

Zooplankton
Gradient
Espèces indicatrices
Manche orientale
Méthodologie

Zooplankton
Gradient
Indicator species
Eastern English Channel
Methodology

Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du Cap Gris-Nez (France)

J.-M. BRYLINSKI

Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, Station Marine,
B.P. 41, 62930 Wimereux, France.

Reçu le 10/10/85, révisé le 14/4/86, accepté le 14/5/86.

RÉSUMÉ

Des analyses de zooplancton ont été réalisées sur une radiale côte-large en face du Cap Gris-Nez (France) au cours de 5 campagnes à la mer. Les « courbes de fréquences cumulées sur transect » (courbes FCT) permettent de classer les espèces en fonction de leur affinité pour une partie du transect étudié. Cette nouvelle méthode permet également de caractériser la zone de transition entre deux populations, côtière et hauturière. La répartition des larves méroplanctoniques apparaît liée à la zone de vie des adultes benthiques (méditerranéen, infralittoral) et à la durée de vie de ces larves. La présence au large d'espèces typiquement côtières est un témoin de l'histoire du déplacement des masses d'eau par les courants de marée. La plupart des espèces holoplanctoniques se répartissent de façon assez homogène sur la radiale, ou préfèrent les eaux du large. Certaines traduisent le passage des eaux Nord-Atlantique vers la Mer du Nord. Pour certaines espèces du large, les courbes FCT indiquent un préférendum au contact entre les eaux de mélanges et les eaux du large, suggérant la présence d'une ergoline.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 4, 457-467.

ABSTRACT

Method of detecting faunistic gradients: FCT curves. Zooplankton distribution off Cape Gris-Nez (France)

Densities of zooplankton were obtained on a sampling line across the Dover Strait during five cruises. Using FCT graphs (Cumulated Frequencies along a Transverse section), the species may be classified according to their affinity for a given part of the studied transverse section. This new method can also be used to characterize the transitional area between two populations, coastal and open sea. It appears that the distribution of the meroplanktonic larvae is linked to the area where benthic adults live (mediterranean, infralittoral) and to the length of those larvae's lifetime. The presence in open sea of typically coastal species bears witness to the shifting of masses of water by tidal currents. Most holoplanctonic species are quite homogeneously distributed along the radius or prefer open sea waters. Some reveal the transit of North Atlantic waters towards the Channel. For a few open sea species, the FCT graphs show a preferendum for the connecting line between the mixed waters and the deep-sea waters, suggesting the presence of an ergoline.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 4, 457-467.

INTRODUCTION

Dans un précédent article, nous avons décrit les principales caractéristiques hydrologiques du détroit du Pas-de-Calais (Brylinski *et al.*, 1984). Ce détroit est le siège d'un transfert des eaux de la Manche vers la Mer du

Nord (Prandle, 1978; Maddock, Pingree, 1982) les courants de marée parallèles à la côte sont alternatifs, mais la dérive nord-atlantique induit dans le détroit un courant général portant vers le nord-est (Anonyme, 1968). Les études hydrologiques et les photos satellitaires montrent un gradient côte-large bien marqué

(Viollier *et al.*, 1978; Brylinski *et al.*, 1984; 1986; Quisthoudt *et al.*, 1986). Les eaux côtières sont plaquées sur le littoral et, dans certaines conditions météorologiques et marégraphiques, on peut distinguer une bande d'eau côtière bien individualisée que l'on a parfois appelée « fleuve côtier », et qui dérive vers le nord-est. Les échanges entre cette eau et celle du large s'effectuent assez lentement, mais sont favorisés localement par les effets de cap au niveau du Gris-Nez.

Très peu de données sont disponibles concernant le zooplancton de cette zone. En Atlantique nord-est, en Manche occidentale et Mer du Nord, de nombreux travaux (suite aux « *Continuous plankton records* ») ont permis de classer les espèces du zooplancton par groupes d'affinité hydrologique (Rae, Rees, 1947; Colebrook *et al.*, 1961; Bary, 1963; Colebrook, 1984). De tels travaux conduisent à utiliser certaines espèces comme indicateurs des masses d'eau à une plus ou moins grande échelle géographique (Russel, 1935; 1939; Hecq, 1979).

Quelques études sont disponibles sur le zooplancton au nord du détroit du Pas-de-Calais, au large des côtes belges (Polk, 1972; Segebarth-Obran, 1975) et françaises (Lefèvre-Lehoërf *et al.*, 1983), et au sud du détroit, en face de Boulogne-sur-Mer (Brylinski, 1975; Hecq, 1975). Rares cependant sont celles qui prennent en compte la différenciation des masses d'eau (Polk, 1972; Hecq, 1979). Le comportement des populations zooplanctoniques dans la zone resserrée du détroit, très marquée par les courants et par les effets de caps, reste à préciser : l'isolement relatif des eaux côtières et des eaux du large doit permettre le développement de populations zooplanctoniques spécifiques; inversement, certaines espèces doivent permettre de caractériser ces masses d'eaux (Quisthoudt *et al.*, 1986).

Afin de vérifier cette hypothèse de travail et au titre d'une première approche, nous avons exploré une radiale côte-large d'une quinzaine de stations au niveau du Cap Gris-Nez, à cinq dates choisies en fonction des conditions de marée. Nous en présentons ici les résultats.

A cette occasion, et dans le but de tirer le maximum d'informations d'un sondage limité, nous avons été amené à mettre au point une méthode d'analyse permettant de classifier les répartitions des espèces, facilitant ainsi leur interprétation en termes de peuplements distincts définissant des masses d'eau. Nous avons nommé cette méthode : « courbes de Fréquences Cumulées sur Transect » (FCT).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site et prélèvements

Les stations de prélèvements sont situées sur l'hyperbole E 32,0 du système de positionnement DECCA (fig. 1). Cinq campagnes ont été réalisées à bord du N/O Sepia II, à des dates choisies en vue de rencontrer des conditions hydrologiques différentes.

GN1 : 25.02.81, jusant, morte-eau.

GN2 : 10.09.81, flot, morte-eau.

GN4 : 09.03.82, flot, vive-eau.

GN5 : 13.05.82, jusant, morte-eau.

GN6 : 22.06.82, jusant, vive-eau.

Toutes ont été réalisées par mer calme (Brylinski *et al.*, 1984). Chaque radiale, d'environ 18 km, joint la côte au milieu du détroit (banc le Colbart). Sur chacune d'elles 15 stations ont été positionnées, les 9 plus près de côte espacées de 600 m, et les 6 suivantes de 1 800 m (fig. 1).

Les récoltes de zooplancton sont réalisées par traits verticaux fond-surface à l'aide d'un filet WP2 (200 μ) équipé d'un débitmètre TSK. La longueur de chaque trait varie de 5 m à la côte à 60 m au large, filtrant ainsi entre 1,25 et 15 m³. Les comptages sont réalisés sur des sous-échantillons (boîte de Motoda) dans lesquels le nombre d'individus comptés pour chaque espèce principale dépasse 100. Les résultats sont exprimés en nombre d'individus par m³ (N_i , i étant le numéro de la station).

