans implication écologique, car le phytoplancton se trouve alors en zone protégée : "To the theorist, the concept of a refuge has seductive attraction since it might increase temporal stability in the biomass of plankton by preventing extinction of the phytoplankton by grazing" (*op. cit.*, pp. 259-60).

On exprime habituellement la relation entre  $I$  et  $P$  par l'une des trois équations suivantes : celle d'Ivlev, celle de Michaelis-Menten, ou encore à l'aide de deux segments de droite ; il n'existe guère de référence objective qui permettrait de préconiser l'emploi d'un modèle plutôt qu'un autre ; MULLIN *et al.* (1975) ont ajusté les trois aux données de FROST (ingestion de *Thalassiosira* par *Calanus*), et concluent, avec un risque d'erreur de 5 %, que l'on ne peut pas rejeter l'hypothèse d'égalité des variances résiduelles. Plus récemment, SJÖBERG (1980) a montré que ces options ne constituent que

---

(1) Il convient de mentionner que l'existence de ce seuil, représenté dans plusieurs équations par le paramètre  $P_0$ , n'est pas unanimement admise : CORNER *et al.* (1976) ont ajusté à leurs données expérimentales (nutrition sur nauplii de Balane de *Calanus helgolandicus* en élevage) deux modèles différents pour chacun desquels on ne peut pas rejeter l'hypothèse nulle ( $P_0 = 0$ ) dans un test à 5 %. DEASON (1980 b) obtient le même résultat pour *Acartia hudsonica* (*A. clausi*) nourri avec *Skeletonema costatum*.

des cas particuliers dans un modèle général dérivé de la théorie des files d'attente, où chacun des trois cas résulte d'un rapport donné entre les dimensions de l'organisme zooplanctonique et celles du matériel qu'il ingère. Remarquons cependant, comme le souligne lui-même l'auteur, que cette conclusion repose sur un corps d'hypothèses restreint à une approximation très schématique des conditions naturelles. ("The purpose of the presentation is conceptual unification and generalization rather than detailed realism").

Quels que soient les développements théoriques sous-jacents, la stratégie évoquée ici revient à combiner en une seule formule les effets de divers facteurs agissant simultanément : on postule que le phénomène présente un maximum fonction de l'un des facteurs (le plus souvent la température, les variations de  $I_{max}$  avec celle-ci étant généralement décrites par une loi du  $Q_{10}$  égal à une valeur proche de 2), les effets des autres facteurs (la concentration  $P$  dans le cas présent) intervenant sous forme de nombres sans dimension réduisant le maximum (par exemple :  $P / (k + P)$  si l'on choisit l'équation de Michaelis).

Nous ne développerons pas plus avant cette discussion à propos de la modélisation des relations trophiques, car ni les études dites "d'état de référence", pas plus que celles de "surveillance écologique" n'incluent de protocole destiné à mesurer les paramètres (tels que  $I_{max}$ ,  $k$ ,  $P_0$ ...) des équations exprimant les cinétiques des processus physiologiques majeurs qui régissent le fonctionnement de chaque sous-unité du peuplement zooplanctonique. Mais comme cette étape prolonge nécessairement les études descriptives effectuées jusqu'à présent, nous devons dès maintenant en apprécier les limites ; de ce point de vue, et en nous référant toujours à la nutrition des Copépodes, il nous semble opportun de souligner un certain nombre de difficultés :

- Tout d'abord, nous retiendrons quelques réserves émises par KREMER et NIXON (1978) à l'égard de la stratégie de formalisation évoquée plus haut : a) on estime généralement un coefficient moyen pour un ensemble plurispécifique (le  $I_{max}$  des herbivores par exemple), mais il existe des différences au niveau spécifique. b) les paramètres sont souvent obtenus à partir de conditions expérimentales stabilisées ; or, sous des conditions exceptionnellement favorables, des valeurs très différentes peuvent être mesurées lors de brèves périodes dans la nature. c) enfin, et c'est sans doute là la pierre

d'achoppement, on ne sait pas traduire l'intervention simultanée de plusieurs facteurs limitants : considérons un phénomène A soumis à plusieurs actions quantifiées par des rapports sans dimension  $LIM_i$  ( $0 \leq LIM_i \leq 1$  ;  $i = 1, 2, \dots, n$ ) ; une équation telle que  $A = (A_{max}) (LIM_1) \dots (LIM_n)$  introduit un artéfact dans la mesure où A devient une fonction de n. On ne doit donc retenir que le facteur prépondérant en négligeant les multiples interactions possibles.

- C'est en opérant ce type d'approximation que l'on restreint  $I_{max}$  à une fonction univariable. Or  $I_{max}$  ne dépend pas seulement de la température ; on consultera en particulier O'CONNORS *et al.* (1980), qui ont montré l'existence d'une relation linéaire entre ce paramètre et la valeur modale de la distribution de fréquence de taille des particules "proies". Le matériel expérimental de ces auteurs consiste en représentants d'une population de *Temora longicornis* du détroit de Long Island, nourris d'échantillons de phytoplancton prélevés en même temps et au même endroit : le taux d'ingestion est influencé à la fois par la taille et la composition spécifique des cellules phytoplanctoniques. Cependant, l'évaluation du bilan énergétique résultant est rendue difficile par le fait que les algues de petite dimension sont plus riches en carbone par unité de volume, et aussi parce qu'on ignore quelle différence d'effort doit être engagée par les Copépodes filtrant celles-ci plutôt que des particules de grande taille.
  
- L'idée même d'une valeur asymptotique maximale du taux d'ingestion a vu son hégémonie battue en brèche : MAYZAUD et POULET (1978) ont souligné que la notion de seuil de saturation suppose un taux de production constant des enzymes digestives pour un stade de croissance donné, ce qui d'après ces auteurs n'est pas vérifié dans la nature. Leurs travaux mettent au contraire en évidence une adaptation des processus de nutrition (ingestion et digestion) aux variations du pool des particules disponibles, et en particulier aux changements de la concentration P : "From our results and those published earlier it becomes evident that saturation curves have been obtained in experiments where time and season were eliminated as influential parameters. The feeding saturation level found by

so many workers is very likely partially a function of the time needed by the copepods to acclimate their ingestion and digestion to the qualitative and quantitative variations of their food" (*op. cit.*, p. 1150). MAYZAUD et POULET postulent donc l'existence d'un temps de latence  $\tau$  nécessaire à l'accoutumance des Copépodes aux variations de P. Durant un délai qui s'étendrait de 24 h à 6 jours, la réponse serait décrite par une courbe de type Ivlev ; au-delà, pour des périodes couvrant plusieurs semaines à un an, I varie pratiquement de façon linéaire en fonction de P. D'où le modèle proposé par ces auteurs (qui ne prennent pas en compte le seuil  $P_0$ ) :

$$\begin{aligned} 0 < t < \tau & : I = I_{\max} (1 - \exp(-k P)) & I_{\max} \text{ constant} \\ t \geq \tau & : I = K P_t (1 - \exp(-k P_t)) \end{aligned}$$

où  $P_t$  représente la quantité de nourriture disponible à l'instant t dans les conditions naturelles.

Dans ce qui précède, nous avons considéré le zooplancton comme une entité clairement définie. Si cette conception est pleinement justifiée d'un point de vue formel, il ne faut pas oublier qu'en pratique l'échantillonnage limite à une "fenêtre" l'image que l'on saisit de ce compartiment. Les prélèvements sont en effet collectés à l'aide de filets WP2 de vides de maille 200  $\mu\text{m}$  et 80  $\mu\text{m}$ , l'exploitation des échantillons différant suivant le maillage employé. L'information apportée par les filets "80  $\mu\text{m}$ " est utilisée pour l'étude de la dynamique des principales populations de Copépodes (par exemple : distribution dans les structures démographiques des divers stades copépodites pour *Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*). Quant aux échantillons recueillis par les filets "200  $\mu\text{m}$ ", ils fournissent le matériel destiné aux dénombrements spécifiques et aux mesures de biomasse. Ceci implique que l'étude quantitative du peuplement zooplanctonique est en réalité celle des organismes retenus par un filet de 200  $\mu\text{m}$  de vide de maille. Cette troncature introduit une difficulté supplémentaire pour la compréhension des relations entre producteurs primaires et secondaires, dans la mesure où le seuil dimensionnel imposé par des contraintes techniques génère une importante lacune équivalant à négliger l'intervention du microzooplancton : ce dernier, suivant la terminologie proposée par DUSSART (1965, p. 73) englobe les organismes de dimension comprise entre 20 et 200  $\mu\text{m}$ , et qui depuis plusieurs années sont apparus comme représentant une part conséquente de la fraction animale du seston. A ce titre, nous retiendrons les évaluations qualitatives (appartenance zoologique) et quantita-

tives de BEERS et STEWART (1967, 1969, 1971) qui désignent par l'appellation de microzooplancton la catégorie d'animaux traversant une soie de 202  $\mu\text{m}$  de vide de maille (ceci correspond à la réunion de l'ultramicro- et du micro-plancton selon DUSSART).

Des résultats présentés par ces auteurs, aussi bien pour la zone euphotique du courant de Californie que pour les eaux superficielles (200 premiers mètres) de la région tropicale du Pacifique Est, il ressort que le microzooplancton est dominé (en nombre d'individus) par les Protozoaires Spirotriches (Ciliés tels que Tintinnides et autres Oligotriches) et Sarcodiniens (Foraminifères, Radiolaires), les Métazoaires y étant principalement représentés par les *nauplii* ainsi que les stades postnaupliens de Copépodes. Au plan quantitatif, le tableau ci-dessous résume les estimations avancées par BEERS et STEWART :

Importance relative du microzooplancton	Zone d'étude	Zone euphotique du courant de Californie :		Région tropicale du Pacifique Est
		Radiale E-W au large de San Diego Décembre 1965 BEERS & STEWART (1967)	Radiale S-SW à partir de San Diego, Février 1967 BEERS & STEWART (1969)	12 stations sur le 105° W entre 10°N et 12°S Février-Mars 1968 BEERS & STEWART (1971)
Rapport $\frac{\text{Protozoaires}}{\text{Microzooplancton}}$ exprimé	en nombre	59 à 83 %	95 %	
	en volume	18 à 23 %	13 à 28 %	
Rapport $\frac{\text{Microzooplancton}}{\text{Macrozooplancton}}$ exprimé en volume (1)		10 à 30 %	21 à 26 %	12 à 71 %, moyenne 24 %
Rapport $\frac{\text{Microzooplancton}}{\text{Phytoplancton}}$ exprimé en poids sec			14 à 34 %, moyenne 23 %	23 à 66 %, moyenne 34 %
Fraction de la production phytoplanctonique quotidienne consommée par le microzooplancton				39 à 104 %, moyenne 70 % (2)

(1) BEERS & STEWART expriment également ces rapports en termes de biomasse sous l'hypothèse 1  $\text{cm}^3 \equiv 1 \text{ g}$  de poids frais.

(2) Des valeurs beaucoup plus faibles (22 à 23 % en moyenne) ont été mesurées à la côte, de 1 à 5 milles en face de La Jolla.

Les pourcentages présentés dans ce tableau (à l'exception de la dernière ligne) ne livrent qu'une information "statique" ; l'impact du microzooplancton ne peut être clairement perçu que si l'on tient compte de sa propre dynamique. De ce point de vue, BEERS et STEWART (1971) évaluent à environ 3 fois leur poids en carbone la ration journalière (de carbone) des Ciliés. Cette valeur descend à 1 pour les *nauplii* de Copépodes, et à 0,3 pour les stades postnaupliens.

L'ordre de grandeur proposé pour le taux d'ingestion des Ciliés sera confirmé par HEINBOKEL (1978 a), dont les travaux portent sur cinq espèces de Tintinnides des eaux côtières du Sud de la Californie ; cet auteur rappelle l'ubiquité de ces organismes dans les eaux océaniques superficielles, et insiste sur deux autres propriétés :

- la rapidité du taux de croissance des populations (une à deux générations par 24 h).
- la faculté d'exploitation de ressources nutritives de dimension trop faible pour être accessible au macrozooplancton : la taille des particules ingérées est au maximum égale à 40-45 % environ du diamètre de la *lorica* des Tintinnides, et se situe donc dans une gamme allant de 1-2 jusqu'à 45  $\mu\text{m}$  (HEINBOKEL, 1978 a, b).

Citons enfin les récents travaux de CAPRIULO et CARPENTER (1980), qui ont montré que dans le détroit de Long Island le taux d'exploitation du phyto-plancton par les Tintinnides est du même ordre de grandeur que celui attribuable aux Copépodes : pour le microzooplancton, un prélèvement quotidien maximal de 41 % ( $\pm$  22 % <sup>(1)</sup>) de la quantité de chlorophylle a disponible a été mesuré en juin par ces auteurs. Ceux-ci estiment toutefois qu'il n'y a pas compétition directe entre Copépodes et microzooplanctons. D'abord parce que l'on ne sait pas encore si ces derniers maintiennent leur activité de "broutage" à un niveau aussi élevé tout au long de l'année. Ensuite, parce qu'à chacune de ces deux catégories d'organismes est associée une gamme dimensionnelle de particules "proies", et que les deux plages concernées ne se recouvrent que faiblement : ainsi avons nous vu que selon RICHMAN *et al.* (1977), *Acartia tonsa* et *A. clausi* se nourrissent plutôt de cellules d'un diamètre supérieur à 20  $\mu\text{m}$  que de nanoplancton ; les Protozoaires quant à eux exploitent préférentiellement le nanoplancton, les Flagellés, et les Diatomées de petite taille (par exemple *Rhizosolenia fragilissima*, *Thalassiosira pseudonana*), exception faite de celles du genre *Chaetoceros*, protégées semble-t-il par leur ornementation épineuse (cf. CAPRIULO et CARPENTER, *op. cit.*).

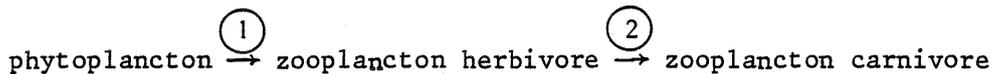
Bien plus que celui de compétiteur des populations de Copépodes, le rôle du microzooplancton doit probablement être compris comme celui d'un élé-

---

(1) Erreur standard au coefficient de régression ; cf. CAPRIULO et CARPENTER, *op. cit.*, p. 321.

ment régulateur de la communauté pélagique (CAPRIULO et CARPENTER, *op. cit.*) : la faible durée de génération des Protozoaires (12 à 24 h) leur permet de réagir instantanément aux brutales variations du phytoplancton <sup>(1)</sup>, puis, entre celui-ci et le zooplancton, d'agir comme intermédiaire dans le transit de la matière organique. A ce niveau s'exercerait une contribution indirecte à la stabilité du peuplement macrozooplanctonique.

Nous avons jusqu'ici abordé le couplage phytoplancton - zooplancton en faisant principalement ressortir les termes de la problématique qui relèvent plus spécifiquement du compartiment zooplanctonique : complexité de l'éthologie alimentaire, difficultés liées à la validation des hypothèses émises sur la structure trophique (et leur répercussion au niveau de la formalisation des transferts de matière), existence de "boîtes vides" dans les données, telles le microzooplancton dont il vient d'être fait mention. L'ensemble de ces réflexions a conduit depuis plusieurs années les écologistes marins à relativiser leur conception de la part revenant au flux énergétique entre phytoplancton et zooplancton dans les échanges en milieu pélagique, et à lui assigner un rôle beaucoup plus modeste que celui qui lui était dévolu auparavant ; la notion simple de "chaîne" alimentaire



est aujourd'hui tombée en désuétude, sa logique séquentielle ayant cédé la place à une logique de caractère cybernétique : élargissement du réseau des transferts par augmentation du nombre des noeuds (microplancton, bactérioplancton, matière organique particulaire et dissoute...) et multiplication des interactions. Dans ce cadre s'efface la prééminence autrefois supposée de la voie 1 : "... the classical textbook description of a chain from diatoms through copepods and krill to fishes and whales may in fact be only a small part of the flow energy... (many results) strongly suggest that the primary consumers are active bacteria, and that they are converting a substantial fraction of primary photosynthate, and secondarily produced dissolved organic material <sup>(2)</sup> as well, into microbial

---

(1) "These growth rates are similar to those which would be expected for many phytoplankton populations under ideal growth conditions, lending credence to the earlier speculation that tintinnids have the ability to respond rapidly to any anomalous phytoplankton conditions" (HEINBOKEL, 1978 a).

(2) Un quart environ de la production primaire passerait dans le milieu sous forme dissoute.

protoplasm<sup>(1)</sup>. This could channel into higher trophic levels at least 30 % more energy than we now estimate... Quantitatively, large diatoms seem to be minor contributors to production<sup>(2)</sup>, and net plankton<sup>(3)</sup> seem to be a minor component of respiration<sup>(4)</sup>" (POMEROY, 1974).

Précisons donc quel est l'impact de ces développements théoriques pour le sujet qui nous intéresse ici directement, à savoir la relation entre Copépodes et producteurs primaires, puisque ce sont précisément ces organismes qui sont l'objet des études en cours sur plusieurs sites littoraux de la Manche ; afin de compléter le point de vue adopté jusqu'à présent (et selon lequel l'attention était surtout focalisée sur les propriétés du compartiment zooplanctonique), on peut imaginer que l'on se met "dans la carapace" d'un Copépode filtreur, et que l'on s'intéresse à la ressource trophique disponible : le matériel particulaire. On s'aperçoit alors que le phytoplancton n'en représente qu'une fraction : "It is well known that phytoplankton seldom constitutes more than 25 % of the total particulate organic matter in seawater" (POULET, 1976). Concernant les eaux côtières, SUTCLIFFE (1972) a montré qu'à l'Est du Canada le rapport (Carbone particulaire "vivant") / (Carbone particulaire total) varie de 10 à 50 % au cours de l'année, et ceci pour les particules de taille inférieure à 160  $\mu\text{m}$  (*op. cit.*, figure 1 p. 358)<sup>(5)</sup>. Toujours en zone côtière, VAN VALKENBURG *et al.* (1978) ont récemment présenté des résultats obtenus à partir de l'examen visuel du matériel particulaire recueilli dans la baie de Chesapeake (Maryland). Les estimations de la variation saisonnière de la composition en phytoplancton et détritiques sont résumées dans le tableau II.

- 
- (1) La consommation de glucose et d'aminoacides par les microorganismes (Bactéries et petits Flagellés) représenterait environ 35 % de la production primaire annuelle. Cette part s'élèverait à 50 % si l'on inclut les carbohydrates.
  - (2) Selon l'auteur, 90 % de la photosynthèse est assurée par des producteurs primaires de taille inférieure à 60  $\mu\text{m}$ , et dans ce sous-ensemble les cellules les plus actives seraient celles d'une dimension inférieure à 30  $\mu\text{m}$ .
  - (3) > 60  $\mu\text{m}$ .
  - (4) La valeur du rapport (respiration des microorganismes) / (respiration du "net plankton") serait de l'ordre de 10.
  - (5) Nous ne faisons référence qu'à une partie des travaux de SUTCLIFFE. Cet auteur, en collaboration avec entre autres SHELDON (SHELDON *et al.*, 1972, 1977) émet l'hypothèse selon laquelle la concentration des particules comprises entre 1  $\mu\text{m}$  et 10<sup>6</sup>  $\mu\text{m}$  est approximativement distribuée de façon uniforme au long de l'échelle dimensionnelle : d'où un modèle simple de chaîne trophique dans lequel le logarithme de la biomasse est constant et indépendant de la taille. Sans retenir ces considérations théoriques, nous nous limiterons ici aux informations qui relèvent de notre propos.

Saison	Composition du matériel particulaire				Catégories dimensionnelles
	exprimée en nombre de particules		exprimée en volume		
	Détritus (%)	Phytoplancton vivant (%)	Détritus (%)	Phytoplancton vivant (%)	
Hiver			1.6	4.7	a
			5.4	20.4	b
			22.3	74.9	c
			70.7	0.0	d
		81.3	18.7	67.6	32.4
Printemps			2.3	7.0	a
			7.9	52.4	b
			19.5	32.3	c
			70.3	8.3	d
		78.3	21.7	69.8	30.2
Eté			2.3	13.6	a
			7.4	25.2	b
			21.9	42.2	c
			68.4	19.0	d
		64.6	35.4	64.8	35.2
Automne			1.2	5.5	a
			4.1	36.8	b
			16.0	23.7	c
			78.4	34.0	d
		79.8	20.2	61.5	38.5
MOYENNES ANNUELLES	64.7	55.6	1.8	7.2	a
	17.8	24.6	5.9	32.7	b
	10.6	14.3	19.8	44.4	c
	6.8	3.5	72.5	15.7	d
	76.6	23.4	65.7	34.3	globalement

Tableau II : Résultats des mesures de VAN VALKENBURG *et al.* (1978) effectuées 17 mois durant (d'octobre 74 à février 76) dans la baie de Chesapeake. Les catégories a, b, c et d réalisent une partition par colonne : a + b + c + d = 100 % pour une saison donnée et pour les détritits par exemple. Pour l'ensemble de ces quatre catégories considérées globalement est présentée une partition par ligne. a : 2 à 5 µm ; b : 5 à 10 µm ; c : 10 à 20 µm ; d : 20 à 35 µm.