Expression des densités planctoniques

Un arbitraire est lié à l'expression des densités en nombre d'individus par m³ ou par m². La première option (N/m^3) se justifie pour des espèces réparties de

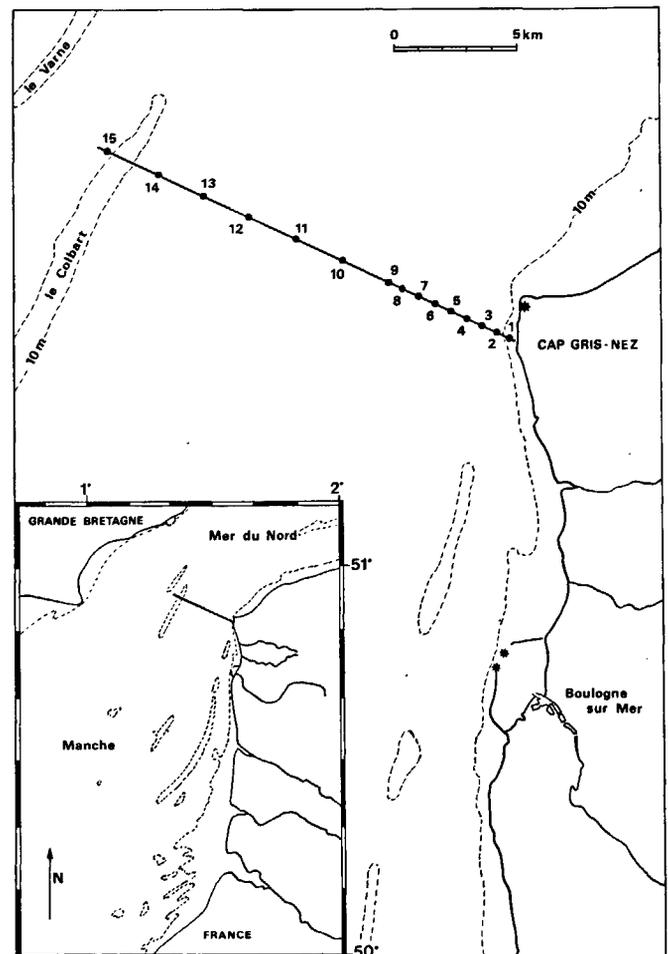


Figure 1
Localisation des stations de prélèvements dans le détroit du Pas-de-Calais.
Position of the sampling stations in the Dover Strait.

façon uniforme depuis le fond jusqu'à la surface. Au contraire, elle est contestable dans le cas des espèces mal réparties en raison d'un phénomène de migration verticale, et à plus forte raison, dans le cas extrême des espèces neustoniques. En effet une espèce qui ne peuple que le premier mètre superficiel avec une densité égale sur l'ensemble de la radiale serait considérée comme une espèce côtière pour la simple raison que le volume échantillonné (colonne d'eau fond-surface) est plus faible à la côte. A l'inverse une utilisation systématique de la deuxième option (N/m^2) biaiserait l'expression de la répartition d'une espèce indifférente à la fois au gradient côte-large et à la profondeur, car les densités n'exprimeraient pas autre chose que la hauteur de la colonne d'eau filtrée.

Dans la réalité aucune des deux expressions (N/m^3 ou N/m^2) n'est parfaitement satisfaisante. Nous avons considéré que, en raison de la petitesse des fonds sur l'ensemble du transect (≤ 60 m) et en raison de l'importance des turbulences dues aux courants de marées, la répartition verticale des espèces était plutôt homogène. En première approximation, les variations d'abondance le long du transect ont donc été exprimées en nombre d'individus par m^3 filtrés.

Traitement des données : méthode des courbes FCT

Il s'agit de déceler l'affinité des différentes espèces pour l'une ou l'autre des extrémités du transect, ou pour une zone intermédiaire. L'irrégularité des profils bruts (densités) et leur variation d'une campagne à l'autre empêche souvent une appréciation directe de cette affinité : nous avons recherché un indice plus élaboré, tenant compte en particulier de l'inégal espacement des stations.

Construction des courbes FCT (Fréquences Cumulées sur Transect)

Pour chaque espèce, nous définissons en chaque station un indice qui est un pourcentage pondéré :

$$p_i = \frac{N_i K_i}{\sum N_i K_i} \times 100$$

où N_i est l'abondance par m^3 de l'espèce à la station i , et K_i un coefficient correctif qui est fonction de l'espacement entre la station i et ses deux voisines, coefficient justifié comme suit :

On considère que chaque station est représentative de l'espace appelé « zone station » joignant les milieux des deux intervalles interstations qui l'encadrent (fig. 2a). Lorsque les stations ne sont pas équidistantes, la largeur de la zone varie. On obtiendra une grandeur proportionnelle à l'effectif de l'espèce sur la « zone station » en multipliant la densité N_i par la largeur K_i de la zone :

$$K_i = \frac{d_i - d_{i-1}}{2} + \frac{d_{i+1} - d_i}{2}$$

où d_i est la distance de la station i à la côte. L'unité

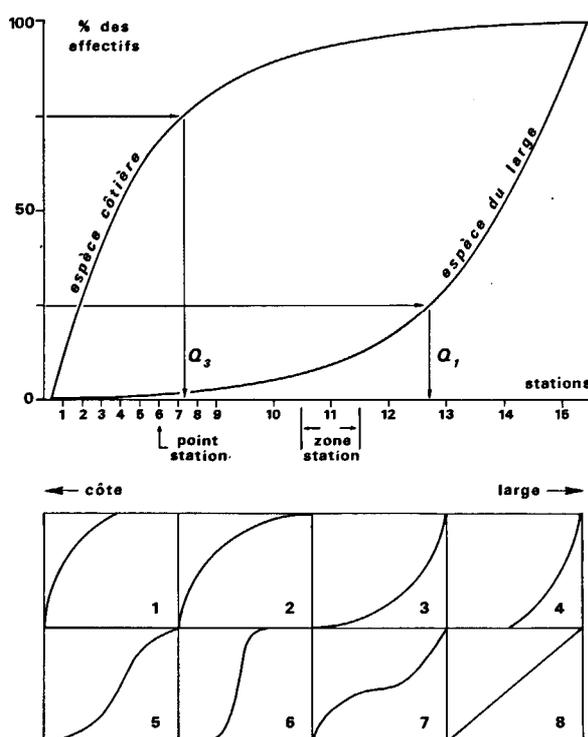


Figure 2

Courbes de « fréquences cumulées sur transect » (FCT) : a) construction; b) exemples théoriques.

“Cumulative frequencies on transect” graphs (FCT): a) construction; b) theoretical examples.

de distance est arbitraire et on prendrait $K = 1$ si toutes les stations étaient équidistantes. Dans le travail présenté, l'écartement des stations 1 à 9 (≈ 600 m) est pris comme unité.

On calcule K_2 à $K_8 = 1$, $K_9 = 2$, K_{10} à $K_{14} = 3$.

Le coefficient K des stations extrêmes doit être calculé en fonction des conditions particulières à chaque étude. Dans notre cas, nous avons considéré une hypothétique station 16 au large, telle que $K_{15} = K_{14} = 3$.

Pour la station côtière, située à 300 m de la côte, $K_1 = 1$.

Le cumul progressif des p_i depuis la côte vers le large :

$$P_1 = p_1$$

$$P_2 = p_1 + p_2$$

.....

$$P_{15} = \sum p_i = 100\%$$

donne la courbe des « Fréquences Cumulées sur Transect » (FCT) (fig. 2).

L'allure des FCT, moins irrégulière que celle des courbes initiales de variations d'abondance, est caractéristique du type de répartition géographique des espèces. Une zone de maximum d'abondance se caractérise par un redressement de la FCT, et un minimum par un tracé plus horizontal. Il est possible par cette méthode simple de définir des espèces côtières (courbes convexes), des espèces du large (courbes concaves) et toutes espèces à affinités intermédiaires (fig. 2). Une espèce parfaitement indifférente donnera une droite, indiquant que les pourcentages d'individus capturés sont proportionnels à la distance parcourue.

Le suivi des tracés de la courbe permet de connaître la fraction de la population qui se trouve en-deçà ou au-delà d'une station donnée. On peut définir des quantiles (comme c'est l'usage, par exemple, en granulométrie) pour déterminer à partir de quelle station on a compté un certain pourcentage de la population (fig. 2 a). Ils peuvent permettre de comparer les espèces. Le troisième quartile est particulièrement utilisé pour classer les espèces côtières : une espèce est considérée comme d'autant plus côtière que Q_3 (75%) se rapproche de l'extrémité côtière de l'abscisse. A l'opposé, le premier quartile (Q_1) est utilisé pour classer les espèces du large et l'on considère alors au-delà de quelle station se situe 75% de la population. Cependant, la diversité des allures des courbes FCT est importante (fig. 2 b) et l'utilisation d'un point de référence unique fait perdre beaucoup d'information, ou peut même conduire à des erreurs d'interprétation. C'est pourquoi, si nous avons parfois fourni les quantiles à titre indicatif, nous avons préféré, pour définir les affinités écologiques des espèces, interpréter les courbes complètes.

L'utilisation des courbes FCT nécessite, malgré la souplesse apportée par le coefficient K, une succession de stations suffisamment serrées pour que le gradient puisse être décrit en dépit des fluctuations aléatoires. Par ailleurs, les courbes FCT les plus irrégulières témoignent d'un échantillonnage insuffisant (espèce rare ou inadéquation de la technique d'échantillonnage à l'espèce). Nous n'avons appliqué notre méthode qu'aux espèces pour lesquelles le total des individus récoltés sur la radiale était supérieur à 100.

Variance des P_i à chaque station

On peut opposer deux types de courbes FCT : celles des espèces côtières (convexes) et celles des espèces du large (concaves). Si certaines espèces sont exclusivement côtières et d'autres exclusivement hauturières, il existe le plus souvent un chevauchement des courbes dans la partie médiane de la radiale. Pour une station i , la dispersion des P_i de l'ensemble des espèces y est plus importante qu'aux extrémités de la radiale. Ceci n'est qu'une conséquence de la méthode, cependant la situation sur la radiale, ainsi que la largeur de la zone de dispersion maximale des P_i s'avèrent différentes d'une campagne à l'autre, et permettent de comparer les conditions écologiques rencontrées aux différentes dates.

On caractérise cette dispersion des valeurs de P_i en calculant (à titre purement indicatif et sans vouloir en tirer des inférences statistiques) la variance des P_i sur l'ensemble des espèces considérées, à chaque station i . Pour chaque campagne, l'évolution de la variance le long de la radiale se présente sous la forme d'une courbe en cloche dont le sommet positionne le contraste faunistique maximum, point qui correspond à la zone de transition entre les deux écosystèmes (voir fig. 13). La région de forte dispersion des P_i est d'autant plus étroite que le passage entre la faune côtière et la faune du large est abrupt. Sa distance à la côte est variable.

Remarque

Les variances maximales obtenues varient entre 850 et 1 300. Afin de régulariser leurs mesures, nous les avons comparées à la variance théorique d'une distribution uniforme entre 0 et 100% . Celle-ci est égale à :

$$\frac{(50\%)^2}{3} = 833.$$

L'« indice de variance » des P_i sera donc égal à :

$$V_i = \frac{\sigma^2(P_i)}{833}.$$

Si $V_i < 1$, cela signifie que les courbes FCT sont très groupées en un paquet au niveau de la station i . $V_i \approx 1$ correspond à une distribution à peu près uniforme des P_i à la station i . $V_i > 1$ indique une bimodalité, les courbes FCT étant groupées en deux faisceaux opposés dans lesquels on pourra reconnaître les deux peuplements côtiers et hauturiers.

RÉSULTATS

Les variations d'abondance le long de la radiale au cours des cinq campagnes sont présentées pour de nombreuses espèces dans les figures 3 à 7. Les abrégés

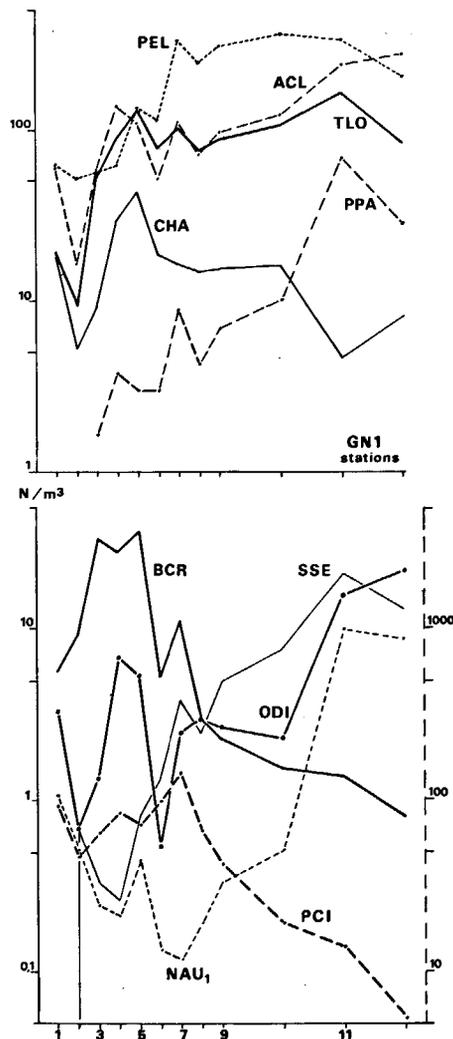


Figure 3 Répartition quantitative du zooplankton sur la radiale côte-large GN1 (cf. légende spécifique dans le tableau 1). Quantitative distribution of zooplankton on the radial line from coast to open sea GN1 (for species, see explanation in the Table).

viations utilisées pour les espèces sont données dans le tableau.

Les courbes FCT calculées pour les espèces retenues sont présentées dans les figures 8 à 12. Chaque courbe caractérise très nettement un type de répartition géographique, et tous les types de répartition inventoriés *a priori* (fig. 2b) peuvent trouver des exemples :

- 1) Espèce exclusivement littorale : *Balanus balanoides* (BBA) : figure 8.
- 2) Espèce à préférence littorale : *Temora longicornis* (TLO) : figure 10.
- 3) Espèce à préférence hauturière : *Oikopleura dioïca* (ODI) : figure 8.
- 4) Espèce exclusivement hauturière : *Paracalanus parvus* (PPA) : figure 12.
- 5) Espèce à préférence intermédiaire : *Amphioxus lanceolatus* (ALA) : figure 9.
- 6) Espèce exclusivement intermédiaire : *Echinopluteus* (EPL) : figure 12.
- 7) Espèce exclue de la zone intermédiaire : *Ophiopluteus* (OPL) : figure 12.

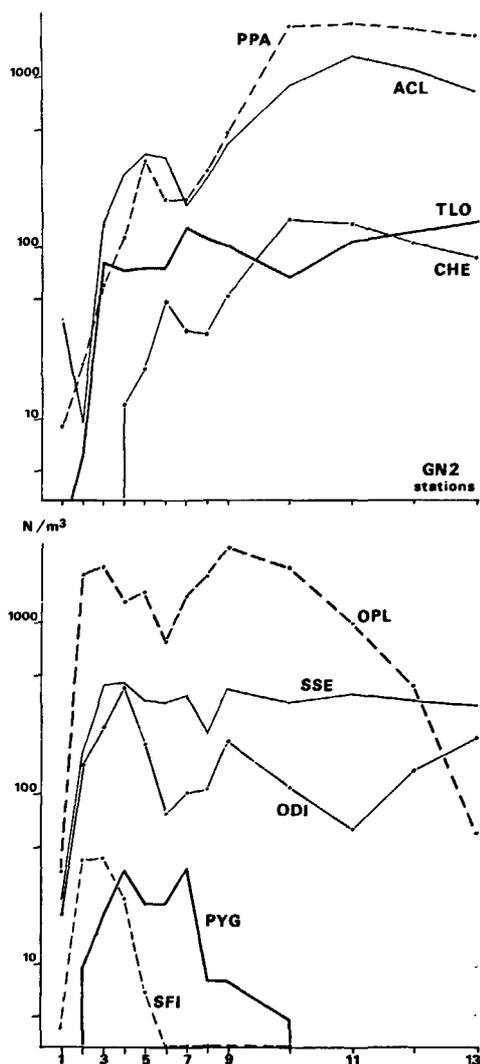


Figure 4
Répartition quantitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN2.
Quantitative distribution of zooplankton on the radial line GN2.