Pour plus de détail concernant le calcul du volume des différentes espèces de cellules phytoplanctoniques (approximation par la figure géométrique simple la plus proche), on consultera le tableau 5 (pp. 578-579) de la publication citée en référence. On retiendra enfin que les valeurs moyennes présentées au tableau II sont en bon accord avec la conclusion à laquelle avait abouti RILEY (1963) quinze ans plus tôt, à savoir que dans le détroit de Long Island la matière organique se partage entre phytoplancton et particules non phytoplanctoniques respectivement dans les proportions 1/3-2/3 <sup>(1)</sup>. Résultats qui sont également cohérents avec ceux qu'obtenaient BEERS et STEWART (1969) dans le courant de Californie, et qui sont présentés au tableau III.

Catégories dimensionnelles, définies par la maille des soies utilisée pour la filtration	< 35 µm	35 ≤ < 103 µm	103 ≤ < 202 µm
	Composition du seston (poids sec)		
Poids sec du seston mg.m <sup>-3</sup>	69 à 140	2.0 à 11.6	1.4 à 4.4
Fraction animale	< 1 % .1 à .7 % moyenne .4 %	8 à 76 % moyenne 37 %	51 à 82 % moyenne 64 %
Fraction phytoplanctonique	9 à 24 % moyenne 13 %	2.8 à 6.5 % moyenne 4 %	.8 à 1.6 % moyenne 1.3 %
Fraction détritifique	76 à 91 %	21 à 86 %	17 à 48 %

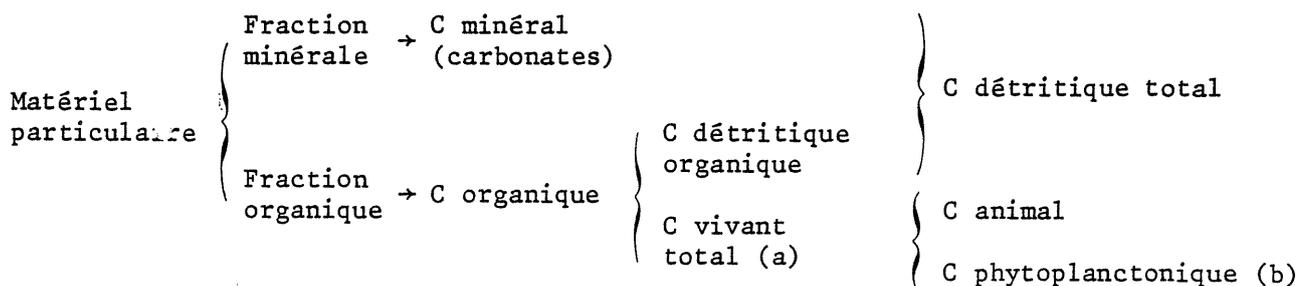
Tableau III : Composition du seston au long d'une radiale prospectée en hiver dans le courant de Californie (zone euphotique). D'après BEERS et STEWART, 1969.

(1) Deux remarques s'imposent : 1) la comparaison vaut à ceci près que les détritus ne sont pas exclusivement formés de matière organique, mais qu'ils incluent aussi une faible composante minérale ; 2) la publication de RILEY que nous venons de citer est bien plus riche que ce que nous venons d'en extraire pourrait laisser croire ; cet auteur défend en effet le concept d'une "population" de matériel particulaire, en équilibre dynamique avec la matière organique dissoute et avec le plancton : "in short, the whole system - plankton and dissolved and particulate organic matter - becomes a chain of reversible reactions instead of a one-way path of bacterial decay" (*op. cit.*, p. 380). Ce réseau d'échanges contribuerait à la stabilisation de l'écosystème, une partie de la production primaire constituant un volant d'énergie stockée sous forme de matière dissoute ou particulaire.

Etant donné que le seston est en majeure partie composé de débris, la question qui se pose est celle de savoir dans quelle proportion cette ressource est utilisée par les consommateurs pélagiques. Une des premières tentatives d'exploration en ce domaine est celle de PAFFENHÖFER et STRICKLAND (1970), qui ont montré que les femelles de *Calanus helgolandicus* pouvaient être nourries avec des Diatomées mortes et des pelotes fécales, mais pas avec la "pluie" des particules amorphes ("marine snow"). Travaillant sur la même espèce, CORNER *et al.* (1974) établiront que le budget biochimique de la population hivernant dans l'estuaire de la Clyde ne peut pas être équilibré si les Copépodes n'ingèrent que des particules détritiques, vraisemblablement à cause de la forte teneur de celles-ci, dans cette région, en composés inorganiques (49 % de poids de cendres) ; en revanche, le bilan en azote ou en phosphore est maintenu si les *Calanus* sont nourris avec des cadavres de *nauplii* de Balane.

Pour déterminer plus précisément la part du régime alimentaire assurée par le phytoplancton, GERBER et MARSHALL (1974) ont adopté une démarche originale ; ils ont mesuré au microscope la surface occupée par les plages fluorescentes dans le contenu du tube digestif de quelques organismes filtreurs : un Appendiculaire (*Oikopleura longicaudata*) et un Calanoïde (*Undinula vulgaris*) du lagon de l'atoll d'Eniwetok (Iles Marshall), qu'ils comparent à un Calanoïde (*Acartia tonsa*) capturé en novembre dans la baie de Narragansett. Ils estiment ainsi que le phytoplancton représente respectivement 6 %, 2 % et 36 % de la ration contenue dans le tube digestif de ces animaux.

Néanmoins, si l'on désire suivre le cheminement de la matière dans l'écosystème, il est nécessaire de définir une référence standard. Ainsi choisit-on habituellement d'exprimer la source potentielle de nourriture des Copépodes par sa teneur en carbone, tout en conservant la distinction liée à la nature du matériau dans lequel se trouve inclus cet élément. D'où les subdivisions :



(a) : estimé par dosage de l'ATP.

(b) : estimé par dosage de la chlorophylle a.

Le plus souvent, on néglige pour les eaux superficielles le carbone minéral, pour ne s'intéresser qu'à la fraction organique. Par conséquent, pour la plupart des auteurs, les détritits exprimés en carbone correspondent au carbone détritique organique.

Se référant à cette voie du carbone, POULET (1976) montre que dans le bassin de Bedford le carbone "non vivant" (NLC ; par opposition au carbone "vivant" : LC) constitue la majorité du carbone total (TC), y compris en période de bloom ; au cours de l'année, le rapport NLC/TC varie de 62 % à 93 % (moyenne : 79 %), tandis que LC/TC varie entre 7 % et 41 % autour d'une moyenne de 21 % . L'auteur ne décèle chez *Pseudocalanus minutus* aucune préférence pour les particules vivantes, et la ration de ce Copépode comprend généralement une plus forte proportion de NLC que de LC (ce résultat est apparemment indépendant de la saison, *op. cit.*, fig. 2 p. 121). Sur un an, le régime se partage en moyenne entre 71 % de NLC et 29 % de LC <sup>(1)</sup>, bien qu'occasionnellement le LC puisse dépasser 90 % ; de telles proportions sont atteintes lorsque la majorité du volume particulaire total est formée d'unités de dimension inférieure à 15  $\mu\text{m}$ . Enfin, la valeur du rapport NLC/LC dans le régime alimentaire diffère de celle mesurée pour l'ensemble des particules, car celle-là ne serait déterminée que par les valeurs "locales" prises par ce même rapport dans les pics de concentration du matériel particulaire (c'est-à-dire les valeurs modales de la distribution de fréquence des tailles mesurées au Coulter) : "In Bedford Basin as elsewhere, the non-living particulate carbon was the dominant fraction of the total particulate carbon in the water and formed the major proportion of the food of *Pseudocalanus minutus* ... the balance between the ingestion of living and non-living particles would not be directly proportional to the total amount of both living and non-living particles within the overall spectrum, but rather would be related to the relative concentration of each component within each particle peak" (*op. cit.*, p. 123).

Ces résultats pourraient conforter l'idée d'une certaine dichotomie : d'un côté un "grazing pathway" (si l'on reprend la terminologie de MANN, 1972), suivant lequel les producteurs primaires vivants seraient directement ingérés par les macroorganismes, et de l'autre un "detritus pathway" au départ duquel le matériel mort sert de substrat aux microorganismes. S'il apparaît légitime, pour des raisons de commodité descriptive, de maintenir cette séparation, cette

---

(1) "Non-living particles cannot be considered only as a supplementary food source for small copepods ; they are the basic food for *P. minutus* at all times" (*op. cit.*, p. 117).

dernière ne semble plus justifiée lorsqu'on évalue l'effet de ces apports trophiques au niveau du bilan physiologique. Pour un Copépode, le problème ne serait pas celui du choix entre l'un ou l'autre type de nourriture, les deux se trouveraient associés en une nécessaire complémentarité. Celle-ci est suggérée par HEINLE *et al.* (1977), dont les travaux portent sur deux Copépodes (*Eurytemora affinis* et *Scottolana canadensis*) soumis expérimentalement à différents régimes. Les auteurs caractérisent la qualité de la nourriture en prenant pour indice la production gonadique (éventuellement nulle) associée aux différents milieux de culture, cette production étant évaluée par le nombre et la taille des pontes. Ils concluent : "There is some indication that the detritus-algal mixture was a more adequate diet than either component fed separately. The rate of production of nauplii on the mixed diet was significantly greater than that on the algal or detrital diets alone" (*op. cit.*, p. 347). Examinée sous cet angle, la conception d'une réserve de particules détritiques ne permettant que la survie des Copépodes durant la mauvaise saison apparaît inexacte parce que trop restrictive (POULET, 1976) ; s'il est plausible que cette forme temporaire du stockage de l'énergie agisse comme un "buffer" entre producteurs primaires et consommateurs (CHERVIN, 1978), il n'en reste pas moins que les besoins énergétiques des Copépodes filtreurs sont essentiellement satisfaits par les détritiques, l'ingestion d'organismes vivants apportant les "métabolites-traces" nécessaires à l'induction et au maintien des productions somatique et gonadique (POULET, 1976 ; HEINLE *et al.*, 1977) (1).

Concernant les populations naturelles de Copépodes de la baie de New York, CHERVIN (1978) présente des conclusions qui globalement convergent avec celles des auteurs auxquels nous venons de faire référence, quoiqu'elles soient à la fois plus détaillées et plus nuancées. A la sortie de la baie (eaux côtières peuplées par *Temora longicornis*, *Pseudocalanus minutus*, *Centropages typicus*), les détritiques fournissent au cours de l'année de 52 % à 83 % du carbone assimilé ; au fond de la baie, à l'embouchure de l'Hudson (où dominent les populations estuariennes d'*Acartia* : *A. clausi*, *A. tonsa*, avec *Eurytemora americana*), cette proportion descend entre 26 % et 56 % . Dans les deux cas, le carbone vivant ingéré est principalement d'origine phytoplanctonique. CHERVIN souligne cependant que les détritiques sont pour les Copépodes une nourriture d'une

---

(1) Ces auteurs formulent la même hypothèse en des termes pratiquement identiques : "detritus could supply the majority of a copepod's energy needs, while living material could constitute some trace metabolites for growth or egg production" (POULET, *op. cit.*, p. 124). "... the detritus ... supplies the majority of the copepod's energy needs, while the algal cells constitute some trace metabolite necessary for egg production" (HEINLE *et al.*, *op. cit.*, p. 350).

qualité inférieure à celle des cellules algales : les taux d'assimilation <sup>(1)</sup> chutent dès que la quantité de matériel détritique devient supérieure à 0,5 mg C.l<sup>-1</sup> (fig. 3, p. 270) ; en dessous de cette concentration, les taux atteignent 4 à 10. De plus, les détritiques sont métabolisés avec un plus faible rendement que le phytoplancton : la respiration augmente avec le pourcentage de détritiques assimilés (fig. 5, p. 271). L'action combinée de ces deux facteurs entraîne évidemment une diminution de K<sub>2</sub> <sup>(2)</sup> quand augmente la part détritique de la ration alimentaire (fig. 7, p. 273).

La nécessaire contribution des détritiques au régime des Copépodes a également été récemment démontrée de manière indirecte par ROMAN (1980) ; mais cet auteur, à la différence de ceux que nous avons jusqu'ici mentionnés, s'est intéressé à la voie de l'azote plutôt qu'à celle du carbone. Il adopte l'hypothèse selon laquelle l'azote serait le facteur limitant prépondérant de la biomasse et du taux de croissance pour le zooplancton, auquel cet élément est fourni d'une part directement par les producteurs primaires, de l'autre par l'activité hétérotrophique des microorganismes. Pour chacun des 14 échantillons <sup>(3)</sup> prélevés entre février 1974 et décembre 1976 dans la Buzzards Bay (Massachusetts), ROMAN calcule le besoin en azote particulaire du zooplancton pour deux cas de figure qui définissent les bornes d'un intervalle de plausibilité : dans le premier cas, la ration quotidienne est supposée égale à 25 % de la biomasse (exprimée en poids d'azote), et dans le second à 75 %. En même temps est estimée la quantité d'azote assimilée <sup>(4)</sup> par le phytoplancton. Ces simulations montrent que le phytoplancton est une source d'azote le plus souvent insuffisante à satisfaire la demande zooplanctonique : pour 7 des échantillons, la quantité d'azote assimilée par le phytoplancton est inférieure aux besoins du zooplancton, sous l'hypothèse d'un taux d'ingestion de 25 % ; pour 5 d'entre eux elle se situe dans la fourchette définie par les taux 25 et 75 % ; pour 2 seulement elle dépasse les besoins correspondant au taux de 75 % ; et dans tous les cas la quantité d'azote organique particulaire est supérieure d'un ordre de grandeur à la

---

$$(1) \text{ Taux d'assimilation} = \frac{\text{C particulaire total assimilé}}{\text{C particulaire total disponible dans le bac d'élevage}}$$

$$(2) K_2 : \text{"net growth efficiency"} ; K_2 (\%) = \frac{\text{croissance}}{\text{assimilation}} = \frac{\text{assimilation} - \text{respiration}}{\text{assimilation}}$$

(3) Il n'est pas tenu compte des échantillons de fin d'été et début d'automne, car à cette époque le peuplement zooplanctonique est largement modifié du fait de l'invasion massive du Cténophore *Mnemiopsis leidyi*.

(4) Cette quantité est obtenue par mesure du carbone fixé, et en supposant que l'assimilation se fait dans les proportions C : N = 6 : 1.

quantité d'azote assimilé par le phytoplancton (*op. cit.*, tableau I, p. 13). "Over most of the year in Buzzards Bay the approximate daily N assimilated by phytoplankton was lower than estimated zooplankton daily ration, suggesting that detritus is the dominant particulate nitrogen pool consumed" (*op. cit.*, p. 9).

Les détritiques organiques contribuent donc pour une part substantielle, voire en majorité, à la constitution du stock de nourriture accessible aux filtreurs <sup>(1)</sup>. En outre, plusieurs auteurs dont LENZ (1977) considèrent que les particules non vivantes ne réalisent pas seulement en tant que telles une source trophique potentielle, mais qu'en outre elles permettent un recyclage de la matière organique dissoute suivant deux processus : le premier est un simple phénomène physique d'adsorption, le second, beaucoup plus efficace, résulte de la colonisation bactérienne du substrat qu'elles offrent ; ainsi les micro-organismes hétérotrophes assureront-ils le retour aux filtreurs d'une partie des substances dissoutes <sup>(2)</sup>.

Pour résumer, le diagramme ci-après illustre sommairement (et qualitativement) la structure du système des voies de transfert de la matière organique en milieu pélagique :

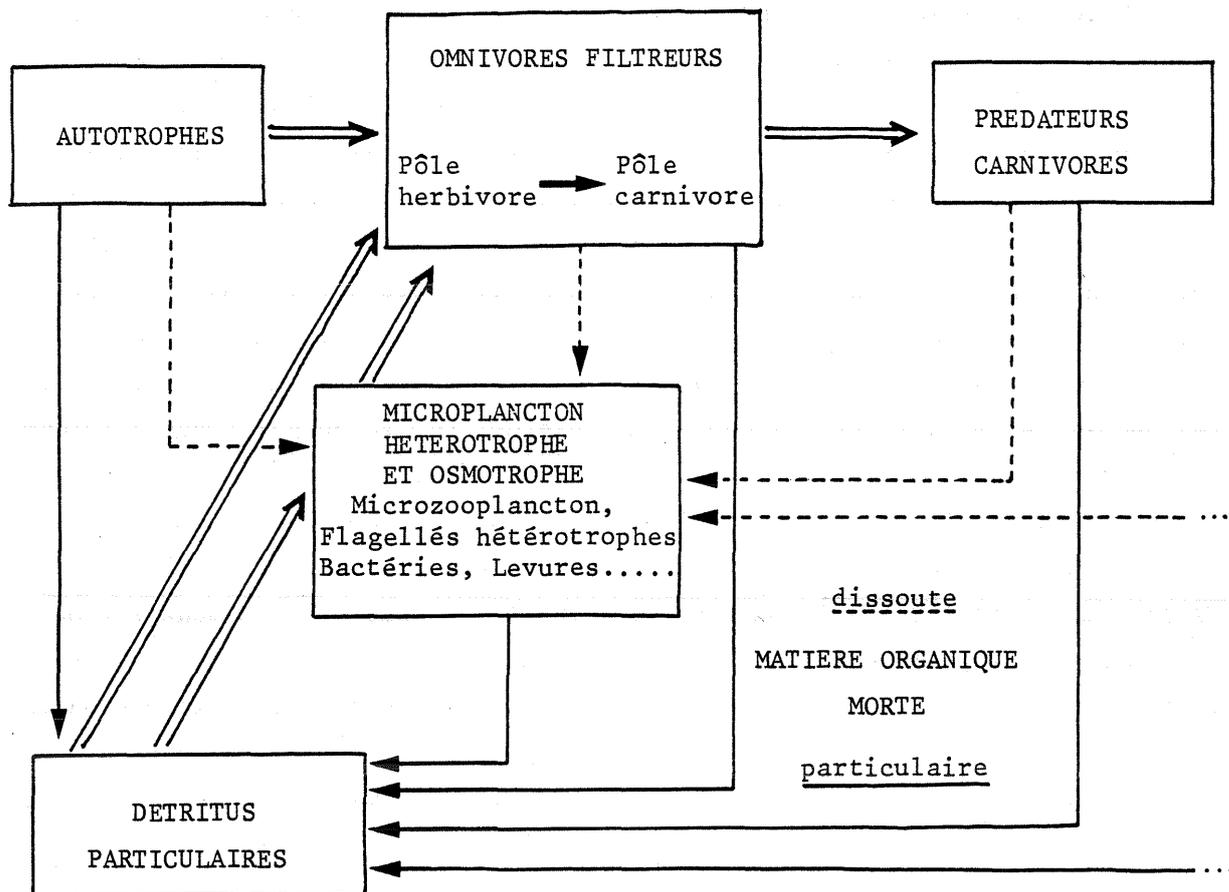
---

(1) La question qui reste en suspens est celle de la quantification du partage opéré par le zooplancton entre la ressource détritique et le phytoplancton ; l'intérêt du problème n'est pas mince : tout modèle de production primaire inclut nécessairement le contrôle exercé par les "herbivores" ("grazing pressure") sur les cellules algales. Or l'intensité du broutage (relation zooplancton → phytoplancton) est directement influencée, toutes choses égales d'ailleurs, par la qualité de l'apport trophique : en effet, si l'on se réfère aux résultats de CHERVIN (1978) que nous avons déjà évoqué, il apparaît qu'une des voies de la régulation des populations phytoplanctoniques dépend de la composition du matériel particulaire en passant par la séquence d'effets :

Fraction détritique dans la ration alimentaire → Respiration du zooplancton  
→ Phytoplancton.

Et l'étude de SWARTZMAN (1979) consacrée à la comparaison de plusieurs modèles de plancton a mis en évidence la forte sensibilité des simulations à l'expression de la dynamique du zooplancton ; ainsi une forte respiration conduit elle à l'élimination de ce dernier, tandis qu'une faible respiration entraîne un overgrazing et une instabilité du système (*op. cit.*, fig. 7, p. 157).

(2) "This second way is important in that it offers dissolved organic substances the possibility of reentering the food chain" (LENZ, *op. cit.*, p. 45). De ce point de vue, le rôle des Bactéries ne se limite pas à la reminéralisation de la matière organique morte.