Tableau

Liste des espèces et abréviations utilisées pour les figures.
List of cited species and abbreviations.

Copépodes		Autres espèces	
ACL	<i>Acartia clausi</i>	ALA	<i>Amphioxus lanceolatus</i> (juv.)
CAN	<i>Coryceus anglicus</i>	ARU	<i>Asterias rubens</i> (en métamorphose)
CAR	<i>Candacia armata</i>	BBA	<i>Balanus balanoides</i> (cypris)
CHA	<i>Centropages hamatus</i>	BCR	<i>B. crenatus</i> (cypris)
CHE	<i>Calanus helgolandicus</i>	BIV	Bivalves (véligères)
CLI	<i>Cyclopina littoralis</i>	BRY	Bryozoaires (cyphonautes)
CTY	<i>Centropages typicus</i>	CER	Anthozoaires (cerinule)
EAC	<i>Euterpina acutifrons</i>	ENO	<i>Evadne nordmanni</i>
PBR	<i>Parapontella brevicornis</i>	EPL	<i>Echinopluteus</i>
PEL	<i>Pseudocalanus elonga</i> -HYP		<i>Hybocodon prolifer</i>
PPA	<i>Paracalanus parvus</i>	MAZ	<i>Macropipus</i> sp. (zoé)
PSP	<i>Peltdidium</i> sp.	NAU	Nauplius de balane (indét.)
SAP	<i>Saphirella</i>	OBE	<i>Obelia</i> sp.
TLO	<i>Temora longicornis</i>	ODI	<i>Oikopleura dioïca</i>
		OFR	<i>Ophiotrix fragilis</i> (en métamorphose)
		OPL	<i>Ophiopluteus</i>
		PCI	<i>Polydora ciliata</i> (nectochète)
		PIZ	<i>Pisidia longicornis</i> (zoé)
		PPI	<i>Pleurobrachia pileus</i>
		PYG	<i>Pygospio elegans</i> (nectochète)
		SFI	<i>Spio filicornis</i> (nectochète)
		SSE	<i>Sagitta setosa</i>
		SSP	<i>Schistomysis spiritus</i>
		TER	<i>Lanice conchilega</i> (nectochète)
		VST	<i>Verruca stroemia</i> (cypris)

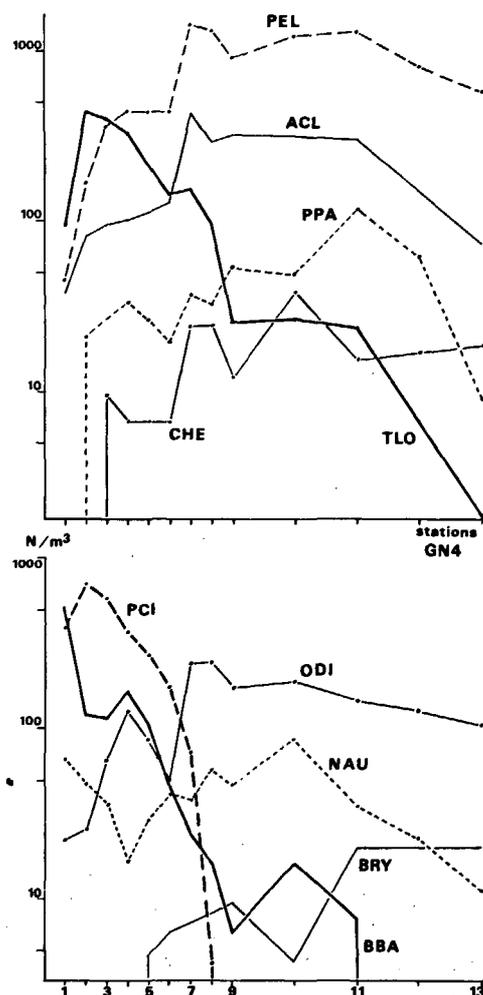


Figure 5
Répartition quantitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN4.
Quantitative distribution of zooplankton on the radial line GN4.

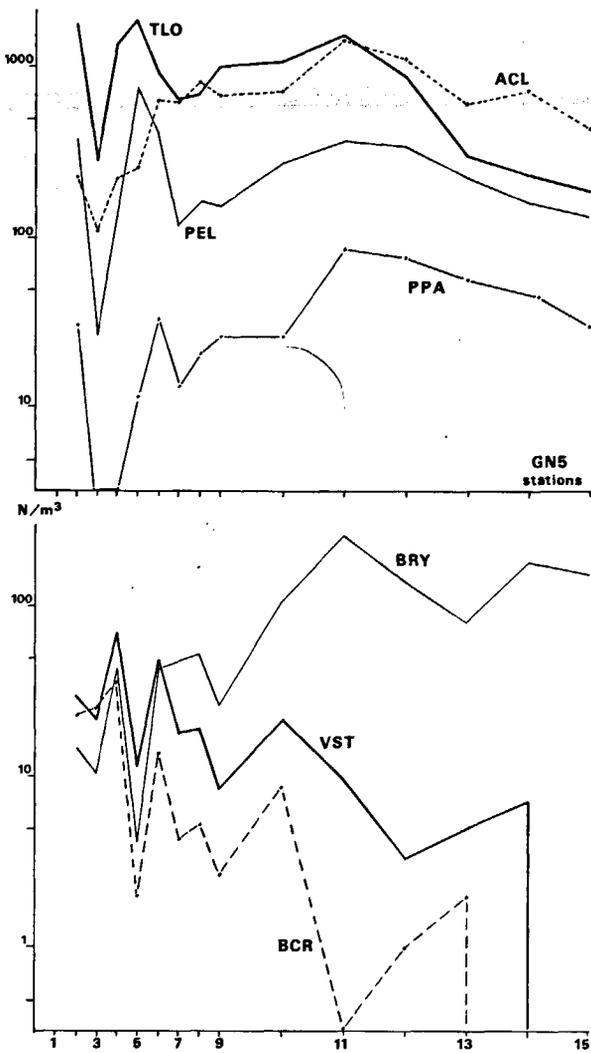


Figure 6
Répartition quantitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN5.
Quantitative distribution of zooplankton on the radial line GN5.

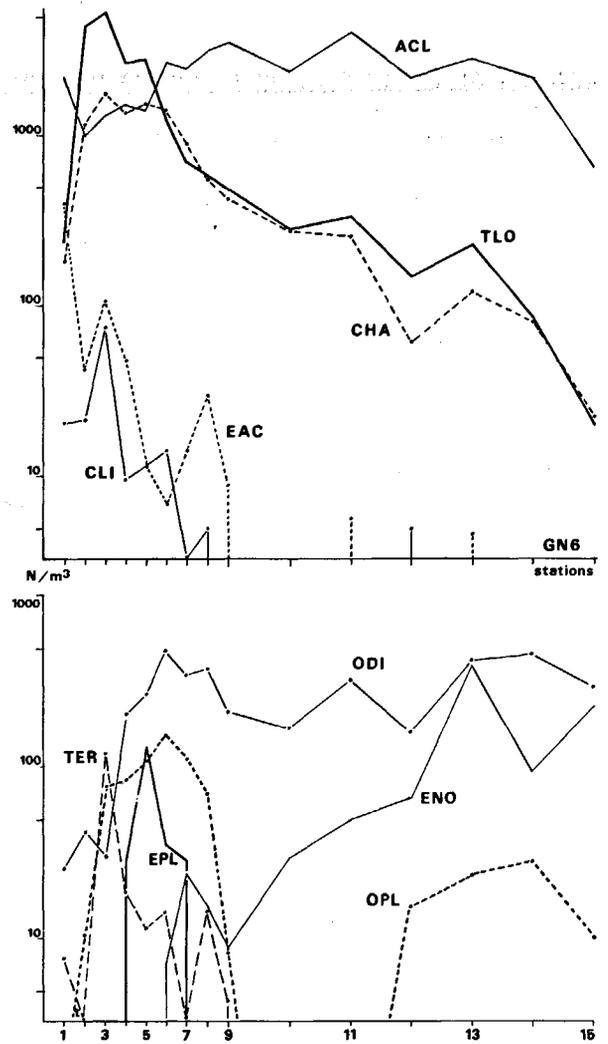


Figure 7
Répartition quantitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN6.
Quantitative distribution of zooplankton on the radial line GN6.