Légende : Représentation schématique partielle du réseau des échanges de matière organique en milieu pélagique (modifié d'après LENZ, 1977). Les sorties du système ne sont pas figurées, en revanche une partie des entrées de matière organique morte particulaire et dissoute le sont. Les principales voies intéressant directement les Copépodes sont symbolisées par des doubles flèches. Par souci de clarté, a été omise l'adsorption des composés organiques dissous sur les particules détritiques.

Un certain nombre de problèmes liés à la compréhension de la relation phyto-zooplancton viennent d'être passés en revue. Précisons que ce point sur la question ne prétend nullement être exhaustif, principalement parce que les travaux consacrés au sujet concerné appellent des développements futurs, ensuite parce que plusieurs rubriques, qui s'insèrent naturellement dans le cadre de ces recherches, n'ont pas été abordées : ainsi n'avons nous pas fait mention des pelotes fécales, dont le matériel est pour partie recyclé, et constitue aussi pour partie une fuite du système (sortie vers les filtreurs benthiques par exemple). De même, nous avons laissé dans l'ombre le rôle dévolu à des organismes auxquels NIVAL (1979) réserve une attention spéciale : les Salpes, animaux filtreurs capables d'exercer sur le compartiment particulière une pression considérable ; d'après NIVAL (*op. cit.*, p. 130), 50 Salpes (abondance maximale dans  $1 \text{ m}^3$  en Méditerranée au printemps) de 5 cm chacune filtreraient une quantité d'eau équivalente à celle qui le serait par 75 000 *Temora*, à savoir  $160 \text{ l.h}^{-1}$ . On retiendra aussi que nous avons essentiellement centré le développement sur le flux d'énergie allant des autotrophes aux "broueteurs" (surtout les Copépodes), c'est-à-dire sur les processus d'ingestion au sens le plus large, et que nous n'avons pas parlé du flux qui va en sens contraire, constitué des *excreta* animaux directement assimilés par les Algues (processus de régénération). Enfin, les conclusions des auteurs que nous avons cités n'ont souvent qu'un caractère très provisoire : c'est fort probablement le cas, pour s'en tenir à cet exemple, de celles auxquelles conduisent les théories (qui toujours s'affrontent) relatives au mode de nutrition des Copépodes ; suivant les auteurs, ces Crustacés sont considérés comme doués d'une capacité de choix (fondé sur des critères variés) ou au contraire comme de simples grilles de capture ; sans doute la réalité ignore-t-elle ces querelles d'école, la prise de nourriture s'effectuant, entre autres, sous la double dépendance des déterminations éthologiques et des contraintes mécaniques ; et lorsqu'on constate une préférence (ainsi l'utilisation préférentielle des pics de biomasse particulière), on ignore jusqu'à quel point une attitude active du Copépode en est responsable, sachant que la probabilité de rencontre d'une particule augmente avec sa concentration dans le milieu.

L'évocation de ces multiples questions, auxquelles n'ont encore été généralement apportées, au mieux, que des réponses partielles, conduit à s'interroger sur la façon dont il faut situer l'étude des échantillons du zooplancton par rapport à ceux du phytoplancton. Si l'intérêt est plutôt focalisé sur le fonctionnement de l'écosystème, la démarche logique semblerait *a priori* être

celle suivant laquelle auto- et hétérotrophes sont traités ensembles (voir par exemple VALENTIN, 1980) ; cette option peut toutefois être discutée. Pour notre part, nous pensons que la base des données recueillies devant le site de Gravelines ne constitue pas le point de départ adéquat pour une étude descriptive qui intégrerait simultanément (au niveau de la technique d'analyse) des représentants du phytoplancton (Diatomées, Dinoflagellés) et des représentants du zooplancton ( $> 200 \mu\text{m}$ ), ceci sans parler des mesures hydrobiologiques. D'abord parce que les deux ensembles (phyto- et zooplancton) sont échantillonnés selon le même calendrier, et qu'il n'est donc pas tenu compte de la différence entre les vitesses de renouvellement des populations constitutives de chacun (cette difficulté fut déjà évoquée au chapitre II) ; ensuite, abstraction faite du déroulement des phénomènes suivant des échelles de temps différentes, on ne possède aucune information sur l'agencement spatial des essaims de zooplancton par rapport aux taches de phytoplancton ; et enfin à cause des "compartiments vides" qui, directement ou indirectement, interviennent dans le système relationnel entre producteurs primaires et zooplancton. Nous ne prétendons pas que ces obstacles interdisent d'effectuer une analyse qui opèrerait sur un lot de variables regroupant Copépodes et Diatomées ; nous estimons seulement qu'une telle démarche ne serait, au plan de l'interprétation, guère plus fructueuse que celle, plus simple, consistant à étudier séparément les ensembles phyto- et zooplanctonique, ainsi que nous l'avons fait dans ce rapport ; tout en sachant que la description de l'évolution de chaque ensemble n'est qu'une étape exploratoire.

### 3.2. PRETRAITEMENT DES TABLEAUX DE DONNEES : LA QUESTION DE LA TRANSFORMATION DES EFFECTIFS.

Les préoccupations qui amènent à utiliser la technique d'analyse en composantes principales peuvent être de natures diverses. On se rappellera que la démarche "classique" consiste en la recherche des axes principaux de l'ellipsoïde indicateur d'une distribution normale multidimensionnelle, estimés à partir d'un échantillon ; cette approche va de pair avec un inconvénient majeur : la nécessité de supposer réalisé un corps d'hypothèses difficilement vérifiables, et en outre peu plausibles dans le domaine de l'écologie marine. L'inadéquation du point de vue factorieliste, cher aux psychométriciens, a été judicieusement soulignée par DESSIER et LAUREC (1978) : "Les analyses factorielles classiques mettent l'accent sur les relations entre variables à l'intérieur d'un bloc spatio-temporel constituant la population, les prélèvements correspondant à autant de réalisations indépendantes de la loi multivariable sous-jacente. Ce

point de vue est inadapté dans la plupart des problèmes d'écologie marine. Loin d'être indépendants les prélèvements correspondent à une structure qui fait l'objet de l'étude" (*op. cit.*, annexe B, p. 303).

Aussi nous en tiendrons nous pour notre part à la position des analystes de données, telle que définie par LEBART *et al.* (1977), et suivant laquelle l'analyse en composantes principales est "... une technique de représentation ... ayant un caractère optimal selon certains critères algébriques et géométriques spécifiés, et que l'on utilise en général sans référence à des hypothèses de nature statistique ou à un modèle particulier". S'il nous paraît utile d'insister ici sur la nécessité de distinguer cette dernière conception de la précédente, c'est parce qu'en écologie est assez souvent entretenue la confusion entre transformation et normalisation des données. Ce phénomène n'est pas fortuit : FRONTIER (1973) constate que les comptages des échantillons de zooplancton font apparaître une liaison stochastique entre moyenne et variance<sup>(1)</sup>, celle-ci augmentant avec celle-là ; le lien peut être empiriquement décrit par la loi de Taylor :

$$\ln \sigma^2 = A + b \ln \mu$$

Connaissant le paramètre  $b$  (dont la valeur se situe habituellement entre 1 et 3), il est possible d'en déduire l'expression analytique de la transformation à appliquer pour stabiliser la variance, autrement dit la rendre indépendante de la moyenne :

$$x > 0 \rightarrow \begin{cases} x^{1-b/2} & b \neq 2 \\ \ln x & b = 2 \end{cases}$$

Et il se trouve, comme le note FRONTIER (1978-79), que pour des raisons mathématiques encore mal élucidées, cette même transformation normalise également les distributions. Ainsi envisagée, la normalisation apparaît comme un sous-produit de la transformation, néanmoins tout à fait précieux : LEBART *et al.* (1977) rappellent en effet que "... les calculs de l'analyse ne faisant intervenir que les moments d'ordre 2, sont surtout adaptés aux variables ayant des distributions marginales unimodales et relativement symétriques, à défaut d'être

---

(1) Ce phénomène ne se manifeste pas que pour le zooplancton, et FRONTIER est loin d'être le seul auteur à s'en être préoccupé. Il ne s'agit pas ici de tenter une compilation des travaux consacrés à ce sujet, aussi nous limiterons nous à quelques références susceptibles d'éclairer notre propos.

parfaitement normales" (*op. cit.*, p. 241). Ceci étant, le fait que nous citions ici DESSIER et LAUREC ainsi que LEBART *et al.* pourrait induire une confusion entre les points de vue de ces divers auteurs, qui ne traitent pas exactement le même problème ; pour l'ensemble des observations, on ne dispose que de l'estimation d'une variance inter-blocs apparente, somme d'une variance inter-blocs vraie (inconnue) et d'une variance intra-blocs (que l'on peut estimer à partir de répliqués). C'est à cette dernière que font référence DESSIER et LAUREC, tandis que l'argumentation de LEBART *et al.* se rapporte à la première.

Quoiqu'il en soit, si la normalité est une propriété secondairement bienvenue, la priorité revient cependant, dans les problèmes qui ici nous intéressent, à l'indépendance des variances vis-à-vis des moyennes. En effet, soit l'espèce  $j$  dont l'abondance vraie  $\zeta_j$  est une variable aléatoire ; supposons que l'échantillonnage effectué en deux instants et lieux différents fournisse des estimations non biaisées  $x_{1j}$  et  $x_{2j}$  des vraies valeurs  $\zeta_{1j}$  et  $\zeta_{2j}$  respectivement. La distance euclidienne  $d_{1,2}^2$  entre les observations 1 et 2

$$d_{1,2}^2 = \sum_j (\zeta_{1j} - \zeta_{2j})^2$$

est alors estimée par

$$\hat{d}_{1,2}^2 = \sum_j (x_{1j} - x_{2j})^2$$

$x_{1j} - x_{2j}$  est un estimateur sans biais de  $\zeta_{1j} - \zeta_{2j}$ , mais ceci n'est plus vrai pour  $(x_{1j} - x_{2j})^2$ , qui est un estimateur biaisé de  $(\zeta_{1j} - \zeta_{2j})^2$  ; en effet, en admettant que  $\text{cov}(\zeta_{1j}, \zeta_{2j})$  est un terme nul, on a :

$$E((x_{1j} - x_{2j})^2) = (\zeta_{1j} - \zeta_{2j})^2 + \text{var}(\zeta_{1j}) + \text{var}(\zeta_{2j})$$

On voit immédiatement que, si la loi de Taylor est vérifiée, le biais introduit est d'autant plus considérable que les effectifs sont forts : d'une part, les distances entre observations sont surestimées, et d'autre part le biais est accentué pour les grands effectifs du fait de la relation stochastique entre moyenne et variance. C'est l'aggravation du phénomène engendré par cette dernière cause que tente de pallier la transformation ; on notera qu'elle n'a pas pour but d'annuler le biais attaché aux distances entre observations, mais simplement de le rendre indépendant des effectifs (LAUREC, 1979). Autrement dit, si l'on s'adresse à des comptages de zooplancton, l'objectif est de

ne pas privilégier les structures des zones <sup>(1)</sup> d'abondance aux dépens de celles de plus faible densité.

En pratique, la procédure de transformation des données est donc largement utilisée, et l'on peut même dire qu'elle apparaît souvent comme un préalable routinier. De très nombreux écologistes, suivant en cela les conclusions d'IBANEZ (1971), emploient la transformation  $x_{ij} \rightarrow \ln(x_{ij} + 1)$  "afin d'atténuer les effets de la surdispersion". L'expérience montre que malgré le caractère parfois quelque peu systématique de ce choix, les résultats qui en découlent sont presque toujours satisfaisants.

Cependant, cette transformation ne correspond qu'au cas particulier pour lequel  $b = 2$  dans l'expression de la loi de Taylor ; il conviendrait donc de vérifier que la relation moyenne - variance est effectivement décrite par ce cas de figure. Or, si l'on se réfère toujours aux travaux de FRONTIER (1973), il semble que la réalité soit plus compliquée, en ce sens que la loi de Taylor ne vaut que localement : pour de nombreuses séries d'observations l'auteur constate que la valeur de  $b$  augmente régulièrement avec celle de  $\mu$ , passant progressivement, dans une même série de récoltes, de 1 pour les faibles effectifs à 2 pour les plus grands <sup>(2)</sup>. D'où la nécessité de généraliser la loi de Taylor pour tenir compte de la relation entre  $b$  et  $\mu$  ; en conséquence, FRONTIER propose le modèle <sup>(3)</sup> :

$$\sigma^2 = a \mu^{b(\mu)}$$

où l'expression  $b = b(\mu)$  est déduite de l'étude de la famille des transformations  $x \rightarrow (\ln(x + 1))^p$ , sous l'hypothèse qu'une valeur donnée de  $p$  stabilise les variances. Il vient :

$$b(\mu) = 2 (1 - (p - 1) / (\ln(\mu + 1))) (\mu / (\mu + 1))$$

---

(1) Ce terme est pris ici au sens élargi, puisque défini à la fois par ses dimensions de temps et d'espace.

(2)  $b = 1$  correspond à une distribution du nombre des échantillons en fonction des effectifs suivant une loi de Poisson : on ne peut pas rejeter l'hypothèse d'une répartition "au hasard" des organismes, dont les fluctuations quantitatives ne dépendent alors que de l'échantillonnage.  $b = 2$  traduit une loi log-normale, les variations sont alors liées à la surdispersion. Les valeurs comprises entre 1 et 2 pourraient, selon FRONTIER (*op. cit.*, pp. 232-233) exprimer une situation intermédiaire "d'équilibre dynamique entre des processus biologiques très généraux, tendant à induire des distributions log-normales, et une homogénéisation du milieu liée à la diffusion et aux mouvements turbulents".

(3) Nous conservons ici l'expression employée par FRONTIER, bien qu'elle n'apporte rien de plus que si l'on écrivait :  $\sigma^2 = f(\mu)$ .

Ces considérations ne doivent toutefois pas nous faire perdre de vue la dualité qui préside à l'application d'une transformation aux données : la procédure vise d'une part, comme nous venons de le rappeler, à satisfaire des impératifs techniques, mais elle doit d'autre part produire une échelle de variations écologiquement signifiante. Ce second aspect étend largement le champ d'intervention de la subjectivité. C'est pourquoi on se contente généralement, en pratique, d'une transformation "écrasante" (c'est-à-dire réduisant l'amplitude des variations enregistrées dans les forts effectifs par rapport à celles observées dans les plus faibles), et l'on fait donc habituellement appel à la transformation  $x \rightarrow \ln(x + 1)$ . Si se trouve vérifiée l'idée de DAGET (1976) que dans un écosystème les espèces à fort effectif sont le plus souvent celles dont le poids individuel est le plus faible, et *vice-versa*, une telle distorsion tendrait alors à rapprocher la matrice des comptages d'une matrice de biomasses : d'où un gain qualitatif de l'information contenue dans le tableau, car la biomasse fournit une référence plus riche que l'effectif pour repérer les structures dans lesquelles sont engagées des catégories zoologiques de tailles différentes.

Une fois arrêtée la décision d'appliquer une transformation écrasante, on peut néanmoins se demander s'il n'en existe pas une meilleure que le simple passage au logarithme. Si l'on se réfère à ce qui vient d'être dit en début de paragraphe, la meilleure transformation se définit selon un critère d'optimalité qui est le minimum de la mesure de la dépendance de la variance vis-à-vis de la moyenne : pour reprendre l'exemple élémentaire de la loi de Taylor, la solution optimale correspond à l'annulation de  $b$  (qui est obtenue après une transformation dont nous avons donné plus haut l'expression). Mais pour les cas concrets où l'on rencontre, entre autres possibilités, la loi de Taylor généralisée, il n'est pas *a priori* évident que l'on puisse calculer la formule analytique de la transformation adéquate, étant entendu que l'on aura préalablement défini et ajusté le modèle décrivant la relation moyenne - variance. FRONTIER (1973) rappelle en effet que si ce dernier est de la forme  $\sigma^2 = f(\mu)$ , la transformation qui rend la variance indépendante de la moyenne est :

$$x \rightarrow \int^x \frac{dt}{\sqrt{f(t)}}$$

Les calculs se compliquent très vite en même temps que l'expression de  $f$ , ce qui explique pourquoi le problème n'est le plus souvent pas abordé sous cet an-

gle, mais de manière indirecte <sup>(1)</sup> : on s'appuie sur l'expérience empirique de l'occurrence simultanée des propriétés d'indépendance, d'homoscédasticité et de normalité. Autrement dit, on suppose explicitement ou non que la transformation pour laquelle l'une des trois conditions est la moins violée constitue aussi la meilleure transformation pour la vérification approximative des deux autres. Dans cet esprit, FRONTIER (1974, fig. 69, p. 232) retient la valeur de  $p$  (paramètre de la famille  $x \rightarrow (\ln(x + 1))^p$ ) pour laquelle le  $\chi^2$  de Bartlett est minimum ; le problème est alors résolu de façon simple, puisque l'accent est mis sur l'homogénéité des variances sans que l'on se préoccupe du devenir de leur relation avec la moyenne, et une même transformation est appliquée à l'ensemble du tableau des données  $[x_{ij}]$ . Mais on peut également choisir, comme l'ont fait HOWARTH et EARLE (1979), de traiter individuellement chacune des colonnes (= variables) du tableau afin de normaliser les distributions marginales des variables ; ces auteurs emploient à cet effet la famille :

$$x_{ij} > 0 \rightarrow \begin{cases} (x_{ij}^{\lambda_j} - 1) / \lambda_j & \lambda_j \neq 0 \quad \text{pour } j \text{ fixé} \\ \ln(x_{ij}) & \lambda_j = 0 \quad \text{et } i = 1, 2, \dots, n \end{cases}$$

Pour la  $j^{\text{ème}}$  variable, la valeur optimale  $\lambda_j$  est celle qui réalise le minimum d'une fonction-objectif  $F(\lambda_j)$  combinaison linéaire des coefficients d'asymétrie (S) et d'aplatissement (K) :

$$S = (\sum_i (x_{ij} - \bar{x}_{.j})^3 / n) / s_{.j}^3$$

$$K = (\sum_i (x_{ij} - \bar{x}_{.j})^4 / n) / s_{.j}^4$$

$$F(\lambda_j) = W \cdot |S| + |3 - K|$$

où  $W$  est un coefficient de pondération ; il n'existe pas de règle pour en déterminer la valeur (HOWARTH et EARLE recommandent  $W = 2$ ), et la part d'arbitraire qui intervient dans le choix de  $W$  constitue un handicap pour la technique : en

---

(1) Pour aborder directement le problème, en s'affranchissant de la recherche de  $f$  et du calcul consécutif de l'intégrale, on peut imaginer la procédure d'optimisation suivante : on définit une fonction-objectif  $Q(\theta)$  qui exprime les variations du degré de dépendance entre moyenne et variance (prenons par exemple un simple coefficient de corrélation linéaire :  $Q(\theta) = r(\theta)$ ) en fonction du paramètre  $\theta$  (scalaire ou vecteur), lequel définit une famille de transformations  $T(\theta)$  dont on se donne *a priori* une expression analytique. Par itérations successives, on minimise ensuite  $|r(\theta)|$  : à l'étape  $i$ , on calcule les couples  $(m_i, s_i^2)$  pour les  $n$  échantillons dont les effectifs ont été transformés par  $T(\theta_i)$ , d'où l'on déduit  $|r(\theta_i)|$  ; le processus s'arrête lorsqu'est atteinte une valeur  $\theta_{opt}$  qui réalise un minimum local de  $|r(\theta)|$ . Dans le meilleur des cas, si l'expression de la transformation et le point de départ  $\theta_0$  sont bien choisis, on peut espérer aboutir au non rejet de l'hypothèse  $r(\theta_{opt}) = 0$ .

effet, si  $K > 3 \forall \lambda_j$ ,  $F(\lambda_j)$  ne présente qu'un minimum. Dans le cas contraire ( $K < 3$  localement) peuvent apparaître, suivant la valeur de  $W$ , plusieurs minima (HOWARTH et EARLE, *op. cit.*, figures 3, 4 et 6, pp. 52-53).

Dans la suite du chapitre, nous présenterons deux analyses <sup>(1)</sup> du peuplement zooplanctonique de Gravelines. La première concerne les prélèvements recueillis entre novembre 1974 et juillet 77, dont les effectifs ont été soumis à la transformation habituelle  $x \rightarrow \ln(x + 1)$ , appliquée à l'ensemble du tableau des comptages. La seconde analyse en revanche, orientée vers une étude fine de la période de surveillance (février 78 à avril 79), a préalablement fait l'objet d'un examen de l'impact sur les résultats de diverses transformations. Nous avons d'abord pour cela emprunté la démarche de FRONTIER (1974), qui procède par essais de quelques formules classiques dont l'effet est traduit par la valeur du  $\chi^2$  de Bartlett : on constate alors (cf. tableau IV) que ce sont les transformations de type logarithmique pour lesquelles les variances des différentes catégories zoologiques (= variables) apparaissent entre elles les moins hétérogènes ; néanmoins leur stabilisation n'est jamais obtenue. Si l'on examine dans le même temps la part d'inertie extraite par les premiers axes, on remarque qu'elle ne manifeste guère de changement. Mais les configurations réduites des nuages de points se déforment progressivement au fur et à mesure que les forts effectifs sont plus "écrasés", sans toutefois pour autant que se trouvent perturbées les positions relatives des éléments dans l'ensemble des points-échantillons ou dans celui des vecteurs-variables, pas plus que les relations entre configurations duales ; autrement dit, la structure sous-jacente est suffisamment robuste pour ne subir qu'une distorsion, sans être notablement bouleversée, ce qui permet d'écarter l'hypothèse d'un artéfact. D'un autre côté, cette robustesse pourrait amener à regarder comme dépourvue d'intérêt la question du choix de la transformation. Ce n'est évidemment pas le cas : si la somme  $\tau_1 + \tau_2$  se maintient effectivement aux alentours de 50 %, la qualité de l'information extraite, quant à elle, change au fur et à mesure que l'on diminue la part qui revient à la variabilité de la variance due à sa relation avec la moyenne. Concrètement, si l'on analyse la période de surveillance sans transformation préalable, le premier axe est alors un facteur de taille : la discrimination entre variables est médiocre, presque toutes sont plus ou moins fortement corrélées entre elles et orientées vers l'un des pôles de l'axe. Dans l'espace dual, la configuration des points-observations est irrégulière : forte

---

(1) La technique utilisée est l'analyse en composantes principales normée, où les variables sont centrées et réduites : la représentation obtenue est optimale pour les points-observations (prélèvements), dont le barycentre vient coïncider avec l'origine des axes du fait du centrage des variables.

densité près de l'origine, compensée par quelques échantillons occupant une situation largement excentrée (principalement les points - stations de juin et juillet 78, qui réalisent de forts scores pour la plupart des catégories zoologiques recensées) ; une grande part de la variance expliquée n'est alors attribuable qu'à quelques observations facilement décelables à la lecture du tableau des données. La procédure de transformation, si elle n'affecte guère les taux de l'inertie extraite par les premiers axes (tableau IV), en assure néanmoins la redistribution, au sens d'un enrichissement de l'information acquise : l'examen des projections sur le plan I-II montre un déploiement du faisceau des vecteurs - variables (atténuation du facteur de taille) en même temps qu'un rééquilibrage dans la densité des points - observations, qui se répartissent de manière plus régulière autour de l'origine des axes. La restauration du rôle de la variabilité indépendante des fluctuations de la moyenne permet d'étendre le pouvoir de résolution de l'analyse à l'ensemble des données, et de ne plus restreindre la portée de la technique à la détection de quelques irrégularités flagrantes.

Transformation : x +	Transformations appliquées à l'ensemble de la matrice des comptages						Application d'une transformation à chaque variable, après examen de la distribution marginale
	x	$\sqrt{x+c}$	$\sqrt[3]{x}$	$\ln(1+x)$	$(\ln(1+x))^2$	Arg sh (x)	
Valeur du $\chi^2$ de Bartlett calculé pour les variances des variables : (v = 23)	5843	1954	864	177	170	190	1325
des observations : (v = 44)	3255	884	369	24.45	62.22	25.59	160
Taux d'inertie extraite par les deux premiers axes (ACP avec centrage et réduction des variables) $\tau_1$ (%)	23.48	26.11	26.10	22.55	25.42	22.28	27.41
$\tau_2$ (%)	18.45	20.29	20.84	18.05	20.19	17.84	20.21
Taux d'inertie extraite par l'ensemble des trois premiers axes $\tau_1 + \tau_2 + \tau_3$ (%)	55.65	57.45	56.86	49.22	54.88	48.67	57.20

Tableau IV : Effet de différentes transformations sur la réduction de l'hétérogénéité des variances (mesurée par le  $\chi^2$  de Bartlett) et sur la part de variance expliquée par les premiers axes. On notera que la variance des variables n'est stabilisée pour aucun des cas considérés (en effet :  $\chi^2(.05; 23) = 35.172$ ).

En fin de compte, pour constituer le tableau des données de la période de surveillance qui sera soumis à l'analyse, nous avons retenu une approche empirique intermédiaire entre celles de FRONTIER (1974) et de HOWARTH et EARLE (1979). Elle consiste à essayer pour chaque variable quelques transformations <sup>(1)</sup>,

(1) Les essais font appel à :  $\sqrt{x+3/8}$  ;  $\sqrt[3]{x}$  ;  $\ln(1+x)$  ;  $(\ln(1+x))^{1.5}$  ;  $(\ln(1+x))^2$  ; Arg sh (x).

et à retenir celle qui symétrise au mieux (lorsque c'est possible) la distribution marginale de la variable considérée ; ceci tout en s'assurant que l'ensemble des variances ne devient pas trop hétérogène (cf. tableau IV, dernière colonne). Les effets des différentes transformations choisies sont graphiquement illustrés par la figure 25. On retiendra :

- que les résultats ne sont guère convaincants pour les variables comportant de nombreux zéros (oeufs et alevins de Téléostéens par exemple), qui pourraient être remplacées par des variables discrètes à deux états (présence - absence). Mais qu'au contraire on atteint pratiquement la normalité pour la distribution des comptages de *Centropages hamatus*.
- que pas plus qu'après les essais précédents, où une même transformation étant appliquée à toutes les variables, on n'est parvenu à se débarrasser de la liaison moyenne - variance.
- qu'enfin cette relation n'est pas ici le seul fait de la répartition aggroupée des organismes, étant donné que les échantillons sont certes prélevés en plusieurs stations, mais que celles-ci sont visitées au cours des différents mois de l'année.

D'un point de vue plus général, nous conclurons ce paragraphe en reprenant l'opinion défendue par DESSIER et LAUREC (1978), et selon laquelle, à un problème donné, ne répond pas une analyse optimale : il faut savoir faire preuve d'empirisme, et ne pas hésiter à essayer diverses variantes des techniques d'analyse d'inertie, étant supposées connues les implications (au niveau de la réflexion écologique) associées à chaque variante (voir à ce sujet CHARDY *et al.*, 1976 ; BLANC *et al.*, 1976 ; et aussi LAUREC, 1979, fig. I-1, p. 81). Le problème posé est alors envisagé de divers points de vue mutuellement complémentaires. En pratique, il ne saurait néanmoins être question de remplacer la masse des données par une multiplicité d'approches, et l'on pourra se contenter de la recherche d'un codage minimal en contrepoint d'une analyse utilisant toute l'information quantitative : "Il est vain de chercher l'approche uniformément optimale. La combinaison d'études passant par un codage logique, avec d'autres utilisant des variables quantitatives constitue en fait la meilleure démarche" (DESSIER et LAUREC, *op. cit.*, p. 299). Un exemple sera fourni plus loin (§ 3.3.4.) d'un même lot de données traité selon deux voies distinctes.

### 3.3. SCHEMA GENERAL DE L'EVOLUTION SAISONNIERE DES POPULATIONS ZOOPLANCTONIQUES.

Conformément au plan adopté dans les deux premiers chapitres, on s'intéressera d'abord au déroulement des phénomènes intervenus pendant la période d'étude de projet (1974-77), afin de détecter si cette dernière présente ou non de notables différences avec la période de surveillance écologique du site (1978-79).

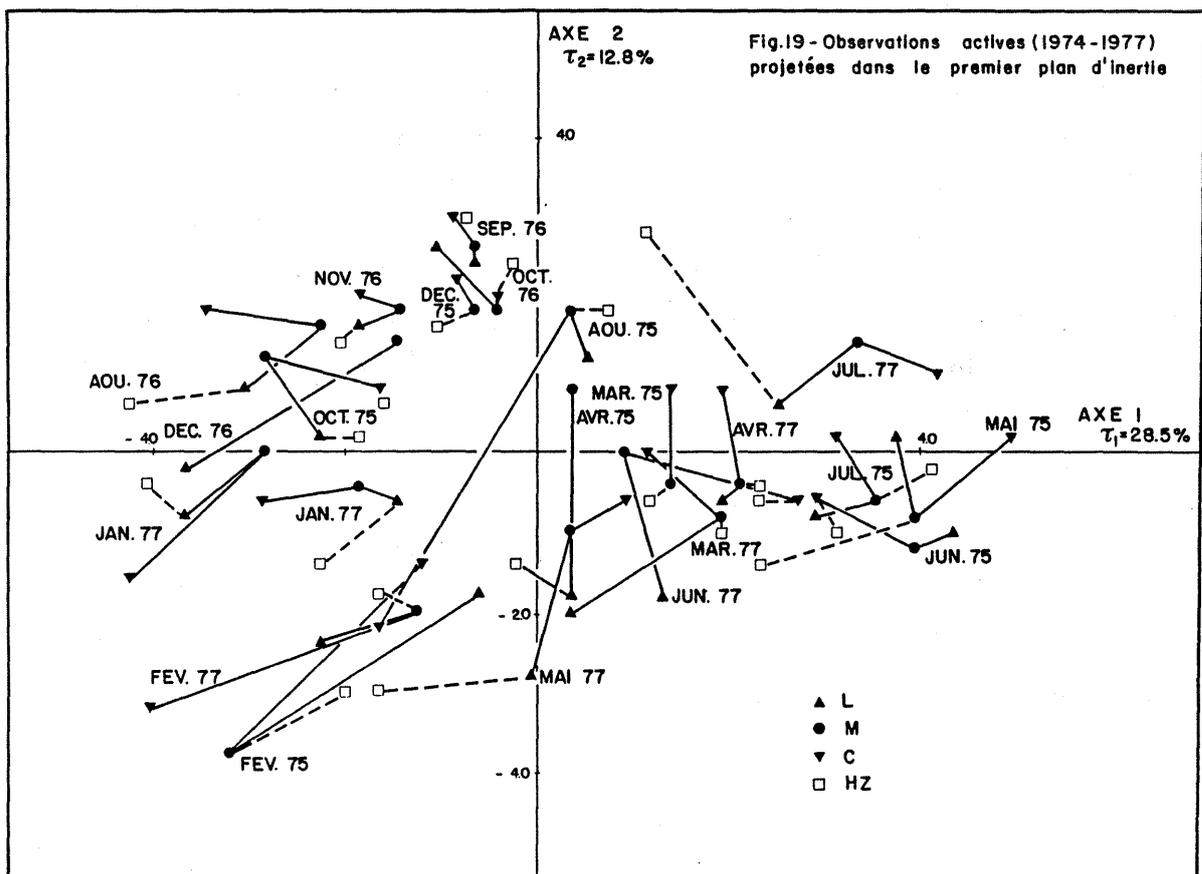
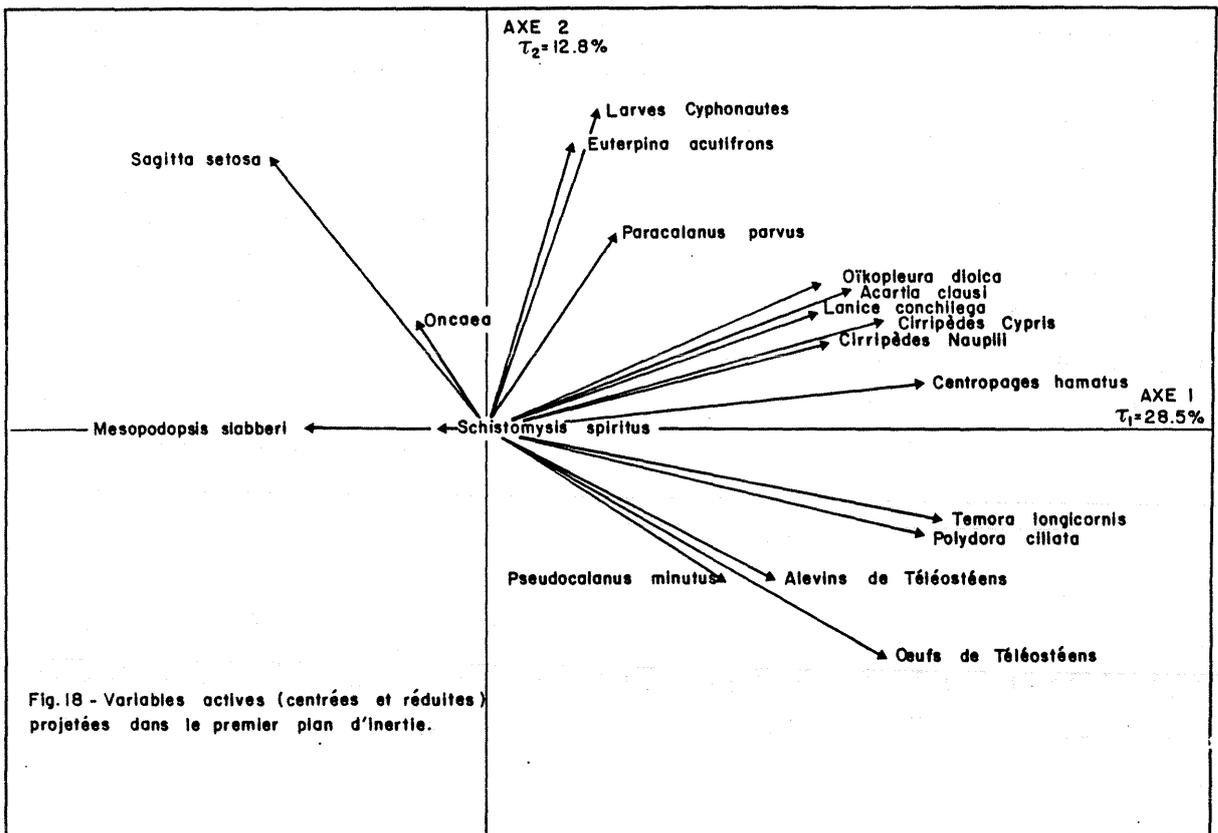
#### 3.3.1. Variables et observations actives.

18 variables participeront à cette première analyse : ce sont des organismes de l'holoplancton (représentés par 7 Copépodes, 2 Mysidacés, 1 Appendiculaire, 1 Chaetognathe) ainsi que des larves méroplanctoniques (*nauplii* et *cypris* de Cirripèdes, larves cyphonautes de Bryozoaires, larves d'Annélides) ; sont également dénombrés les oeufs et larves de Téléostéens. L'ensemble de ces animaux est capturé au filet WP2 (200  $\mu$ m de vide de maille). Les observations, au nombre de 84, ont été réalisées aux quatre stations C, M, L et HZ entre novembre 74 et juillet 77 ; le plan d'échantillonnage est entaché des lacunes (interruptions) dont nous avons parlé dans les chapitres précédents (cf. § 1.2.2. et § 2.2.1.).

Le tableau des abondances fait l'objet d'un prétraitement qui vient d'être discuté : aux comptages est appliquée la transformation  $x \rightarrow \ln(x+1)$ . Ensuite est obtenue une image de la matrice des données, formée des projections des points-observations sur les plans engendrés par les premières directions propres de la matrice des similitudes entre variables. La technique employée ici est en effet l'analyse en composantes principales, les variables étant préalablement centrées ; de plus, afin d'équilibrer leurs contributions à la définition du sous-espace, elles sont aussi réduites : la forme d'inertie n'est donc pas la matrice des variances-covariances (trop affectée par le poids des catégories zoologiques numériquement les plus abondantes), mais celle des corrélations empiriques inter-variables.

#### 3.3.2. Résultats.

Les configurations duales dans le plan I-II apparaissent aux figures 18 et 19 ; si l'on se réfère d'abord à la représentation optimale des observations dans le sous-espace des variables (figure 19), on note la mise en évidence



d'une direction préférentielle d'allongement du nuage des points, laquelle correspond à la variation saisonnière ; comme pour le "compartiment" hydrobiologique, elle constitue la première source de variation cohérente extraite sur le site (cf. § 1.3.3.). Elle masque en particulier la variation intra-campagne, la figure 19 montrant en effet que les projections des stations visitées lors d'une même croisière demeurent proches les unes des autres (sauf dans quelques cas : août 75 et juillet 77 par exemple). Qui plus est, ces groupes de points-stations, lorsqu'ils décrivent des échantillons récoltés le même mois à une ou deux années d'intervalle, viennent occuper des positions voisines dans le premier plan d'inertie. Cette homogénéité interannuelle est cependant beaucoup plus marquée en automne-hiver qu'au printemps et en été, où elle souffre parfois de notables exceptions : on remarquera en particulier la situation "hivernale" du mois d'août 76 ; les effectifs de nombreuses espèces (surtout les Copépodes, sauf *Oncaea*) atteignent à ce moment un niveau inhabituellement bas, pendant que prolifèrent les larves de Bryozoaires. Un retour progressif à une structure faunistique "normale" <sup>(1)</sup> s'amorce dès le mois de septembre pour s'achever en fin d'automne.

Abstraction faite de ces quelques écarts, si l'on observe conjointement les orientations relatives des vecteurs-variables dans le sous-espace dual (figure 18), l'axe I apparaît alors globalement comme un facteur de taille ; autrement dit, dans la hiérarchie des sources de variations, c'est le maintien sur le site de la taxocoenose étudiée qui l'emporte, et qui induit un caractère de similitude globale entre observations pour l'ensemble des variables (en effet, à l'exclusion des oeufs et larves de Téléostéens, des larves d'Annélides, et des Mysidacés, ces derniers n'étant d'ailleurs au plus représentés que par quelques dizaines d'individus dans 10 m<sup>3</sup>, les autres zooplanctontes sont en règle générale toujours recensés sur le site). La première opposition est donc celle entre la période d'abondance maximum de la majorité des organismes (sauf Mysidacés et Chaetognathes), s'étendant d'avril à juillet, et celle de la raréfaction de l'ensemble du zooplancton (minimum hivernal en janvier-février). Bien entendu, ce schéma d'alternance ne se réalise pas de façon synchrone pour toutes les variables. et les déphasages entre les pics d'abondance de chacune permettent d'établir une chronologie plus fine de la succession des événements ; ainsi l'axe II sépare-t-il deux périodes de transition distinctes (figure 19) :