8) Espèce indifférente : *Acartia clausi* (ACL) : figure 12.

Sauf exception, le classement d'une espèce est assez stable d'une campagne à l'autre. Cependant, l'étude de détail des courbes FCT d'une même espèce révèle la diversité des conditions rencontrées.

Les variances des P_i sont présentées à la figure 13. L'évolution de cette variance le long du transect varie assez nettement d'une campagne à l'autre. Les régions de variance maximale indiquent la zone de transition entre les populations côtières et les populations du large. Cette zone est étroite (avec variance élevée) ou large (avec variance plus faible) selon les campagnes, selon que la transition est rapide ou étalée dans l'espace. Par ailleurs la position de la variance maximale se trouve soit à la côte (stations 5-6), soit plus au large (stations 11-12).

DISCUSSION

Classement autécologique : les espèces côtières et les espèces du large

Les eaux côtières et intermédiaires (stations 1 à 9, fonds inférieurs à 35 m) sont caractérisées, dans le groupe des copépodes, essentiellement par des espèces à courtes antennules et que l'on pourrait qualifier de mauvaises nageuses : *Tisbe longicornis* (GN4), *Peltidium* sp. (PSP, GN6), *Cyclopina littoralis* (CLI, GN2-5-6), *Euterpina acutifrons* (EAC, GN2-4-6) et « *Saphirella* » (SAP, GN2). Cependant le caractère planctonique de *Euterpina acutifrons* est bien connu et ces deux dernières espèces peuvent atteindre dans la région un pourcentage parfois important de la population des copépodes (50 et 70%; Brylinski, 1975). Pour les autres espèces, on peut distinguer des affinités plus ou moins fortes avec la côte. *Temora longicornis* (TLO) et *Centropages hamatus*

Figure 8
Répartition qualitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN1.
Qualitative distribution of zooplankton on the radial line GN1.

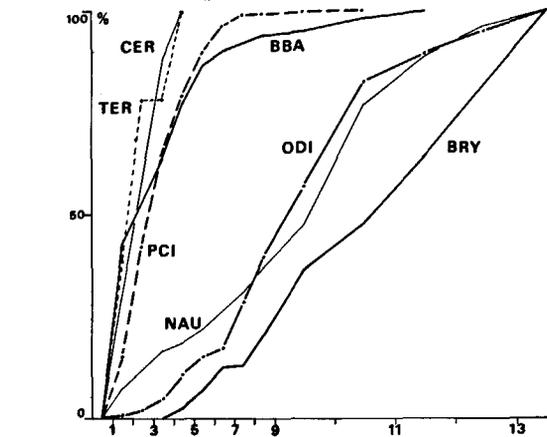
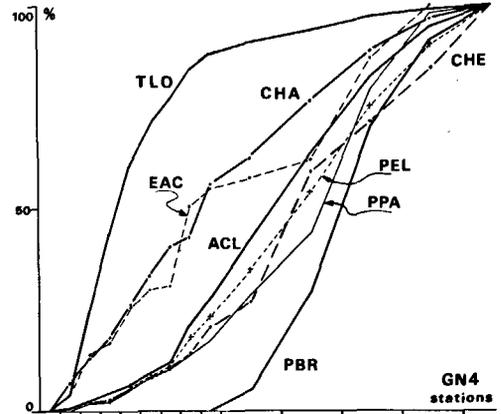
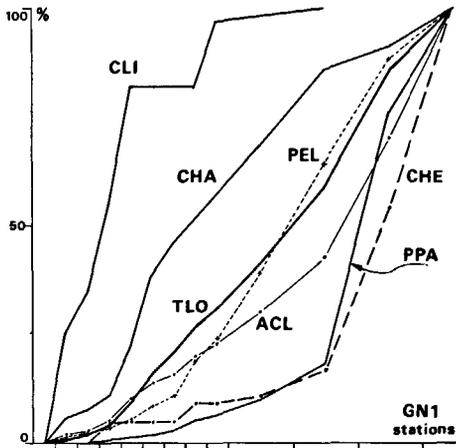


Figure 10
Répartition qualitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN4.
Qualitative distribution of zooplankton on the radial line GN4.

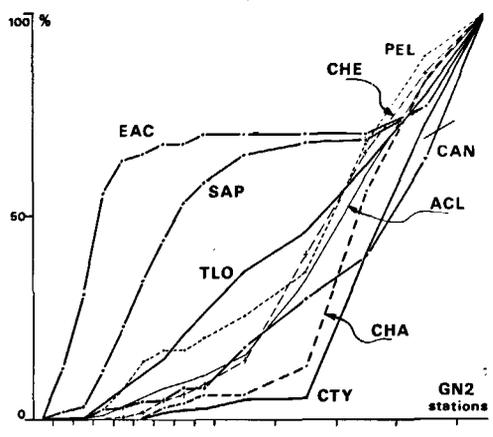
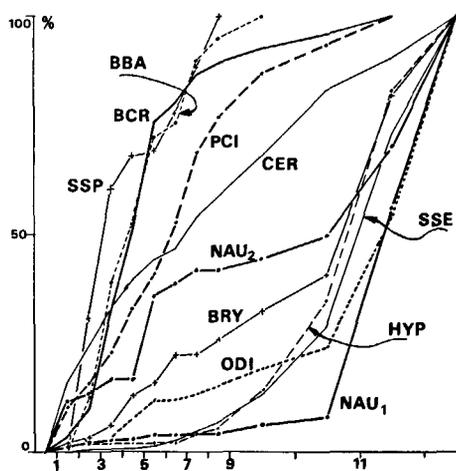


Figure 9
Répartition qualitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN2.
Qualitative distribution of zooplankton on the radial line GN2.

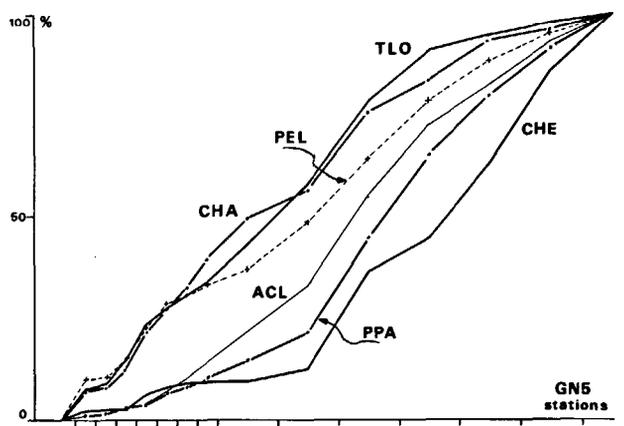


Figure 11
Répartition qualitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN5.
Qualitative distribution of zooplankton on the radial line GN5.