---

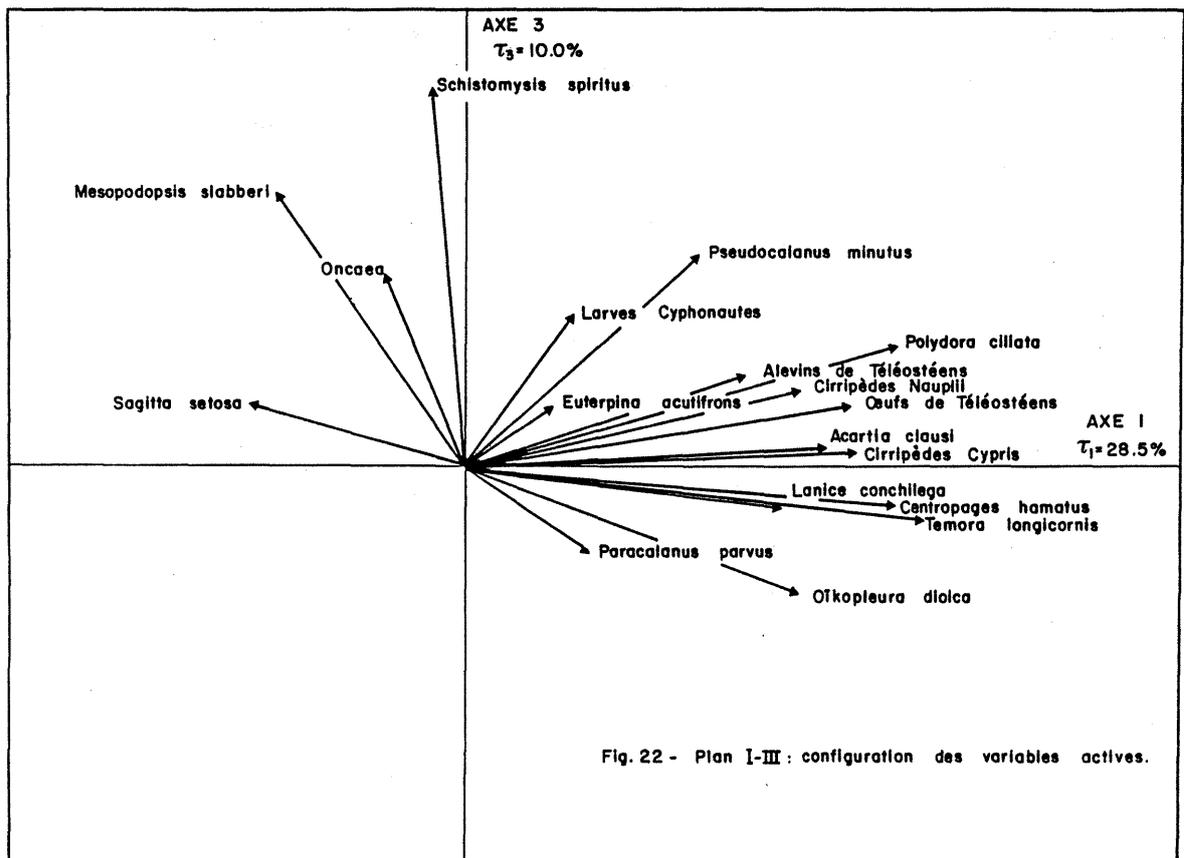
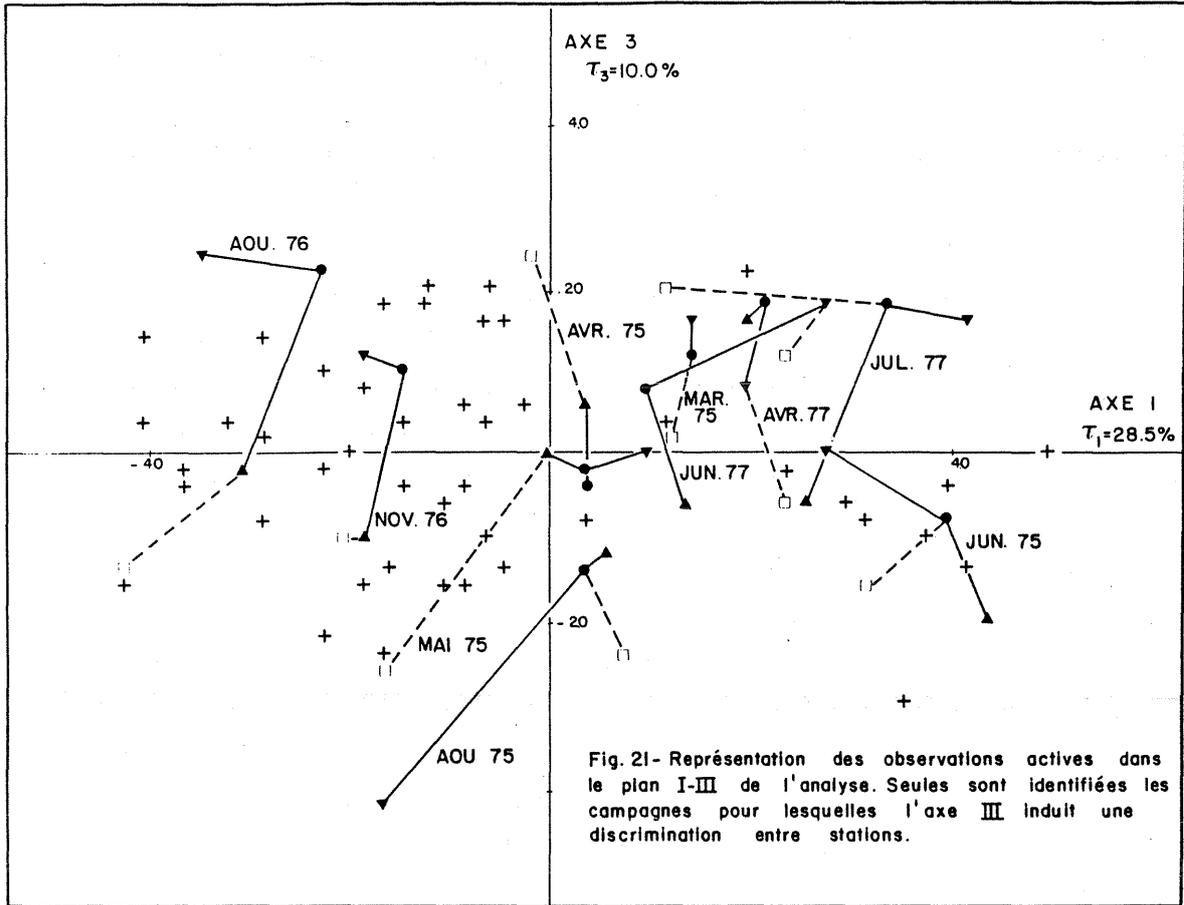
(1) La comparaison est ici implicitement faite avec l'automne 75 ; nous verrons plus loin que la conclusion est renforcée par la prise en compte des données de 1978. La prolifération des larves cyphonautes serait une conséquence des conditions climatiques ayant régné au cours de l'été 76.

les mois d'automne, qui se caractérisent par une forte similitude entre observations réalisées lors d'une même croisière, et qui s'opposent au groupe beaucoup plus mal défini des mois du début du printemps. Cette époque du redémarrage de la croissance de la plupart des populations est plus délicate à cerner, d'une part parce que l'hétérogénéité intra-campagne y est bien plus marquée (elle s'ébauche dès le mois de février), et elle est d'autre part plus affectée par la variabilité interannuelle. Concernant ce dernier point, nous reprendrons une remarque déjà formulée lors de l'étude du phytoplancton (§ 2.2.2.) : les projections des points - stations du mois de mai 77 sont, dans le repère engendré par les trois premiers axes (figures 19 et 21), plus proches des projections des points - stations d'août 75 que de celles de mai 75. La référence au sous-espace dual (figures 18 et 22) et aux données permet d'expliquer la situation de la campagne de mai 77 : à cette époque s'observe un décrochement "inhabituel" dans le profil des abondances mensuelles de plusieurs Copépodes (*Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, et dans une bien moindre mesure *Euterpina acutifrons*) ; ce creux de mai 77 affecte aussi d'autres espèces, on ne peut cependant plus le qualifier cette fois d'inhabituel, car il est aussi observé en 75 mais pas en 78 (pour *Pseudocalanus minutus*), ou au contraire en 78 mais pas en 75 (pour *Acartia clausi*).

Nous ne considérerons néanmoins cette variation interannuelle que comme un écart à un processus moyen, lequel sera en première approximation supposé stable, eu égard au faible nombre d'années pour lequel il est décrit : ce processus est celui de la succession saisonnière des populations zooplanctoniques devant Gravelines, tel qu'illustré par la figure 18, et que nous reverrons sous une forme plus détaillée lorsque nous analyserons les données de la période de surveillance. On peut cependant noter dès à présent le classique relai des dominances (en nombre d'individus) entre les principales espèces dans le peuplement des Copépodes : en février - mars la population la plus abondante est celle des *Pseudocalanus minutus*, puis au cours de l'année cette première place est occupée successivement par *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia clausi*, la fin de l'automne et le début de l'hiver voyant se développer *Euterpina acutifrons* et *Paracalanus parvus*.

Outre cette variation saisonnière inter-campagnes, existe aussi une variation intra-campagne. Nous y ferons ici référence, comme nous l'avons fait dans les chapitres précédents, en usant de l'abus de langage qui consiste à parler d'hétérogénéité spatiale. On retiendra toutefois qu'en zone littorale





brassée par les courants de marée (situation rencontrée devant Gravelines) l'échantillonnage ne permet pas de distinguer, dans la variabilité enregistrée lors d'une même croisière, la part qui revient à la variation temporelle de celle attribuable à la variation spatiale ; pour détecter celle-ci, il faudrait échantillonner en même temps aux quatre stations, alors que si l'on s'intéresse à la première il faut suivre la masse d'eau. En pratique, on connaît mal le mouvement relatif du navire par rapport aux masses d'eau, et l'on reçoit un signal résultant à la fois de la répartition du plancton et des changements (= déplacement de la structure + son évolution dans le temps, à l'échelle de la journée) qu'elle subit pendant la durée de la croisière.

La figure 21 (plan I-III de l'analyse) complète l'image de cette variation intra-campagne, qui apparaissait déjà à l'examen de la figure 19 (plan I-II) ; ne s'y trouvent identifiées que les quelques campagnes pour lesquelles la séparation entre les stations introduite par l'axe III est la plus nette. En gros, il s'établit suivant cet axe un ordonnancement des points C, M et L, avec tantôt le point C vers le pôle positif (mars et juin 75, août et novembre 76, juin et juillet 77), tantôt l'inverse (avril et août 75, avril 77). La position de la station HZ par rapport aux trois autres ne semble quant à elle obéir à aucune règle simple. La référence au sous-espace dual (figure 22) montre que l'extraction du troisième axe est surtout le fait des Mysidacés (contribution absolue à l'axe III de *Schistomysis spiritus* : 36 % ; de *Mesopodopsis slabberi* : 19 %) et dans une moindre mesure des deux Copépodes *Pseudocalanus minutus* (C.A. = 11 %) et *Oncaea* sp. (C.A. = 10 %), ces quatre variables s'orientant vers le pôle positif de l'axe.

### 3.3.3. Observations illustratives.

Dans le plan engendré par les deux premières directions propres de la matrice des corrélations inter-variables calculée pour la période 1974-77 ont été projetées les observations réalisées au cours de la période de surveillance (février 78 - avril 79). Leur situation est présentée à la figure 20 : les positions des campagnes de 78 reproduisent assez fidèlement le schéma selon lequel s'ordonnent celles des années antérieures, et la même conclusion peut être retenue pour le début de l'année 79. Il existe bien entendu des différences entre ces deux années d'étude, sur lesquelles nous reviendrons en détail à l'occasion d'une analyse spécialement consacrée à la période dite de surveillance écologique. Dans ce paragraphe, il nous importe seulement de souligner le fait que le peuplement zooplanctonique a suivi une évolution saisonnière qui globalement se révèle stable entre la fin de 74 et le début de 79. Cette con-

clusion ne s'applique qu'à ces quelques années d'étude, et ne doit en aucun cas être extrapolée, car l'extension temporelle de l'échantillonnage est beaucoup trop restreinte pour permettre de déceler une éventuelle tendance dans l'évolution des abondances annuelles ; à cet égard, on se souviendra que COLEBROOK (1978), à partir de données collectées une trentaine d'années durant (1948-1975) en différents secteurs de l'Atlantique nord-est et de la Mer du Nord, a mis en évidence une dérive générale affectant les populations de Copépodes, cette tendance exprimant la diminution des abondances moyennes annuelles de chaque espèce <sup>(1)</sup>. Le problème est d'une autre nature pour la courte durée de notre étude, pour laquelle on peut s'en tenir à l'hypothèse d'un renouvellement cyclique stable des populations, étant entendu que cette approximation ne vaut que localement dans le temps, et s'applique plutôt à la structure du peuplement qu'à ses variations d'abondance (voir ci-dessous).

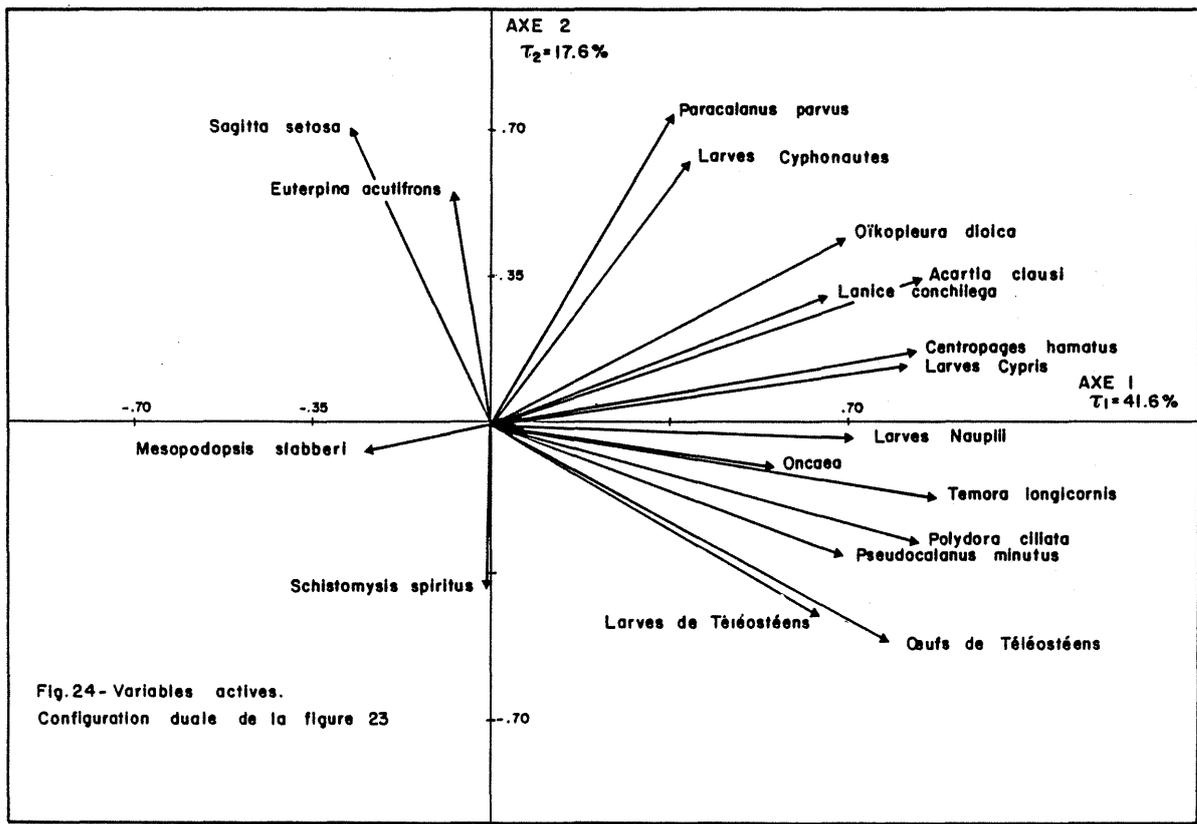
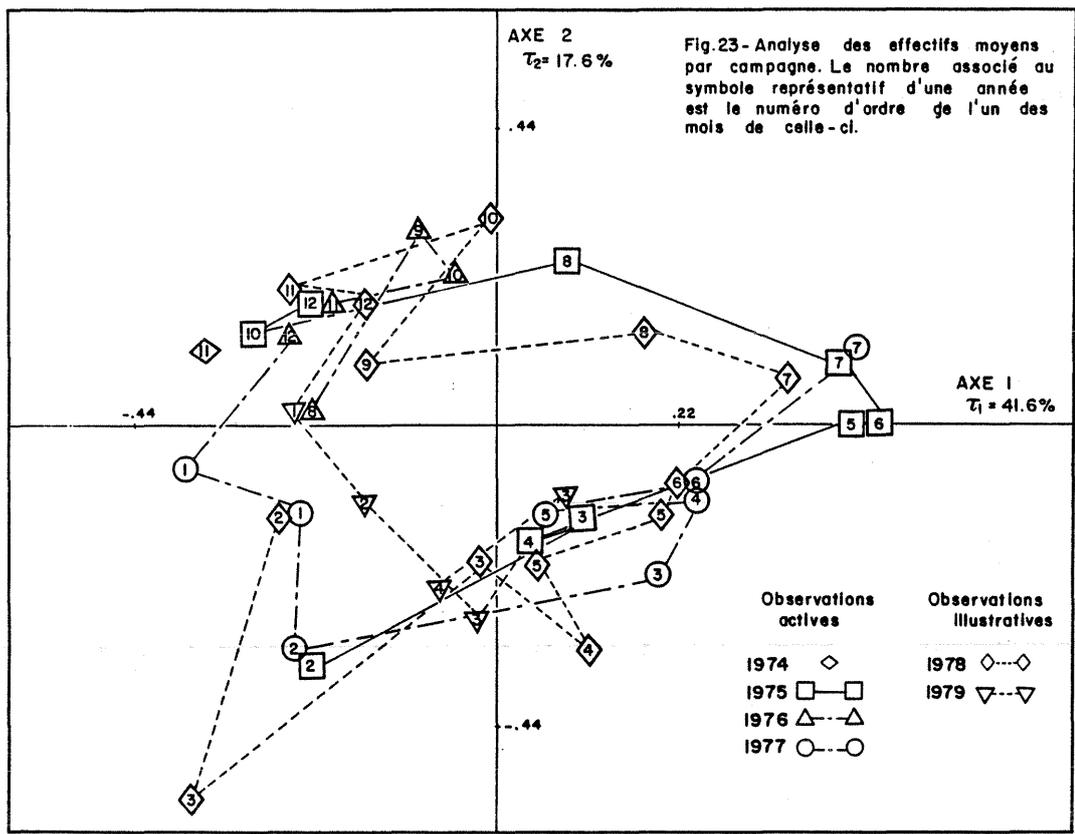
#### 3.3.4. Conclusion.

Pour donner une image plus claire de la reproductibilité du cycle du peuplement zooplanctonique, et aussi afin de légitimer l'hypothèse d'une stationnarité conservée aussi bien lors des études de projet (1974-77) que pendant celles de surveillance (78-79), nous présentons le résultat (figures 23 et 24) d'une analyse en composantes principales normée, où les observations de chaque variable ne sont plus des abondances moyennes calculées pour chaque station d'une campagne donnée : les stations sont cette fois confondues, et les observations deviennent des abondances moyennes estimées pour chaque croisière d'une année donnée <sup>(2)</sup> ; les variables sont centrées et réduites, les croisières ef-

---

(1) Le phytoplancton montrerait la même tendance (COLEBROOK, com. pers.).

(2) A titre de comparaison avec les résultats présentés ici, on consultera ceux obtenus par LAUREC *et al.* (1981), qui ont analysé de manière différente les données collectées devant Gravelines : l'ensemble des observations effectuées entre 74 et 79 est actif, chacune étant définie comme les abondances moyennes par campagne calculés sur les effectifs transformés (par  $x \rightarrow \ln(x+1)$ ) de 15 variables (manquent les oeufs de Téléostéens, *Schistomysis spiritus* et *Pseudo-calanus minutus*). Le tableau ainsi construit est ensuite décrit par une ACP de la matrice des variances-covariances inter-taxons (*op. cit.*, fig. 6) ; de plus, ayant admis d'une part que les prélèvements issus d'une même campagne constituent des réplicats indépendants, et que d'autre part la distribution dans le plan I-II des points-échantillons de chaque croisière autour du barycentre de celle-ci ne s'écarte pas trop d'une loi normale bivariée, ces auteurs associent à l'estimation de la moyenne théorique de chaque campagne une ellipse de confiance correspondant au seuil de risque de 5% (*op. cit.*, fig. 7 à 9). Les graphes font ressortir l'excellente précision des mesures entre août 76 et juillet 77. Enfin leur approche, parce que différente, éclaire le problème d'un autre point de vue : les variations pluriannuelles sont beaucoup plus nettes quand les variables ne sont pas réduites, alors qu'elles sont fort atténuées dans notre propre analyse qui part d'une matrice de corrélations. Concrètement, il faut sans doute voir dans cette différence l'effet d'une variabilité interannuelle d'abondance à l'intérieur d'un système dont la structure peut être considérée comme inchangée. La définition de l'état de référence inclut donc deux aspects antinomiques (en regard de sa validité) : importance des variations pluriannuelles apparentes, persistance de la structure du peuplement. Dans ce chapitre est privilégiée la description du second phénomène.



fectuées entre 74 et 77 constituent les observations actives, et celles réalisées en 78-79 sont projetées en points illustratifs (cette analyse ne va pas aussi loin que celle effectuée sur le même lot de données par LAUREC *et al.* (1981), qui proposent pour état de référence un cycle moyen dans lequel les observations sont des abondances moyennes mensuelles, les années 74 et 79 étant confondues). Etant donné que cette procédure supprime, dans le nuage des observations, la part de dispersion des points qui revient à la variance intracampagne, le premier plan extrait maintenant près de 60 % de l'inertie. Les croisières s'y trouvent projetées selon un cycle qui se déroule de manière relativement constante d'une année à l'autre (figure 23) ; on notera que les observations de 78-79, qui n'ont pas participé à la définition des axes, viennent s'intégrer dans ce schéma d'une façon tout à fait cohérente. Néanmoins, et de même que pour les années antérieures, quelques points s'écartent notablement de la situation moyenne : c'est par exemple le cas de la campagne du 2 mars 78 ; le retour aux données et l'examen de la configuration des variables dans le sous-espace dual (figure 24) permettent d'identifier celles qui sont responsables de la position excentrée du point : absence dans les prélèvements du Copépode *Paracalanus parvus*, ainsi que des larves cyphonautes (Bryozoaires) et *cypris* (Cirripèdes) ; on enregistre de plus au même moment une chute des effectifs de *Centropages hamatus*, *Acartia clausi*, bien moins nette pour *Euterpina acutifrons*. La croisière du 19 septembre 78 manifeste aussi un décrochement par rapport à celles qui l'encadrent (17 août et 12 octobre), mais il est plus difficile d'en attribuer la cause à un petit groupe de variables ; contrairement au cas précédent, on ne peut guère détecter l'intervention prépondérante de quelques unes d'entre elles émergeant de l'influence combinée de l'ensemble. Toutefois, le peuplement total des Copépodes connaît à cette époque une légère baisse d'effectif, qui est surtout due à deux espèces : *Centropages hamatus* et *Acartia clausi* (la population de cette dernière augmentant ensuite pendant l'automne doux de 78). On observera enfin une dernière particularité, sur laquelle nous reviendrons dans le paragraphe suivant, et qui concerne les caractères du peuplement pendant l'hiver 78-79.

Nonobstant ces écarts au cycle saisonnier moyen, nous estimons pouvoir conclure à la reproductibilité de l'évolution annuelle de la structure du peuplement (plus exactement de la taxocoenose) échantillonné devant Gravelines pendant toute la durée de l'étude, y compris le début de la surveillance écologique du site. Nous retrouvons là un résultat obtenu dans les deux premiers chapitres, à savoir que l'on peut étendre la durée de l'état de référence au moins jusqu'au début de 1979.

### 3.4. ANALYSE DETAILLÉE DE LA PÉRIODE DE SURVEILLANCE.

#### 3.4.1. Le tableau des données.

A la différence de l'analyse précédente, la construction du tableau intègre cette fois une partie de l'information extraite des échantillons prélevés au filet "80  $\mu\text{m}$ ", et le nombre des variables actives est porté à 24. Pour les populations de Copépodes sont prises en compte des mesures tenant à leur dynamique, telles que celles des variations d'abondance du premier des stades copépodites (pour *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* et *Acartia clausi*) ou des femelles ovigères (celles de *Pseudocalanus minutus*, d'*Oncaea* sp., et d'*Euterpina acutifrons*). Nous avons fusionné deux fichiers de données (celui des comptages effectués sur les échantillons prélevés au filet "200  $\mu\text{m}$ ", avec celui concernant le filet "80  $\mu\text{m}$ ") en conservant, pour les espèces concernées, le rapport des abondances copépodites I/adultes, tel qu'estimé à partir des prélèvements "80  $\mu\text{m}$ ". Le tableau analysé comprend donc à la fois des effectifs observés (ceux des échantillons "200  $\mu\text{m}$ ") et pour les stades copépodites des effectifs extrapolés.

La mise en commun des deux types de prélèvements, si elle se révèle potentiellement enrichissante au plan de l'interprétation, n'est pas satisfaisante (parce que non justifiée) du point de vue strictement quantitatif : les deux engins de récolte ne travaillent pas avec la même efficacité, et les échantillons pris au filet "80  $\mu\text{m}$ " ne sont pas directement comparables à ceux obtenus avec un filet "200  $\mu\text{m}$ ". En effet, la différence entre coefficients de filtration induit une différence entre les biais attachés à chacun des deux types d'échantillonnage. Il n'est pas possible d'admettre l'absence de cette différence entre biais, mais on peut par contre supposer que le biais qui affecte l'estimation du rapport des effectifs copépodites I/adultes (dans les échantillons "80  $\mu\text{m}$ ") demeure le même pendant toute la période d'étude <sup>(1)</sup>, c'est-à-dire indépendant de la concentration du zooplancton dans le milieu. La surestimation probable du nombre des copépodites n'est pas en soi un obstacle à la mise en oeuvre de l'analyse, car cette dernière procède d'abord par centrage <sup>(2)</sup> (puis réduction) des variables, et ce ne sont alors plus les abondances absolues qui interviennent ; remarquons néanmoins que la constance du biais

---

(1) Ce biais entraîne dans l'élaboration du tableau analysé une surestimation de l'abondance des copépodites due à la sous-estimation du nombre des adultes qui évitent plus facilement un filet "80  $\mu\text{m}$ " qu'un filet "200  $\mu\text{m}$ ".

(2) Le centrage ayant précisément pour effet de supprimer les différences systématiques d'abondance entre variables au cours du cycle annuel.

n'est jamais qu'une hypothèse de commodité, qui laisse dans l'ombre des difficultés comme le colmatage possible des filets <sup>(1)</sup> de plus faible maillage, ou encore une éventuelle ségrégation spatiale entre juvéniles et adultes.

Les observations sont au nombre de 45, chacune étant définie comme le vecteur dont les composantes sont les estimations d'abondance moyenne de chaque variable en une station (C, M ou HZ) de l'une des 18 campagnes menées entre le 7 février 1978 et le 10 avril 1979.

#### 3.4.2. Résultats.

Ils sont présentés graphiquement à la figure 26, qui montre la superposition des projections des observations dans le sous-espace (plan I-II de l'analyse) des variables, et de celle des variables dans le sous-espace dual. Cette double projection met très clairement en évidence la chronologie des successions dans le peuplement zooplanctonique. En fin d'hiver et début de printemps apparaissent les femelles ovigères de *Pseudocalanus minutus* et d'*Oncaea* sp.. Pour les premières, le maximum atteint le 2 mars 78 (de l'ordre de 40 individus pour 10 m<sup>3</sup> au point HZ) ne se reproduit pas avec autant d'intensité l'année suivante (deux individus au plus pour 10 m<sup>3</sup> le 13 mars 79) ; cette chute d'un ordre de grandeur, qui affecte non seulement les femelles grainées mais aussi la totalité des *P. minutus* adultes, est *pro parte* responsable du décalage entre les positions des points stations de l'hiver 78 d'une part, et celles de l'hiver 79 d'autre part. On ne trouve pas de différence interannuelle comparable pour *Oncaea* sp., bien que la pointe de femelles ovigères enregistrée au point HZ le 30 mai 78 (environ 100 ind./10 m<sup>3</sup>) ne soit plus dépassée par la suite. Pour ces deux populations, la période d'abondance des femelles en état reproductif correspond à celle de l'ensemble des adultes (*Oncaea* sp.), ou bien la précède (les plus forts effectifs de *P. minutus* sont atteints en mai-juin ; ce n'est toutefois plus à ce moment que cette population domine en nombre celles des autres Copépodes).

On observe encore au printemps l'arrivée dans le peuplement de larves méroplanctoniques : première poussée des *Polydora ciliata* en mars-avril, ainsi que des *cypris* de Cirripèdes ; plus tard dans la saison, les larves de *Lanice conchylega* sont à leur maximum d'abondance (800 ind./10 m<sup>3</sup> le 20 juin 78 au point M), à peu près en même temps que les oeufs et alevins de Téléostéens. Con-

---

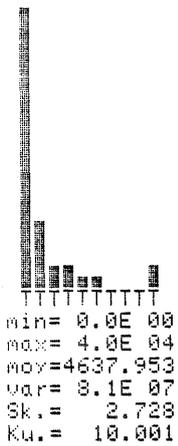
(1) Problème crucial à Gravelines, où existe une forte charge particulière.

Fig. 25-\*

\*\*\*\*\*  
 DISTRIBUTIONS DES VARIABLES \*  
 \*\*\*\*\*

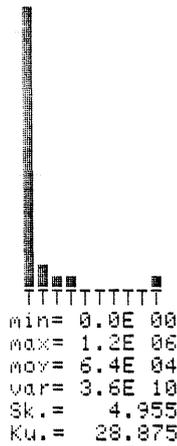
L'ensemble des valeurs prises par chacune des variables est partitionné en 10 classes d'égale amplitude. Le centre de la 1ère classe est égal à la valeur minimale, celui de la dernière à la valeur maximale. Sk.: Skewness; Ku.: Kurtosis  
**Les effectifs sont exprimés pour une même unité de volume, égale à 10m<sup>3</sup>.**

VARIABLE NUMERO 1



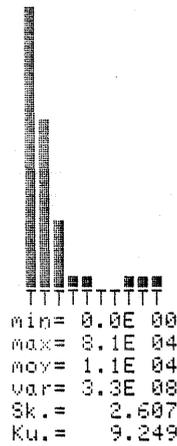
**Sagitta setosa**

VARIABLE NUMERO 2



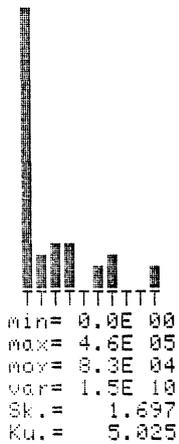
**Polydora ciliata**

VARIABLE NUMERO 3



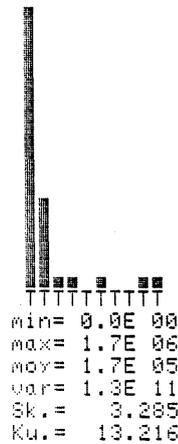
**Lanice conchilega**

VARIABLE NUMERO 4



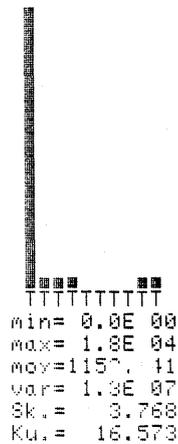
**Paracalanus parvus**

VARIABLE NUMERO 5



**Pseudocalanus minutus**

VARIABLE NUMERO 6



**Pseudocalanus minutus  
 ♀ ovigères**

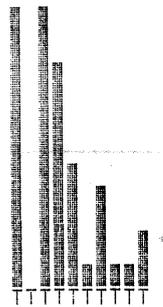
Fig.25 (suite)\*

\*\*\*\*\*  
 DISTRIBUTIONS DES VARIABLES  
 \*\*\*\*\*

Après transformation des effectifs.

L'ensemble des valeurs prises par chacune des variables est partitionné en 10 classes d'égale amplitude. Le centre de la 1ère classe est égal à la valeur minimale; celui de la dernière à la valeur maximale. Sk.: Skewness; Ku.: Kurtosis

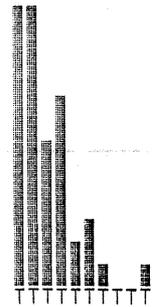
VARIABLE NUMERO 1



TTTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 34.131  
 moy= 10.971  
 var= 83.329  
 Sk.= 0.756  
 Ku.= 3.061

$x \rightarrow \sqrt[3]{x}$

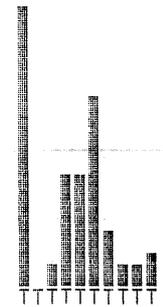
VARIABLE NUMERO 2



TTTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 106.088  
 moy= 22.204  
 var= 523.915  
 Sk.= 1.475  
 Ku.= 5.483

$x \rightarrow \sqrt[3]{x}$

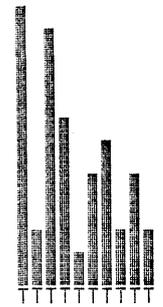
VARIABLE NUMERO 3



TTTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 43.212  
 moy= 15.035  
 var= 157.154  
 Sk.= 0.256  
 Ku.= 2.249

$x \rightarrow \sqrt[3]{x}$

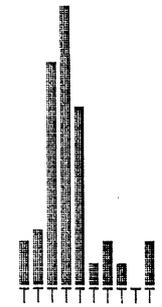
VARIABLE NUMERO 4



TTTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 77.429  
 moy= 29.727  
 var= 572.305  
 Sk.= 0.381  
 Ku.= 1.964

$x \rightarrow \sqrt[3]{x}$

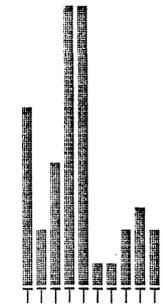
VARIABLE NUMERO 5



TTTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 120.046  
 moy= 42.458  
 var= 610.876  
 Sk.= 1.316  
 Ku.= 5.192

$x \rightarrow \sqrt[3]{x}$

VARIABLE NUMERO 6

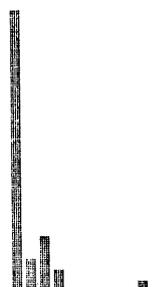


TTTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 10.483  
 moy= 3.981  
 var= 7.791  
 Sk.= 0.650  
 Ku.= 2.925

$x \rightarrow \text{Arg sh}(X)$

Fig.25 (suite)

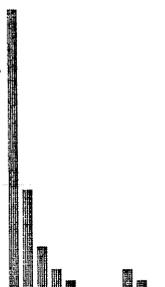
VARIABLE NUMERO 7



TTTTTTTTT  
 min=9730.000  
 max= 2.1E 07  
 moy= 1.8E 06  
 var= 1.2E 13  
 Sk.= 3.836  
 Ku.= 20.406

**Temora longicornis**

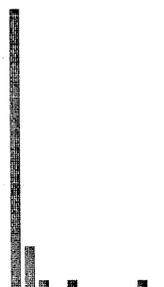
VARIABLE NUMERO 8



TTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 1.9E 06  
 moy= 2.5E 05  
 var= 1.9E 11  
 Sk.= 2.606  
 Ku.= 8.984

**Temora longicornis  
 Copépodite I**

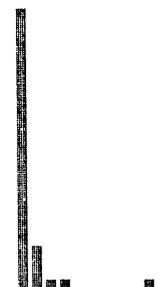
VARIABLE NUMERO 9



TTTTTTTTT  
 min=1193.000  
 max= 8.0E 06  
 moy= 4.7E 05  
 var= 1.7E 12  
 Sk.= 4.722  
 Ku.= 26.484

**Centropages hamatus**

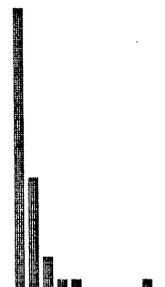
VARIABLE NUMERO 10



TTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 1.2E 06  
 moy= 6.7E 04  
 var= 3.6E 10  
 Sk.= 4.997  
 Ku.= 29.359

**Centropages hamatus  
 Copépodite I**

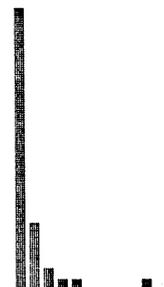
VARIABLE NUMERO 11



TTTTTTTTT  
 min=3600.000  
 max= 7.7E 06  
 moy= 6.2E 05  
 var= 1.6E 12  
 Sk.= 4.115  
 Ku.= 22.502

**Acartia clausi**

VARIABLE NUMERO 12

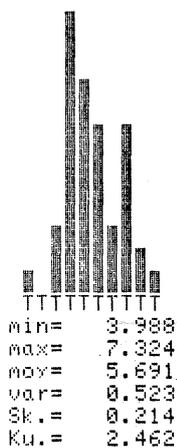


TTTTTTTTT  
 min= 0.0E 00  
 max= 7.9E 05  
 moy= 5.8E 04  
 var= 1.7E 10  
 Sk.= 4.209  
 Ku.= 22.852

**Acartia clausi  
 Copépodite I**

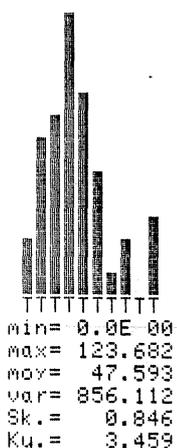
Fig. 25 (suite)

VARIABLE NUMERO 7



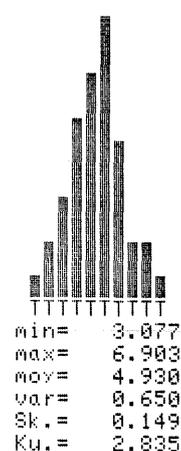
X →  $\text{Log}(1+X)$

VARIABLE NUMERO 8



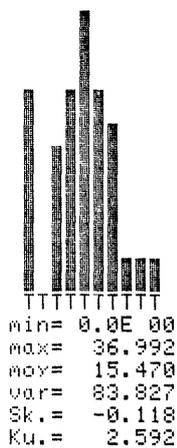
X →  $\sqrt[3]{X}$

VARIABLE NUMERO 9



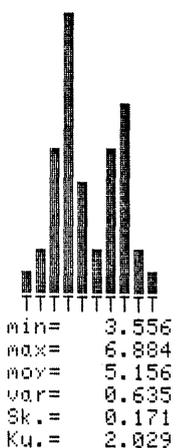
X →  $\text{Log}(1+X)$

VARIABLE NUMERO 10



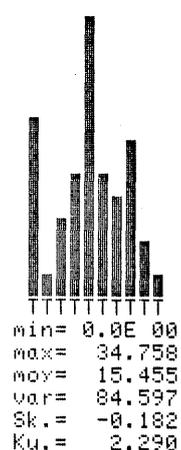
X →  $\text{Log}^2(1+X)$

VARIABLE NUMERO 11



X →  $\text{Log}(X)$

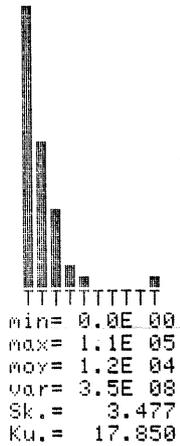
VARIABLE NUMERO 12



X →  $\text{Log}^2(1+X)$

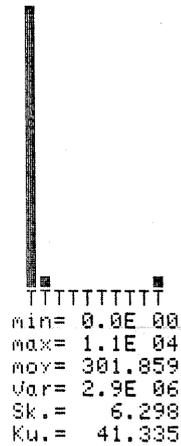
Fig. 25 (suite)

VARIABLE NUMERO 13



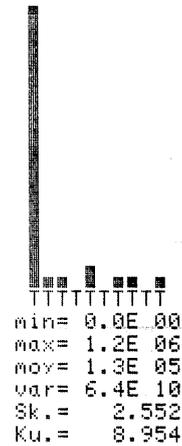
Oncaea

VARIABLE NUMERO 14



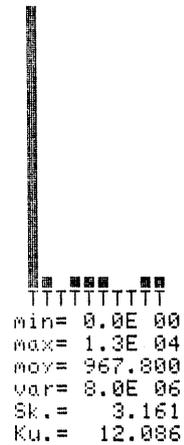
Oncaea ♀ ovigères

VARIABLE NUMERO 15



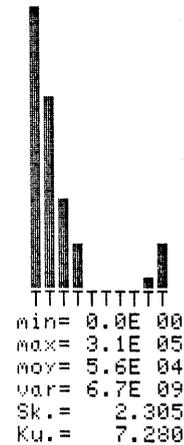
Euterpina acutifrons

VARIABLE NUMERO 16



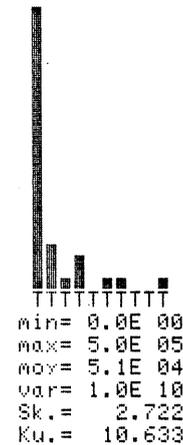
Euterpina acutifrons  
 ♀ ovigères

VARIABLE NUMERO 17



Nauplii de Cirripèdes

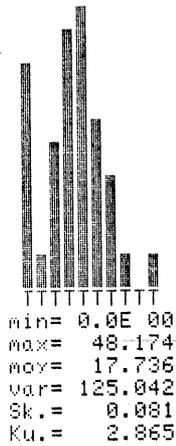
VARIABLE NUMERO 18



Cypris de Cirripèdes

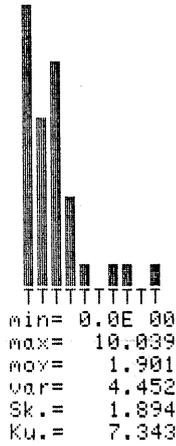
Fig. 25 (suite)