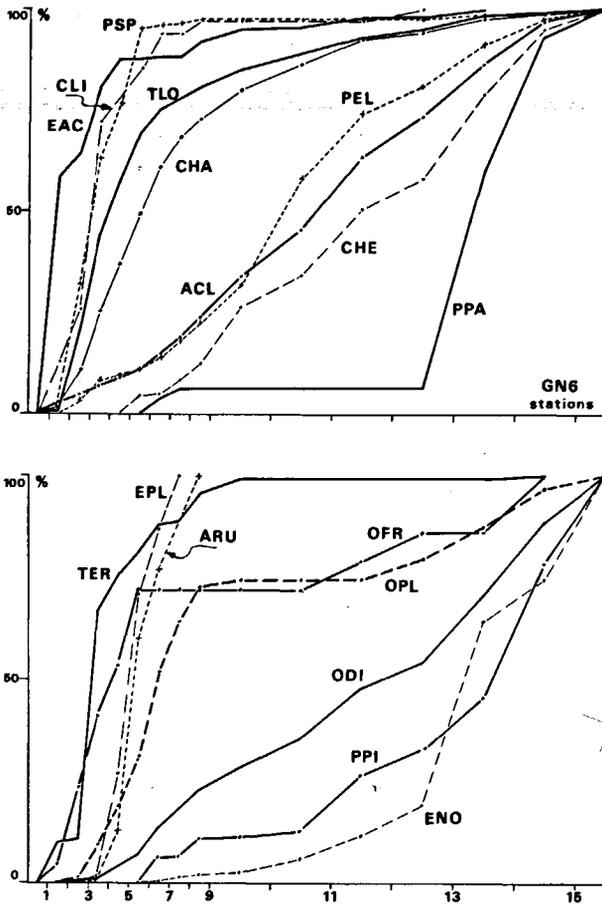


Figure 12
Répartition qualitative du zooplancton sur la radiale côte-large GN6.
Qualitative distribution of zooplankton on the radial line GN6.

(CHA) ont une tendance plutôt côtière (« Coastal neritic group », Bary, 1963; Rae, Rees, 1947; Razouls *et al.*, 1965). Cependant, dans nos données, la répartition côte-large de *Temora longicornis* (TLO) est fortement influencée par le coefficient de marée. Bien localisés à la côte en période de vive-eau (fig. 10-12), les individus se dispersent en période de morte-eau (fig. 8-9-11). *Calanus helgolandicus* (CHE) et *Paracalanus parvus* (PPA) présentent en général une nette affinité pour le large (fig. 8-11-12). *Acartia clausi* (ACL) semble parfois préférer le large dans notre étude, mais apparaît plutôt comme une espèce ubiquiste (FCT indifférente) (Colebrook *et al.*, 1961; Bary, 1963a: « General neritic group »). Il en va de même pour *Pseudocalanus elongatus* (PEL).

A ces espèces principales viennent s'ajouter des espèces peu abondantes, voire rares, qui sont typiques des eaux du large pour notre zone d'étude. Ainsi *Centropages typicus* (CTY, fig. 9-11), *Candacia armata* (CAR, fig. 11) et *Coryceus anglicus* (CAN, fig. 9-10) traduisent l'entrée dans la Manche des eaux atlantiques (« Warm-transitional-neritic group », mêmes auteurs). Au cours de notre étude, *Isias clavipes* (GN5) et *Parapontella brevicornis* (PBR, fig. 10-11-12) qui sont traditionnellement considérées comme des espèces côtières, n'apparaissent également qu'au large, jamais avant la station 9. Parmi les autres espèces holoplanctoniques caractérisant les eaux du large, citons les cladocères, avec surtout *Evadne nordmanni* (ENO, fig. 12) confirmant les observations de Segebarth-Orban (1975) et Hecq (1979) en Mer du Nord.

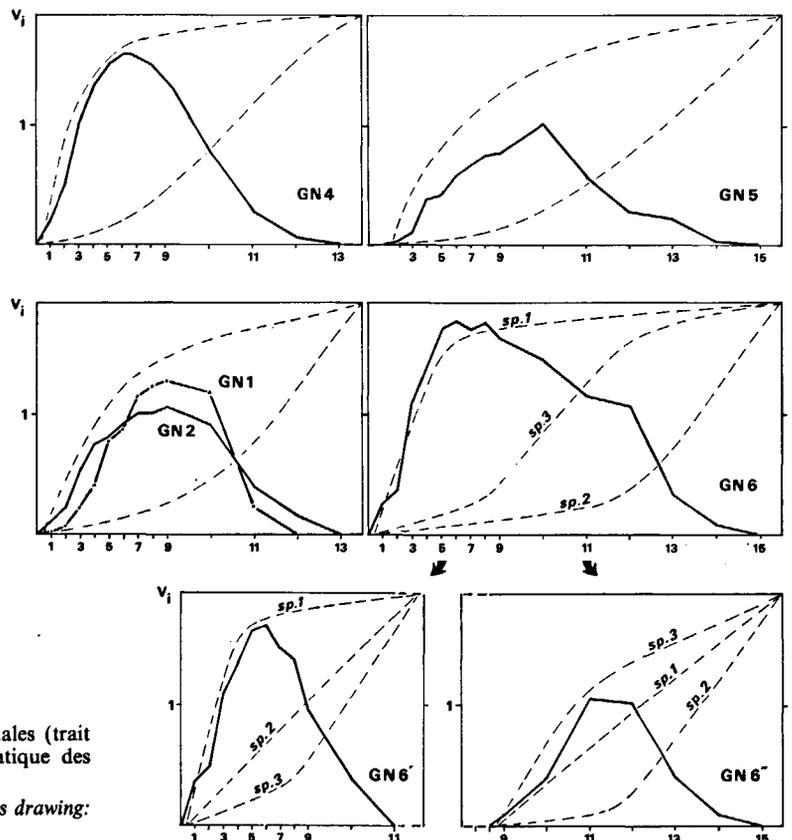


Figure 13
Évolution de la variance inter P_1 sur les différentes radiales (trait plein : variance inter P_1 , trait discontinu : tracé schématique des FCT).
Evolution of inter P_1 variance on the radial lines (continuous drawing: inter P_1 variance, discontinuous drawing: schematic FCT).

Les espèces méroplanctoniques présentent deux groupes principaux. Les eaux côtières contiennent les espèces dont les adultes sont largement représentés sur notre littoral. Le lieu d'émission des larves est suffisamment proche du Cap Gris-Nez pour que celles-ci puissent servir d'indicateurs côtiers. Il en va ainsi des larves nectochètes de Spionidae (PCI, fig. 8-10; PYG, fig. 9) et Terebellidae (TER, fig. 10) et des véligères des moules cultivées sur le littoral boulonnais (BIV, fig. 11). Les larves cypris de *Verruca stroemia* (espèce infralittorale) se localisent plus au large que les cypris de *Balanus crenatus*, espèce qui colonise le médiolittoral inférieur (VST, BCR, fig. 11). Les larves trouvées au large sont en général des larves à longue vie pélagique comme les cyphonautes de bryozoaires (BRY, fig. 8-10-11) très abondants sur certains fonds de la Manche et du Pas-de-Calais, ou encore les larves zoé de *Macropipus* sp. (MAZ, fig. 9-11) ou de *Pisidia longicornis*, espèce bien représentée dans les cailloutis au large du cap. Certaines espèces ont une répartition très centrée sur quelques stations intermédiaires : c'est le cas en particulier en GN6 des larves pluteus d'*Echinocardium cordatum* et des très jeunes *Asterias rubens* bien localisées aux stations 4 à 8 (EPL, ARU, fig. 12). Cette zone était également individualisée par la présence d'espèces benthiques comme des cumacés et des amphipodes.

On remarque la plus grande diffusion vers le large des jeunes larves, et le « retour » vers la côte des larves plus âgées : ceci est net lorsque l'on compare la répartition des larves nauplius et cypris de balanes (NAU, BBA, BCR, fig. 8 et 10), et pour les ophiopluteus et les jeunes ophiures en métamorphose (OPL, OFR, fig. 12). (*Ophiothrix fragilis* peut atteindre des densités considérables sur certains fonds de la région). Au cours de cette même campagne GN6, la répartition des ophiures, que ce soit les pluteus ou les très jeunes individus, se fait en deux « populations », l'une côtière, l'autre plus au large (fig. 7 et 12).