VARIABLE NUMERO 13



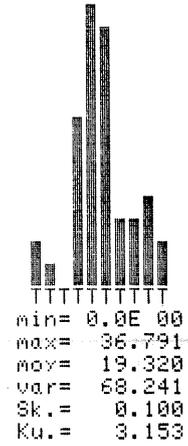
$X \rightarrow \sqrt[3]{X}$

VARIABLE NUMERO 14



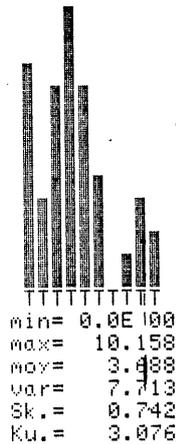
$X \rightarrow \text{Arg sh}(X)$

VARIABLE NUMERO 15



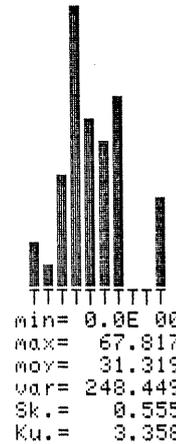
$X \rightarrow \text{Log}^2(1+X)$

VARIABLE NUMERO 16



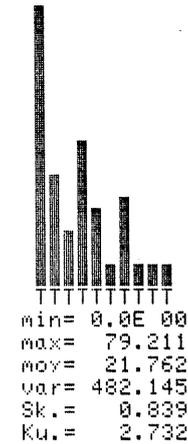
$X \rightarrow \text{Arg sh}(X)$

VARIABLE NUMERO 17



$X \rightarrow \sqrt[3]{X}$

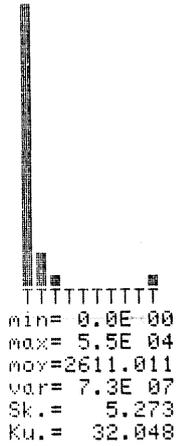
VARIABLE NUMERO 18



$X \rightarrow \sqrt[3]{X}$

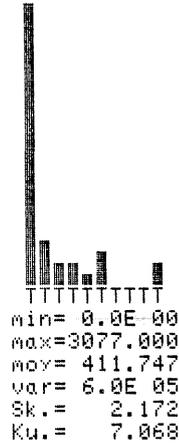
**Fig.25 (suite)**

VARIABLE NUMERO 19



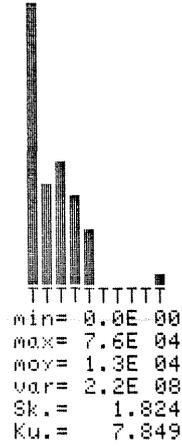
**Schistomysis spiritus**

VARIABLE NUMERO 20



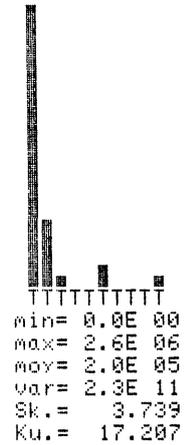
**Mesopodopsis slabberi**

VARIABLE NUMERO 21



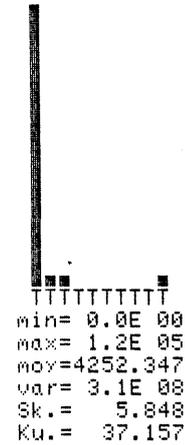
**Larves Cyphonautes**

VARIABLE NUMERO 22



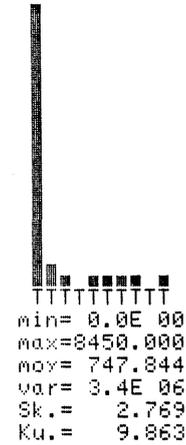
**Oikopleura dioica**

VARIABLE NUMERO 23



**Oeufs de Téléostéens**

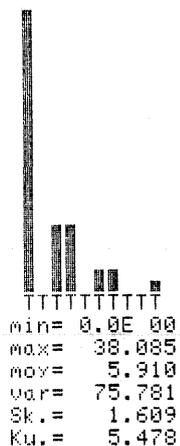
VARIABLE NUMERO 24



**Alevins de Téléostéens**

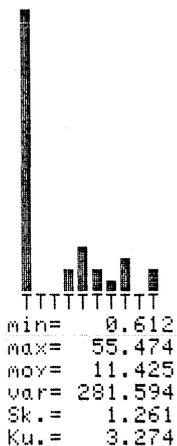
Fig. 25 (fin)

VARIABLE NUMERO 19



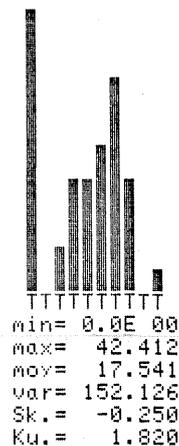
$X \rightarrow \sqrt[3]{X}$

VARIABLE NUMERO 20



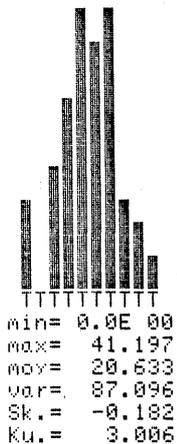
$X \rightarrow \sqrt{X + 3/8}$

VARIABLE NUMERO 21



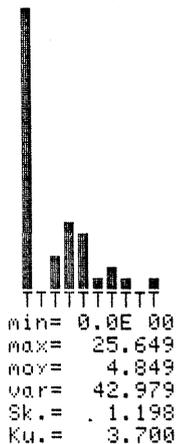
$X \rightarrow \sqrt[3]{X}$

VARIABLE NUMERO 22



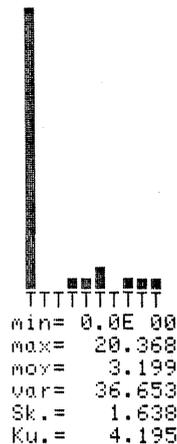
$X \rightarrow \text{Log}^2(1 + X)$

VARIABLE NUMERO 23



$X \rightarrow \text{Log}^2(1 + X)$

VARIABLE NUMERO 24



$X \rightarrow \sqrt[3]{X}$

cernant ce groupe de variables, on retiendra que les *cypris* de Cirripèdes introduisent une nouvelle cause de variabilité interannuelle <sup>(1)</sup> : en février-mars 78 ils sont soit absents des prélèvements (2 mars), soit recensés en quantités n'excédant pas 800 ind./10 m<sup>3</sup> (19 avril à la station HZ) ; en 1979 au contraire, ils dépassent 100 ind./10 m<sup>3</sup> dès le 13 mars (point C), puis leur effectif est, en toutes stations, supérieur à 10<sup>3</sup> ind./10 m<sup>3</sup> le 29 mars ; cette situation se prolonge en avril (5.10<sup>3</sup> ind./10 m<sup>3</sup> le 10 avril au point C), et pourrait s'interpréter comme une conséquence de l'hiver froid de 78-79, les conditions créées étant alors favorables au développement de *Balanus balanoides* (cf. LE FEVRE, Etude de Surveillance Ecologique, 1er cycle, Rapport Final, janv. 1981).

Le printemps est enfin caractérisé par la dominance (jusqu'à 80 % en nombre) des *Temora longicornis* sur les autres populations de Copépodes. Le passage printemps-été est marqué par le recul de cette dominance (bien que les effectifs de *T. longicornis* continuent à croître, jusqu'à 2.10<sup>5</sup> ind./10 m<sup>3</sup> le 30 mai <sup>(2)</sup> à la station M), et le relai est assuré au cours de l'été par la population de *Centropages hamatus*, qui en juin se trouve à son apogée (8.10<sup>4</sup> ind./10 m<sup>3</sup> le 20 juin au point M). Ensuite vient celle des *Acartia clausi*, qui connaît son développement maximum en juillet (8.10<sup>4</sup> ind./10 m<sup>3</sup> le 18 juillet au point M) ; remarquons l'évolution originale suivie par cette dernière : alors qu'en 1974, 75 et 76 s'observait une baisse relativement régulière des effectifs après le maximum estival (baisse qui se prolongeait jusqu'en fin d'hiver), il se produit en 1978 une décroissance en août-septembre, puis un redémarrage qui va maintenir la population à un niveau élevé durant tout l'automne <sup>(3)</sup>, à savoir à une moyenne (par croisière) proche de 10<sup>4</sup> ind./10 m<sup>3</sup> en octobre, novembre et décembre.

---

(1) C'est également vrai pour les *nauplii*, mais non décelable à l'examen de la figure 26 car cette variable ne contribue pratiquement pas à la définition du plan I-II.

(2) Dans le sous-espace (plan I-II, fig. 26) de l'espace des variables, la position de la croisière du 30 mai 78 n'obéit pas à la logique de la configuration des observations, qui voudrait qu'à la succession chronologique corresponde une succession spatiale dans le premier plan d'inertie : c'est ce que l'on observe pour les campagnes réalisées de février à septembre 78, sauf pour celle du 30 mai, qui vient s'insérer entre les points du 30 mars et ceux du 19 avril, plutôt qu'entre ceux du 21 mai et ceux du 20 juin. L'examen du tableau des données apporte une partie de l'explication : pour le point M, absence des copépodites I de *T. longicornis*, et des femelles ovigères d'*Euterpina acutifrons* ; au point HZ, absence de *Paracalanus parvus*, d'*Oikopleura dioica*, des larves cyphonautes, pic des femelles ovigères d'*Oncaea* (déjà signalé plus haut) ainsi que de celles d'*Euterpina acutifrons*.

(3) La douceur des conditions climatiques serait l'une des causes du phénomène (LE FEVRE, *op. cit.*).

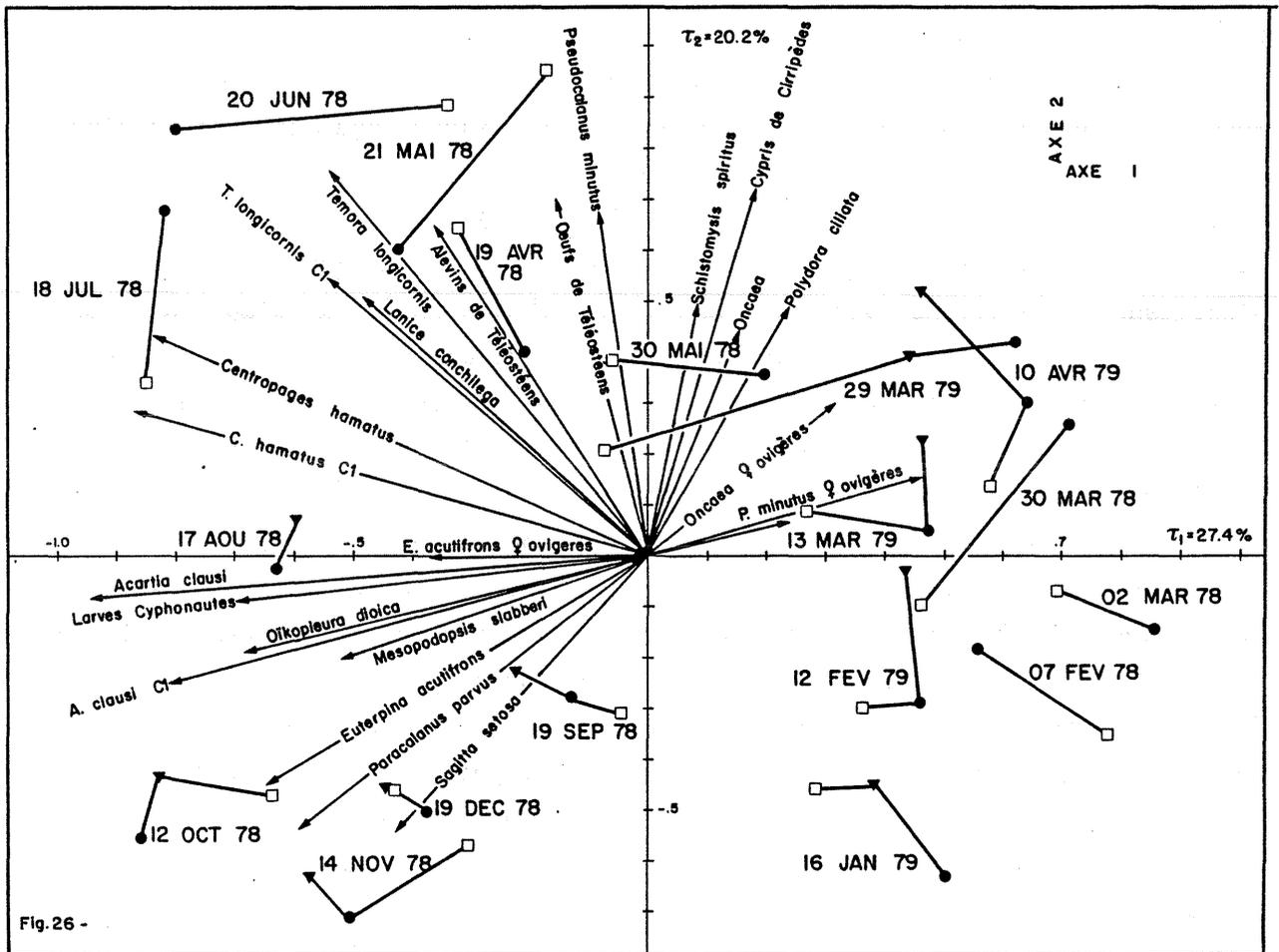


Fig. 26 -

Pour ces derniers Copépodes que nous venons de mentionner (*T. longicornis*, *C. hamatus*, *A. clausi*) interviennent également dans l'analyse les dénombrements du premier des stades copépodites. Dans le sous-espace des observations (fig. 26) ces trois variables occupent des positions relatives qui reproduisent le schéma suivant lequel s'orientent les uns par rapport aux autres les vecteurs représentant les adultes ; avec toutefois un décalage (rotation dans le sens direct) entre les deux configurations, qui suggère qu'au sein des trois populations considérées le maximum des adultes précède (dans les captures) celui des copépodites I ; la réalité est en fait plus compliquée, car les variations temporelles d'abondance du premier stade copépodite ne se résument pas à une alternance entre une phase de croissance régulière suivie d'une phase de diminution. Il existe effectivement au cours de l'année une tendance de ce type (particulièrement nette chez *C. hamatus*), mais à laquelle s'ajoutent des phénomènes de plus haute fréquence : ainsi enregistre-t-on un premier pic d'abondance en avril-mai pour *T. longicornis* et *A. clausi*, qui n'apparaît pas chez *C. hamatus* (mais que l'on observe pour les stades II à V). Il n'est guère possible, en se limitant à notre base de données, d'approfondir l'interprétation ; au mieux peut on dire que les résultats de l'analyse tendent à montrer que l'évolution des relations d'abondance entre juvéniles et adultes manifeste une certaine similitude pour les trois populations, avec entre ces dernières un déphasage temporel. L'affinement de cette conclusion (ou son rejet) demanderait de développer l'étude de la dynamique propre aux principales espèces, c'est-à-dire engager un investissement en temps et moyens trop considérable pour pouvoir s'insérer dans le protocole de définition d'un "état de référence". On pourra, pour s'en convaincre, se référer à l'imposante monographie que LANDRY (1978) a consacrée à *A. clausi* ; encore cet auteur précise-t-il qu'il a choisi comme terrain d'expérience un biotope au sein duquel les relations entre population et facteurs du milieu sont relativement aisées à définir. On voudra bien se souvenir aussi que l'expression "dynamique des populations" sous-entend : connaissance de la structure démographique (nombre de générations en présence à un instant donné, sex-ratio, proportion juvéniles/adultes) et de son évolution (fécondité des géniteurs et périodes de ponte, recrutement, taux de renouvellement des générations et croissance de chacune, estimation de la mortalité naturelle et par prédation), connaissance dans le même temps des variations de la biomasse, avec pour objectif l'obtention d'une estimation de la production. On voit donc qu'il y a là matière à l'élaboration d'un programme de recherche à part entière, qui ne peut pas se concevoir comme l'annexion d'une simple rubrique complémentaire aux études en cours. Et savoir si la définition d'un état de référence doit plutôt procéder d'un niveau résultant (identification des populations + évaluation d'abondance), ou s'engager plus amont dans des voies

d'exploration relevant d'ambitions fonctionnelles, est une question qui mérite d'être posée ; on possède déjà une partie de la réponse : actuellement n'existe de ce point de vue aucune panacée (ROSENBERG et RESH *et al.*, 1981), et les incertitudes quant au bien-fondé de la pondération entre efforts à fournir (par exemple dans le cadre du protocole dont est issu le présent travail) sont le reflet de notre ignorance dans le domaine de l'écologie marine <sup>(1)</sup>.

Pour clore cette digression, et revenir au problème qui l'avait suscitée, nous ferons référence aux travaux d'EVANS (1977) qui pendant cinq ans a échantillonné chaque mois au WP2 (vide de maille : 200  $\mu$ m) le peuplement planctonique côtier du Northumberland ; pour les principales populations de Copépodes, la discrimination entre générations successives est établie d'après la longueur céphalothoracique moyenne des femelles adultes (qui ne muent plus), sous l'hypothèse que cette dimension est fonction des conditions de température ambiante au cours de l'ontogénèse. Nous retiendrons parmi les résultats de cet auteur ceux qui ont trait à deux espèces rencontrées devant Gravelines : *T. longicornis* et *A. clausi*. Pour la première il y aurait 4 à 6 générations par an, et 7 pour la seconde ; dans les deux cas, le taux de renouvellement se ralentit en hiver (*op. cit.*, fig. 2, p. 227). Mais sans doute ne faut-il voir dans ces estimations qu'une évaluation de la vitesse minimale d'évolution de la structure démographique, surtout parce que la technique de séparation des cohortes adjacentes, fondée sur un critère dimensionnel et une discrimination par procédure de test (*op. cit.*, fig. 1, p. 226), ne possède vraisemblablement pas une sensibilité suffisante <sup>(2)</sup>. On rejoint là une difficulté inhérente à l'ensemble des Crustacés, chez lesquels on n'a pas trouvé de pièce anatomique susceptible de "fossiliser" l'âge.

L'été et l'automne 1978 sont aussi l'époque du développement des larves de Bryozoaires (qui avaient déjà montré en mars-avril un premier pic d'abondance) et de l'Appendiculaire *Oikopleura dioïca* (qui dépasse  $10^4$  ind./ $10\text{ m}^3$  le 17 août). Dans le peuplement des Copépodes, toujours dominé par *A. clausi*, on assiste à la croissance des populations d'*Euterpina acutifrons* (abondance maximale en octobre-novembre :  $7.10^3$  à  $8.10^3$  ind./ $10\text{ m}^3$ ) puis de *Paracalanus parvus* ( $2.10^3$  à plus de  $3.10^3$  ind./ $10\text{ m}^3$  d'octobre à décembre). Concernant la

---

(1) Cette assertion n'est que partiellement vraie, car la problématique évoquée nous conduit dans un domaine où l'intervention déterminante du contexte dans lequel s'exerce l'activité scientifique est tout particulièrement évidente.

(2) Qui plus est, ces résultats ne sont pas extrapolables aux populations de Gravelines, qui connaissent des conditions de milieu différentes ; en particulier pour la température, qui sur la côte du Northumberland varie entre 6 et 12°C.

première nous signalerons, ainsi que l'ont constaté D'APOLITO et STANCYK (1979), que le pic d'abondance des femelles gravides coïncide avec la phase d'accroissement de la population ; ceci explique l'orientation des deux vecteurs-variables correspondants, dans le plan I-II et par rapport au nuage des observations. La fin de la succession est caractérisée en automne-hiver par le développement du prédateur carnassier *Sagitta setosa* (jusqu'à 300 ind./10 m<sup>3</sup> en décembre).

### 3.4.3. Conclusion.

La séquence d'événements que nous venons de décrire est entièrement résumée sous forme graphique par la figure 26 (remarquer que le plan I-II extrait près de la moitié de l'inertie du nuage). Si l'on compare avec les résultats du paragraphe 3.3.2., on constate :

- que l'axe I n'a plus ici valeur de facteur de taille, bien qu'il soit encore principalement déterminé par les variations d'abondance des trois principales espèces de Copépodes (*T. longicornis*, *C. hamatus*, *A. clausi*), et que subsiste l'opposition entre une période de raréfaction de l'ensemble du zooplancton sur le site (janvier-février) alternant avec une phase de forte densité des organismes dans le milieu (mai à juillet).
- que l'augmentation du nombre des variables (dont on sait *a priori* que certaines sont par nature redondantes, comme par exemple les adultes et les copépodites d'une même espèce ; c'est pour ne pas trop accentuer cette redondance que nous n'avons considéré que le stade I, alors que la base de données inclut aussi les autres stades) tend à réduire l'impact sur le résultat de l'analyse de la variation intra-campagne. On retrouve là le même effet que nous avons déjà signalé dans le deuxième chapitre (phytoplancton). Il demeure que la campagne du 29 mars 79 montre que les conditions devant le site (points C et M) sont éloignées de celles rencontrées à la station HZ. Cette hétérogénéité est en partie attribuable à plusieurs espèces, soit moins abondantes en ce dernier point (*Pseudocalanus minutus*), soit au contraire plus abondantes (*Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons*, *Oikopleura dioica*, larves cyphonautes).
- qu'enfin l'évolution temporelle des variables au point HZ (station qui ne devrait pas être atteinte par les effluents réchauffés de la centrale) ne semble actuellement pas manifester de tendance divergente par rapport à l'évolution de ces mêmes variables aux points C et M.