Approche synécologique : l'interface entre les eaux côtières et les eaux du large

L'évolution de la variance interspécifique des P_i le long de la radiale aux cours des différentes campagnes est présentée figure 13. Plusieurs cas sont observés :

— *En flot de vive-eau* (GN4), le contraste faunistique maximum est bien marqué (V_i max. = 1,56) et révèle une zone frontale entre les stations 5 et 8. Il existe deux faisceaux de courbes FCT bien distincts et qui présentent une angulation (fig. 10), les deux écosystèmes sont bien séparés.

— *En jusant de morte-eau* la variance est relativement faible (GN5, V_i max. \approx 1; GN1, V_i max. = 1,26) et la courbe se présente sous la forme d'un dôme plus ou moins étalé. Le recouvrement des courbes FCT est maximum, ainsi que l'interpénétration des deux écosystèmes (fig. 11).

— *En flot de morte-eau* (GN2, V_i max. = 1,04) les deux écosystèmes apparaissent également interpénétrés, en raison de la structure hydrologique complexe en bandes ou lentilles d'eau isolées (Brylinski *et al.*, 1984; 1986).

— *En jusant de vive-eau* (GN6), la courbe d'évolution de la variance apparaît plus complexe, avec un « plateau » élevé (V_i max. = 1,75) entre les stations 5 et 12. La zone de contraste faunistique maximum (zone de mélange) est très étalée, jusqu'à former en elle-même une zone autonome, individualisée par rapport aux eaux côtières et aux eaux du large. La décomposition de l'analyse en deux radiales partielles (stations 1 à 11 et stations 9 à 15) révèle l'existence de deux maximums distincts (V_i max. = 1,63 et 1,04), donc de deux « zones frontales » (stations 5-6 et stations 11-12). La courbe d'évolution de la variance peut être considérée comme bimodale. Certaines espèces (fig. 12) sont franchement côtières : *Cyclopina* (CLI), *Euterpina* (EAC), *Temora* (TLO), *Lanice* (TER), pluteus (EPL), d'autres typiques du large : *Evadne* (ENO), *Pleurobrachia* (PPI), *Paracalanus* (PPA). *Acartia* (ACL) apparaît indifférent alors que *Pseudocalanus* (PEL) semble ici directement lié à la zone intermédiaire. Les larves d'ophiures (OPL-OFR) sont, quant à elles, exclues de la zone de mélange (fig. 7-12-13).

Le problème des mélanges

Les études hydrologiques montrent que les masses d'eau côtières sont déportées vers le large par effet de cap, et qu'elles peuvent parfois ne pas se mélanger immédiatement (Brylinski *et al.*, 1984). Les perturbations observées sur le gradient côte-large des paramètres hydrologiques se remarquent également au niveau du zooplancton, en particulier au niveau du gradient quantitatif des copépodes et surtout lorsqu'on étudie les variations de la composition spécifique, particulièrement en période de morte-eau (fig. 4, stations 6 à 8 et fig. 6, stations 9-10). Ces altérations témoignent des phénomènes de marée récents ou en cours.

Par ailleurs on a pu noter (Brylinski *et al.*, 1986) que la salinité pouvait baisser localement au large de la station 13, corrélativement à une augmentation de turbidité. Les mesures par télédétection (Viollier *et al.*, 1981) montrent effectivement que des panaches turbides (d'origine sans doute côtière) peuvent se maintenir assez longtemps au large. Ces indices hydrologiques, témoins d'une « histoire » des masses d'eau côtières, sont parfois complétés par des témoins biologiques. Ainsi on peut voir réapparaître, à la station 13, en faibles effectifs, des espèces considérés comme côtiers : *Cyclopina littoralis*, *Euterpina acutifrons* ou *Lanice conchilega* (CLI-EAC-TER, fig. 9-12). Les conditions hydrologiques au moment des prélèvements sont très différentes au cours de ces deux campagnes (respectivement flot en M.E. et jusant en V.E.) et semblent indiquer que, dans ce cas, le report au large de ces individus n'est pas récent. Ces vestiges de peuplement côtier reporté au large se présentent au niveau des courbes FCT aussi bien par une inflexion des courbes convexes que par une inflexion des courbes concaves, traduisant une baisse d'abondance d'espèces du large à ces stations (fig. 10).

Cas particulier de la station 1

Cette station fait partie de la « zone côtière extrême » définie par les premières études hydrologiques réalisées

sur le site (Brylinski *et al.*, 1984) : faible profondeur, turbidité (particulaire et optique), taux de chlorophylle *a* et concentration en oxygène dissous réduits par rapport aux stations suivantes. Les prélèvements de plancton sont fortement encombrés de feces et pseudo-feces d'organismes benthiques. Cette station 1, et parfois la n° 2 dans une moindre mesure, sont biologiquement pauvres. Même les espèces qualifiées de côtières y sont numériquement mal représentées. Ceci se traduit par un différé dans le démarrage de la convexité des courbes FCT (fig. 9-10-12).

Nos prélèvements les plus côtiers ont été réalisés au moment de l'étalement de courant, et les concentrations de zooplancton pourraient varier au cours de la marée à cette station. En effet les travaux de Trinast (1973), Gagnon et Lacroix (1983) et Alldredge et Hammer (1980) montrent qu'il peut exister dans le milieu côtier des phénomènes d'agrégation ou de dispersion du zooplancton fortement dépendants de la vitesse du courant et de la morphologie du littoral, particulièrement dans des zones tourbillonnaires générées par la présence d'un cap.

A cette anomalie quantitative, observée à chaque campagne, peut s'ajouter une anomalie d'ordre qualitatif. Par exemple au cours de la campagne GN6 (fig. 7) *Temora longicornis* (TLO) et *Centropages hamatus* (CHA) subissent une forte baisse d'abondance à la station 1 par rapport aux stations 2 et 3. A l'opposé, *Acartia clausi* (ACL), classée espèce du large, représente moins de 30% de la population des copépodes aux stations 2 à 3 mais plus de 70% à la station 1, valeur proche de celles trouvées au large. De même, le cladocère *Evadne nordmanni* (ENO) est présent à la station 1 (20/m³), alors que sur le reste de la radiale, il n'apparaît qu'à la station 6 pour atteindre un maximum d'abondance vers le large.

Il est intéressant de noter que cette inversion des caractères côte/large de la station 1 ne se fait que pour quelques espèces, suggérant ainsi que certaines espèces mésoplanctoniques ne subissent pas de façon passive les conditions du milieu et que leur comportement (migration ou mortalité et survie) ne permet pas de les assimiler à de simples particules. Ce phénomène apparaît également pour les autres campagnes, bien que moins marqué.

CONCLUSION

La recherche du contraste faunistique maximal permet de localiser une frontière assez fluctuante entre les eaux du large et les eaux côtières (fig. 13). Cette séparation peut se présenter sous forme d'une véritable zone frontale, mais elle correspond le plus souvent à un gradient plus ou moins serré, et dont la distance à la côte varie (Brylinski *et al.*, 1984; 1986).

En période de vive-eau, les deux systèmes sont « clos », le système côtier reste plaqué à la côte : au cours des campagnes GN4 et GN6, 75% des individus côtiers sont comptés avant la station 7 (fig. 10-12). Les rejets

au large par effet de cap sont rapidement absorbés par les turbulences et ne sont guère visibles en hydrologie (Brylinski *et al.*, 1984).

A l'opposé, en périodes de morte-eau, les structures hydrologiques sont complexes mais peu marquées, le zooplancton peut diffuser d'une zone à l'autre. Au cours de la campagne GN5, les eaux sont rejetées vers le large, la convexité des courbes FCT des espèces côtières est moins prononcée (fig. 11) et il faut atteindre la station 10 (méroplancton) ou 11 (copépodes) pour comptabiliser 75% des individus côtiers. Les conditions de mélange entre les deux écosystèmes apparaissent maximales.