CONCLUSION GENERALE

Formellement, l'objectif du présent rapport s'énonce clairement : définir pour le milieu côtier (en conditions non perturbées) un "niveau de base" de l'écosystème ; la quantification (supposée réalisable) de l'écart à ce niveau de base doit ultérieurement fournir matière à une appréciation de l'effet des contraintes (thermiques et chimiques notamment) exercées sur le milieu par le fonctionnement de la centrale nucléaire de Gravelines. La logique qui sous-tend l'étude procéderait donc partiellement d'un certain déterminisme : la connaissance du système vivant "non stressé", sous réserve qu'elle soit suffisamment approfondie, renferme potentiellement la clef de l'explication des déviations qu'entraînera le développement industriel du littoral <sup>(1)</sup>. Il ne s'agit donc pas exactement ici d'une étude d'impact au sens où l'entendent les scientifiques américains ou canadiens (Environmental Impact Assessment : EIA), c'est-à-dire devant répondre par oui ou non à l'opportunité d'un projet, ou encore préconiser un choix entre plusieurs projets possibles. Dans notre cas, les décisions quant à la nature, la puissance et l'emplacement de la centrale sont arrêtées, et cette dernière, en cours d'achèvement, entre actuellement dans une première phase d'exploitation. La parenté entre problèmes à résoudre entraîne cependant une convergence entre méthodes impliquées aussi bien dans les études de type EIA que dans la définition de l'état de référence, ou plus précisément une convergence au niveau de la mise au point des méthodes elles-mêmes. Comme le soulignent ROSENBERG et RESH *et al.* (1981), ce secteur de recherche

---

(1) Pour justifier cette allégation, nous rappellerons le célèbre texte de LAPLACE, qui a exposé en 1921 sa conception déterministe de la nature : "Nous devons envisager l'état présent de l'univers comme l'effet de son état antérieur, et comme la cause de celui qui va suivre. Une intelligence qui pour un instant donné connaîtrait toutes les forces dont la nature est animée, et la situation respective des êtres qui la composent, si d'ailleurs elle était assez vaste pour soumettre ces données à l'analyse, embrasserait dans la même formule les mouvements des plus grands corps de l'univers et ceux du plus léger atome : rien ne serait incertain pour elle, et l'avenir comme le passé serait présent à ses yeux." Cette conception ne vaut évidemment que pour les systèmes "à mémoire" ; elle ne s'applique pas à certains phénomènes actuellement mal compris : nous pensons par exemple à la turbulence, qui selon certains théoriciens se définirait comme la perte de mémoire des états initiaux, qui rend vaine toute tentative de prédire l'évolution du système.

est loin de sa maturité <sup>(1)</sup>, mais on peut néanmoins y discerner des directions préférentielles d'investigation :

- Première filière : les enquêtes préliminaires à caractère d'inventaire (field surveys), qui reposent principalement sur le plus large recensement possible des espèces présentes. Suivant la connaissance que l'on a de leurs exigences écologiques et de leur répartition géographique, on peut plus ou moins prévoir lesquelles sont les plus susceptibles d'être menacées (ou favorisées).
- Seconde filière : les expérimentations (ou bio-essais) ayant trait à la compréhension des processus écophysologiques (méthodes inductives) et visant à quantifier, en conditions généralement artificielles (élevages) l'effet d'un ou de quelques facteurs. Elles peuvent aussi s'appuyer sur l'étude de "modèles réduits" contrôlés de l'écosystème (bacs à dialyse dérivants type CEPEX, bassins expérimentaux).
- Troisième filière : la simulation et la modélisation, dont la qualité des résultats est étroitement liée à celle de ceux issus des deux précédents protocoles ("Modeling techniques ... are only as strong as the assumptions and data that are used", ROSENBERG et RESH *et al.*, *op. cit.*). Précisément, la modélisation du milieu vivant n'est possible qu'au prix d'une série d'approximations très grossières (cf. chapitre relations phyto-zooplancton) et n'est réaliste que sur un compartiment de l'écosystème.

On voit donc que l'apparente simplicité caractérisant la formulation de la question posée (quelles sont la nature et l'échelle des modifications de l'écosystème côtier dues à la centrale ?) masque une multitude de problèmes techniques et conceptuels, dont de nombreux sont encore loin d'être résolus, voire

---

(1) "Environmental science, today, is unable to match the needs of society for definitive information, predictive capability, and the analysis of environmental systems as systems. Because existing data and current theoretical models are inadequate, environmental science remains unable in virtually all areas of application to offer more than qualitative interpretations or suggestions of environmental change that may occur in response to specific actions". Cette opinion pessimiste est celle exprimée par le National Science Board en 1971, et rapportée par ROSENBERG et RESH *et al.* (*op. cit.*). Elle situe le niveau (descriptif et qualitatif) au delà duquel il faut aller.

clairement posés. Pour ce qui concerne le site de Gravelines, si l'on fait le point des travaux dans les trois domaines évoqués plus haut, on constate une relative superfluité du développement du premier par rapport à celui des deux suivants. Il n'est d'ailleurs pas surprenant que les résultats recueillis lors de l'étape pionnière aient conservé (quantitativement parlant) un certain avantage, qui toutefois ne les met pas à l'abri de la critique : on consultera LAUREC *et al.* (1981), qui insistent sur le fait que "l'état de référence semble estimé avec une forte incertitude" (*op. cit.*, p. 181) <sup>(1)</sup>, principalement du fait de l'existence des variations pluriannuelles, lesquelles constituent la dimension principale de notre étude. A cet égard, la faible étendue temporelle de la base de données est inventoriée comme l'une des causes d'échec de plusieurs études d'EIA par ROSENBERG et RESH *et al.* (*op. cit.*, p. 609), qui dénoncent : "... the lack of phasing of environmental studies to coincide with industrial plans. Environmental consideration usually enter the picture too late to predict adequately the effects of a development and end too soon to assess adequately the predictions made".

En outre, les questions qui procèdent d'ambitions fonctionnelles (à l'égard de la compréhension de l'écosystème) conduisent à adopter une attitude au moins réservée vis-à-vis de la définition actuelle de la liste des variables à mesurer d'une part, et des frontières établies à l'intérieur de cet inventaire d'autre part. Concernant le premier point, nous avons évoqué au cours des chapitres précédents l'absence d'information dans différents secteurs désignés sous l'appellation de "compartiments vides". Nous pensons que l'une au moins de ces lacunes doit être comblée, et nous suggérons que soit complétée l'étude du plancton par celle du matériel particulaire au sens large, vivant ou détritique (le phytoplancton, par exemple, y apparaissant alors comme un sous ensemble possédant ses qualités et sa dynamique propres). Le second point est en étroite relation avec le premier : les coupures introduites entre les différents compartiments étudiés (hydrobiologie, phyto- et zooplancton), et qui ont été conservées dans la présentation du rapport, ne sont rien d'autre que la projection de l'organisation du travail de recherche, lequel a nécessité pour chacun des trois domaines l'intervention de compétences et de techniques distinctes, complémentaires mais juxtaposées. L'approche descriptive s'accommode de ces divisions ; mais elles se révèlent vite totalement arbitraires. C'est fort probablement le développement des filières 2 et 3, jusqu'ici

---

(1) Comme nous l'avons déjà indiqué (§ 3.3.4.), les conclusions de ces auteurs s'adressent davantage à la mauvaise précision des estimations quantitatives qu'à la définition de la structure au sein de laquelle elles se manifestent.

négligées dans les études consacrées au site de Gravelines, qui permettra de s'affranchir de ces scissions artificielles.

Insistons enfin sur le fait que cette attitude critique ne vise en aucun cas à déprécier les travaux réalisés jusqu'à maintenant. Et qu'il nous suffise de rappeler que les résultats que nous venons de présenter sont loin d'avoir utilisé toute l'information accumulée depuis 1974 ; s'il est indéniable que la base de données présente des défauts, ou que le protocole d'échantillonnage doive être plus ou moins partiellement réaménagé, il reste qu'en contrepartie l'attente de la perfection est stérilisante : "... many scientists still believe that a decision can be based only on absolute, or near to absolute knowledge. That this attitude is not always in the interest of environment is well known from the fisheries where the absolute proof of decline in fish stock is its total disappearance" (PETR, 1978, *in* ROSENBERG et RESH *et al.*, *op. cit.*).

BIBLIOGRAPHIE

- APOLITO, d', L.M. & S.E. STANCYK, 1979.  
Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina, with reference to dimorphic males.  
Mar. Biol. 54 : 251-260.
- BEERS, J.R. & G.L. STEWART, 1967.  
Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California current.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 24 (10) : 2053-2068.
- BEERS, J.R. & G.L. STEWART, 1969.  
Micro-zooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components.  
Mar. Biol., 4 (3) : 182-189.
- BEERS, J.R. & G.L. STEWART, 1971.  
Micro-zooplankton in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific.  
Deep-Sea Research, 18 : 861-883.
- BLANC, F., P. CHARDY, A. LAUREC & J.P. REYS, 1976.  
Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique.  
Mar. Biol., 35 (1) : 49-68.
- BOUGARD, M., 1976.  
Etude du phytoplancton marin de la région de Gravelines (Nord).  
D.E.A. Sc. Nat., Univ. Lille I, 128 pp.
- BOYD, C.M., 1976.  
Selection of particle sizes by filter-feeding copepods : a plea for reason.  
Limnol. Oceanogr., 21 (1) : 175-180.
- CAPRIULO, G.M. & E.J. CARPENTER, 1980.  
Grazing by 35 to 202  $\mu$ m micro-zooplankton in Long Island Sound.  
Mar. Biol., 56 : 319-326.
- CHARDY, P., M. GLEMAREC & A. LAUREC, 1976.  
Application of inertia methods to benthic marine ecology : practical implications of the basic options.  
Estuarine and Coastal Marine Science, 4 : 179-205.
- CHERVIN, M.B., 1978.  
Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal Copepods.  
Mar. Biol., 49 : 265-275.
- COLEBROOK, J.M., 1978.  
Continuous plankton records : zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea, 1948-1975.  
Oceanol. Acta, 1 (1) : 9-23.

- CORNER, E.D.S., R.N. HEAD, C.C. KILVINGTON & S.M. MARSHALL, F.R.S., 1974.  
On the nutrition and metabolism of zooplankton. IX. Studies relating to the nutrition of overwintering *Calanus*.  
J. mar. biol. Ass. U.K., 54 : 319-331.
- CORNER, E.D.S., R.N. HEAD, C.C. KILVINGTON & L. PENNYCUICK, 1976.  
On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore.  
J. mar. biol. Ass. U.K., 56 : 345-358.
- DAGET, J., 1976.  
Les modèles mathématiques en écologie.  
Masson éd., Paris, New York, Barcelone, Milan. Collection d'écologie, 8 : 172 pp.
- DEASON, E.E., 1980 a.  
Potential effect of phytoplankton colony breakage on the calculation of zooplankton filtration rates.  
Mar. Biol., 57 : 279-286.
- DEASON, E.E., 1980 b.  
Grazing of *Acartia hudsonica* (*A. clausi*) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA) : Influence of food concentration and temperature.  
Mar. Biol., 60 : 101-113.
- DESSIER, A. & A. LAUREC, 1978.  
Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R.P. Congo). Description mathématique.  
Oceanol. Acta, 1 (3) : 285-304.
- DUSSART, B.H., 1965.  
Les différentes catégories de plancton.  
Hydrobiologia, 26 : 72-74.
- EVANS, F., 1977.  
Seasonal density and production estimates of the commoner planktonic copepods of Northumberland coastal waters.  
Estuarine and Coastal Marine Science, 5 (2) : 223-241.
- FREY, B.E. & L.F. SMALL, 1980.  
Effects of micro-nutrients and major nutrients on natural phytoplankton populations.  
Journal of Plankton Research, 2 (1) : 1-22;
- FRIEDMAN, M.M. & J.R. STRICKLER, 1975.  
Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods (Arthropoda : Crustacea).  
Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 72 (10) : 4185-4188.
- FRONTIER, S., 1969.  
Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton.  
J. exp. mar. Biol. Ecol., 3 : 18-26.
- FRONTIER, S., 1973.  
Etude statistique de la dispersion du zooplancton.  
J. exp. mar. Biol. Ecol., 12 : 229-262.

- FRONTIER, S., 1974.  
Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy-Bé (Madagascar).  
Thèse Doctorat es-Sciences Nat., Univ. Aix-Marseille, 268 pp.
- FRONTIER, S., 1978-1979.  
La microrépartition du plancton : étude statistique, implications méthodologiques, perspectives de recherche.  
Vie Milieu, 28-29 (2) AB : 189-208.
- FRONTIER, S. & F. IBANEZ, 1974.  
Utilisation d'une cotation d'abondance fondée sur une progression géométrique, pour l'analyse des composantes principales en écologie planctonique.  
J. exp. mar. Biol. Ecol., 14 : 217-224.
- FROST, B.W., 1975.  
A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus*.  
Limnol. Oceanogr., 20 (2) : 263-266.
- GERBER, R.P. & N. MARSHALL, 1974.  
Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atoll.  
Limnol. Oceanogr., 19 (5) : 815-824.
- HARBISON, G.R. & V.L. Mc ALISTER, 1980.  
Fact and artifact in copepod feeding experiments.  
Limnol. Oceanogr., 25 (6) : 971-981.
- HEINBOKEL, J.F., 1978 a.  
Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures.  
Mar. Biol., 47 (2) : 177-189.
- HEINBOKEL, J.F., 1978 b.  
Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations.  
Mar. Biol., 47 (2) : 191-197.
- HEINLE, D.R., R.P. HARRIS, J.F. USTACH & D.A. FLEMER, 1977.  
Detritus as food for estuarine Copepods.  
Mar. Biol., 40 (4) : 341-353.
- HOWART, R.J. & S.A.M. EARLE, 1979.  
Application of a generalized power transformation to geochemical data.  
Mathematical Geology, 11 (1) : 45-62.
- IBANEZ, F., 1971.  
Effet des transformations des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique.  
Cahiers Océanographiques, 23 (6) : 545-561.
- IBANEZ, F., 1974.  
Une cotation d'abondance réduite à trois classes : justification de son emploi en analyse des composantes principales. Mise en oeuvre et intérêt pratique en planctologie.  
Ann. Inst. Océanogr., Paris, 50 (2) : 185-198.

- ITOH, K., 1970.  
A consideration on feeding habits of planktonic Copepods in relation to the structure of their oral parts.  
Bull. Plankton Soc. Japan, 17 (1) : 1-10.
- KREMER, J.N. & S.W. NIXON, 1978.  
A coastal marine ecosystem. Simulation and analysis.  
Ecological Studies 24 : 217 pp. ; Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LANDRY, M.R., 1978.  
Population dynamics and production of a planktonic marine Copepod, *Acartia clausii*, in a small temperate lagoon of San Juan Island, Washington.  
Int. Revue ges. Hydrobiol., 63 (1) : 77-119.
- LAUREC, A., 1979.  
Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine.  
Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Univ. Aix-Marseille, 405 pp.
- LAUREC, A., P. CHARDY, P. de la SALLE & M. RICKAERT, 1979.  
Use of dual structures in inertia analysis : ecological implications.  
L. Orloci, C.R. Rao and W.M. Stiteler (eds). *Multivariate Methods in Ecological Work*, pp. 127-174.
- LAUREC, A., P. CHARDY, G. LE FEVRE & F. TOULARASTEL, 1981.  
Définition d'un état de référence écologique : problèmes d'inférences statistiques.  
*In* : Influence des rejets thermiques sur le milieu vivant en mer et en estuaire, 2es journées de la thermo-écologie, Nantes, novembre 1979 ; EDF, Direction de l'Equipement ; pp. 157-194.
- LEBART, L., A. MORINEAU & N. TABARD, 1977.  
Techniques de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux.  
Dunod éd., Paris, 351 pp.
- LENZ, J., 1977.  
On detritus as food source for pelagic filter-feeders.  
Mar. Biol., 41 (1) : 39-48.
- MANN, K.H., 1972.  
Symposium on detritus and its role in aquatic ecosystems. Introductory remarks.  
Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 29 Suppl. : 13-16.
- MATTHEWS, J.B.L. & J.L.W. BAKKE, 1977.  
Ecological studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden (Western Norway). The search for a trophic pattern.  
Helgoländer wiss. Meeresunters., 30 : 47-61.
- MAYZAUD, P. & S.A. POULET, 1978.  
The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter.  
Limnol. Oceanogr., 23 (6) : 1144-1154.
- MULLIN, M.M., E. FUGLISTER STEWART & F.J. FUGLISTER, 1975.  
Ingestion by planktonic grazers as a function of concentration of food.  
Limnol. Oceanogr., 20 (2) : 259-262.

- NIVAL, P., 1979.  
Les relations phytoplancton-zooplancton.  
*In* : Production Primaire et Secondaire, Colloq. franco-soviétique, Stn. Mar. Endoume, 9-12 janvier 1979 ; Publ. CNEXO (Actes Colloq.) n° 10 : 125-150.
- NIVAL, P. & S. NIVAL, 1973.  
Efficacité de filtration des Copépodes planctoniques.  
Ann. Inst. océanogr., Paris, 49 (2) : 135-144.
- NIVAL, P. & S. NIVAL, 1976.  
Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages) : Effects on grazing.  
Limnol. Oceanogr., 21 (1) : 24-38.
- O'CONNORS, H.B., L.F. SMALL & P.L. DONAGHAY, 1976.  
Particle-size modification by two size classes of the estuarine copepod *Acartia clausi*.  
Limnol. Oceanogr., 21 (2) : 300-308.
- O'CONNORS, H.B. Jr., D.C. BIGGS & D.V. NINIVAGGI, 1980.  
Particle-size-dependent maximum grazing rates for *Temora longicornis* fed natural particulate assemblages.  
Mar. Biol., 56 : 65-70.
- PAFFENHÖFER, G.A. & J.D.H. STRICKLAND, 1970.  
A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus.  
Mar. Biol., 5 (2) : 97-99.
- PAFFENHÖFER, G.A. & C. KNOWLES, 1980.  
Omnivorousness in marine planktonic copepods.  
Journal of Plankton Research, 2 (4) : 355-365.
- POMEROY, L.R., 1974.  
The ocean's food web, a changing paradigm.  
Bio Science, 24 (9) : 499-504.
- POULET, S.A., 1974.  
Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particles.  
Mar. Biol., 25 : 109-123.
- POULET, S.A., 1976.  
Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles.  
Mar. Biol., 34 : 117-125.
- POULET, S.A., 1978.  
Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter.  
Limnol. Oceanogr., 23 (6) : 1126-1143.
- POULET, S.A. & J.P. CHANUT, 1975.  
Nonselective feeding of *Pseudocalanus minutus*.  
J. Fish. Res. Board Can., 32 : 706-713.
- POULET, S.A. & P. MARSOT, 1978.  
Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda : Crustacea).  
Science, 200 : 1403-1405.

- POULET, S.A. & P. MARSOT, 1980.  
Chemosensory feeding and food-gathering by omnivorous marine copepods.  
*In* : Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, W.C. Kerfoot Ed.,  
The University Press of New England, pp. 198-218.
- REEVE, M.R., 1980.  
Comparative experimental studies on the feeding of Chaetognaths and  
Ctenophores.  
Journal of Plankton Research, 2 (4) : 381-393.
- RICHMAN, S., D.R. HEINLE & R. HUFF, 1977.  
Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay.  
Mar. Biol., 42 : 69-84.
- RILEY, G.A., 1963.  
Organic aggregates in seawater and the dynamics of their formation and  
utilization.  
Limnol. Oceanogr., 8 (4) : 372-381.
- ROMAN, M.R., 1980.  
Tidal resuspension in Buzzards Bay, Massachusetts. III. Seasonal cycles  
of nitrogen and carbon : nitrogen ratios in the seston and zooplankton.  
Estuarine and Coastal Marine Science, 11 : 9-16.
- ROSENBERG, D.M. & V.H. RESH *et al.*, 1981.  
Recent trends in environmental impact assessment.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38 (5) : 591-624.
- RYTHER, J.H. & J.G. SANDERS, 1980.  
Experimental evidence of zooplankton control of the species composition  
and size distribution of marine phytoplankton.  
Mar. Ecol. Prog. Ser., 3 : 279-283.
- SHELDON, R.W., A. PRAKASH & W.H. SUTCLIFFE Jr., 1972.  
The size distribution of particles in the ocean.  
Limnol. Oceanogr., 17 (3) : 327-340.
- SHELDON, R.W., W.H. SUTCLIFFE Jr. & M.A. PARANJAPE, 1977.  
Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish  
production.  
J. Fish. Res. Board Can., 34 : 2344-2353.
- SJÖBERG, S., 1980.  
Zooplankton feeding and queueing theory.  
Ecol. Modelling, 10 : 215-225.
- SPRULES, W.G. & L.B. HOLTBY, 1979.  
Body size and feeding ecology as alternatives to taxonomy for the study  
of limnetic zooplankton community structure.  
J. Fish. Res. Board Can., 36 (11) : 1354-1363.
- SUTCLIFFE, W.H. Jr., 1972.  
Some relations of land drainage, nutrients, particulate material, and fish  
catch in two eastern canadian bays.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 29 (4) : 357-362.

SWARTZMAN, G.L., 1979.

A comparison of plankton simulation models emphasizing their applicability to impact assessment.

Journal of Environmental Management, 9 : 145-163.

VANDERPLOEG, H.A. & D. SCAVIA, 1979.

Calculation and use of selectivity coefficients of feeding : zooplankton grazing.

Ecol. Modelling, 7 : 135-149.

VAN VALKENBURG, S.D., J.K. JONES & D.R. HEINLE, 1978.

A comparison by size class and volume of detritus versus phytoplankton in Chesapeake Bay.

Estuarine and Coastal Marine Science, 6 (6) : 569-582.

VALENTIN, J., 1980.

L'écosystème d'upwelling à Cabo Frio (Brésil). Analyse en composantes principales du plancton à une station fixe.

Oceanol. Acta, 3 (1) : 43-50.

WILSON, D.S., 1973.

Food size selection among copepods.

Ecology, 54 (4) : 909-914.