Dans le détroit du Pas-de-Calais, il semble donc que malgré les effets de cap, la vitesse des courants parallèles à la côte freine la diffusion des espèces d'un système vers l'autre, chacun étant alors parfois marqué par des espèces holoplanctoniques exclusives (Quisthoudt *et al.*, 1986). Cette diffusion s'effectue mieux en période de morte-eau, lorsque le cisaillement intersystème est faible.

La zone frontale est-elle productive ? On constate que plusieurs espèces holoplanctoniques dites « du large » et quantitativement importantes ne présentent pas leur maximum d'abondance au centre du détroit (stations 14-15) mais aux stations 10 ou 11, à peu de distance de la zone frontale (fig. 4-5-6). Les courbes FCT redeviennent convexes sur les dernières stations (courbes en S; fig. 8-9-10).

L'échelle d'observation et les conditions de brassage dus aux courants de marée alternatifs permettent de ne pas considérer cette augmentation de biomasse comme une simple accumulation passive d'organismes, comme il en existe au contact de certaines zones frontales (Lefèvre, Grall, 1970; Pingree *et al.*, 1974; Alldredge, Hammer, 1980; Mackas *et al.*, 1980).

Ce phénomène concerne essentiellement les herbivores comme les copépodes (fig. 10). Repoussés au large par une qualité hydrobiologique des eaux côtières inadéquate, ils seraient néanmoins soumis au pouvoir attractif présenté par des eaux riches en phytoplancton. Il en est de même pour le filtreur *Oikopleura dioica* (ODI, fig. 10) pour lequel Polk (1972) avait déjà signalé « un effet inhibiteur près des côtes ».

Une étude plus approfondie devra être engagée pour mieux comprendre les interactions côte-large et leur répercussion sur la répartition du zooplancton, et pour préciser s'il existe bien une zone de production favorisée comme il en existe parfois au niveau de l'interpénétration de deux écosystèmes (Frontier, 1978; Herman *et al.*, 1981) et constituant une « ergocline » (Anonyme, 1985).

Remerciements

L'auteur tient à remercier les Professeurs S. Frontier et A. Richard pour leurs critiques et suggestions.

RÉFÉRENCES

- Allredge A. L., Hammer W. M., 1980. Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current, *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **10**, 1, 31-37.
- Anonyme, 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique, Service Hydrographique de la Marine, Paris, 287 p.
- Anonyme, 1985. International conferences on ergoclines and W.G. "C.O.P.E." (SCOR), Liège, 13-20 mai.
- Bary B. Mck., 1963 a. Temperature, salinity and plankton in the Eastern North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. II: The relationships between species and water bodies, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **20**, 4, 1031-1065.
- Bary B. Mck., 1963 b. Temperature, salinity and plankton in the Eastern North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. III: The distribution of zooplankton in relation to water bodies, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **20**, 6, 1519-1548.
- Brylinski J. M., 1975. Étude du zooplancton marin de la région de Boulogne-sur-Mer, *Mém. D.E.A., Univ. Lille I*, 90 p.
- Brylinski J. M., Dupont J., Bentley D., 1984. Conditions hydrobiologiques au large du Cap Gris-Nez (France): premiers résultats, *Oceanol. Acta*, **7**, 3, 315-322.
- Brylinski J. M., Dupont J., Quisthoudt C., Janquin M. A., 1986. Fronts et courants de marée dans le détroit du Pas-de-Calais, XII^e Colloque U.O.F., Caen, 20-21 février 1986, *J. Rech. Océanogr.* (sous presse).
- Colebrook J. M., 1984. Continuous plankton records: overwintering and annual fluctuations in the abundance of zooplankton, *Mar. Biol.*, **84**, 3, 261-265.
- Colebrook J. M., John D. E., Brown W. W., 1961. Contribution towards a plankton atlas of the North-Eastern Atlantic and the North-Sea. II. Copepods, *Bull. Mar. Ecol.*, **5**, 42, 90-97.
- Frontier S., 1978. Interface entre deux écosystèmes: exemple dans le domaine pélagique, *Ann. Inst. Océanogr.*, **54**, 2, 95-106.
- Gagnon M., Lacroix G., 1983. The transport and retention of zooplankton in relation to a sill in a tidal estuary, *J. Plankton Res.*, **5**, 2, 289-303.
- Hecq J. H., 1975 a. Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-Mer (Pas-de-Calais) 1970-1971. I: Le méroplancton, ses variations saisonnières, *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **5/6**, 477-485.
- Hecq J. H., 1975 b. Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-Mer (Pas-de-Calais) 1970-1971. II: L'holoplancton, *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **9/10**, 443-357.
- Hecq J. H., 1979. Caractérisation du comportement des masses d'eau de petite dimension par les indicateurs biologiques, *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **25/26**, 8, 117-118.
- Herman A. W., Sameoto D. D., Longhurst A. R., 1981. Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelfbreak South of Nova Scotia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 9, 1065-1076.
- Lefèvre J., Grall J. R., 1970. On the relationship of *Noctiluca* swarming off the Western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **4**, 287-306.
- Lefèvre-Lehoërf G., Gossel H., Derrien A., 1983. Évolution des populations planctoniques animales en Manche au Sud de la Mer du Nord, *Actes 17^e Symp. Eur. Biol. Mar., Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, Oceanol. Acta*, n° sp., 131-135.
- Mackas D. L., Louttit G. C., Austin M., 1980. Spatial distribution of zooplankton and phytoplankton in British Columbian coastal waters, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 10, 1476-1487.
- Maddock L., Pingree R. D., 1982. Mean heat and salt budgets for the eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **62**, 559-575.
- Pingree R. D., Foster G. R., Morrisson G. K., 1974. Turbulent convergent tidal fronts, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **54**, 2, 469-479.
- Polk P., 1972. Le plankton, in: *Modèle mathématique. Rapport de synthèse. II. C.I.P.S.* (Belgique), 353-369.
- Prandle D., 1978. Monthly-mean residual flows through the Dover Strait, 1949-1972, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **58**, 965-973.
- Quisthoudt C., Bentley D., Brylinski J. M., 1986. Discontinuité hydrobiologique dans le détroit du Pas-de-Calais, XII^e Colloque U.O.F., Caen, 20-21 février 1986, *J. Rech. Océanogr.* (sous presse).
- Rae K. M., Rees C. B., 1947. Continuous plankton records: the copepods in the North Sea, 1938-1939, *Bull. Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 2, 95-132.
- Razouls C., Thiriou A., Bodo F., 1965. Étude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff, *Cah. Biol. Mar.*, **6**, 2, 219-254.
- Russel F. S., 1935. On the value of certain plankton animals as indicators of water movements in the English Channel and North Sea, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **10**, 2, 309-332.
- Russel F. S., 1939. Hydrographical and biological conditions in the North Sea as indicated by plankton organisms, *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **14**, 171-192.
- Segebarth-Obran R., 1975. Quelques données sur les variations saisonnières du plancton et sur les caractéristiques hydrologiques en Mer du Nord, au large d'Ostende et de Nieuport. période 1969-1971, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **105**, 1/2, 193-227.
- Trinast F. M., 1975. Tidal currents and *Acartia* distribution in Newport Bay, California, *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **3**, 2, 165-176.
- Viollier M., Leconte P., Bougard M., Richard A., 1978. Expérience aéroportée de télédétection (température et couleur de la mer) dans le détroit du Pas-de-Calais, *Oceanol. Acta*, **1**, 3, 265-269.
- Viollier M., Bentley D., Richard A., 1981. Étude par télédétection des eaux du littoral Nord/Pas-de-Calais, Contrat CNEXO 80/6259, rapport final, 35 p.