

ELECTRICITE de FRANCE

ETUDE ECOLOGIQUE de PROJET



SITE de GRAVELINES

2^e Cycle

Volume I

RAPPORT GENERAL

CNEXO

1977

ÉLECTRICITE DE FRANCE

ETUDE ECOLOGIQUE SUR LE SITE DE GRAVELINES

RAPPORT FINAL

(2EME CYCLE)

VOLUME I

RAPPORT GENERAL

CENTRE NATIONAL POUR L'EXPLOITATION DES OCEANS

UNITE LITTORAL

INSTITUT DE BIOLOGIE MARINE ET REGIONALE DE WIMEREUX

INSTITUT PASTEUR DE LILLE

NOVEMBRE 1977

AVANT-PROPOS

=====

Le programme d'équipements d'Electricité de France prévoit pour les prochaines années, la construction sur le site de GRAVELINES d'une centrale nucléaire dont la réfrigération est envisagée par une circulaire d'eau de mer de type "ouvert".

D'une façon générale, le but des recherches et des études confiées au Centre National pour l'Exploitation des Océans (Unité Littoral au Centre Océanologique de Bretagne) est de définir un état écologique de référence, au cours de deux années d'observations sur le terrain, avant le début des travaux d'implantation de la centrale. Le premier cycle d'études a fait l'objet d'un rapport final publié en juin 1976.

Ce rapport fait le point sur les résultats obtenus lors du deuxième cycle d'étude (juillet 1976-juillet 1977).

Afin de mener à bien l'ensemble des études, le CNEXO s'est associé à des laboratoires scientifiques se trouvant dans la région du Nord-Pas de Calais :

- l'Institut de Biologie Marine et Régionale de Wimereux, sous la responsabilité de Monsieur A. RICHARD, maître de conférence à l'Université de Lille I.
- l'Institut Pasteur de Lille (IPL) sous la direction de Monsieur le Professeur H. LECLERC.

Responsable de l'étude : L.A. ROMAÑA - COB-UNITE LITTORAL

Chef de projet : L.A. ROMAÑA - COB-UNITE LITTORAL

Conseillers scientifiques :

L. LAUBIER, Directeur du Centre Océanologique de Bretagne,
P. CHARDY, Chef de l'opération Centrales Nucléaires du CNEXO,
Département Lutte contre la Pollution Marine.

Personnes ayant réalisé cette étude :

ARNAL O.	Chercheur	COB-UL
BOUGARD M.	Chercheur	WIMEREUX
DELATRE J.M.	Ingénieur	I.P.L.
DEWARUMEZ N.	Technicien	WIMEREUX
JOSPIN J.P.	Technicien	I.P.L.
LABBE A.	Technicien	COB-UL
LE FEVRE-LEHOERFF G.	Chercheur	COB-UL
MENU D.	Technicien	WIMEREUX
NICOULAUD F.	Technicien	COB-UL
PAUCHET M.C.	Technicien	E.P.L.
QUINTIN J.Y.	Technicien	COB-UL
SOUPLET A.	Chercheur	WIMEREUX
TOULARASTEL F.	Chercheur	COB-UL

SOMMAIRE

I - <u>INTRODUCTION</u>	1
I-A- <u>Généralités</u>	1
I-B- <u>Présentation du site</u>	1
I- Géographie.....	1
2- Climatologie.....	2
3- Hydrographie.....	2
3-I- Marées.....	3
3-2- Courants.....	3
3-3- Apports d'eaux terrestres.....	3
II - <u>LE DOMAINE PELAGIQUE</u>	5
II-A- <u>Introduction</u> ~ Présentation des campagnes.....	5
I- Position des stations.....	5
2- Périodicité des mesures.....	6
3- Conditions climatologiques lors des campagnes.....	6
4- Paramètres mesurés.....	6
II-B- <u>Paramètres physico-chimiques</u>	7
I- Matériel et méthodes.....	7
I-I- Transparence de l'eau.....	7
I-2- Température.....	7
I-3- Salinité.....	8
I-4- Oxygène dissous.....	8
I-5- pH.....	9
I-6- Matières en suspension.....	9
I-7- Sels nutritifs.....	9
I-8- Digue.....	13
2- Variations temporelles.....	13
2-I- Température.....	13
2-2- Salinité.....	13
2-3- Diagramme température-salinité.....	13
2-4- Densité.....	13
2-5- Matières en suspension.....	13
2-6- Transparence de l'eau.....	16
2-7- Oxygène dissous.....	18
2-8- pH.....	18
2-9- Sels nutritifs.....	19
3- Variations spatiales.....	21
3-I- Surface-fond.....	21
a. Température.....	21
b. Salinité-Densité.....	22
c. Oxygène dissous.....	22
d. pH.....	22
e. Matières en suspension.....	23
f. Sels nutritifs.....	23

3-2- Côte-Large.....	23
a. Température.....	23
b. Salinité, Densité, pH.....	24
c. Matières en suspension, sels nutritifs, transpa- rence de l'eau.....	25
d. Oxygène dissous.....	26
4- Variations au point médian au cours d'une campagne.....	26
5- Prélèvements à la "digue" de Dunkerque Ouest.....	27
5-1- Température.....	27
5-2- Salinité.....	28
5-3- pH.....	28
5-4- Matières en suspension.....	28
5-5- Sels nutritifs.....	28
6- Conclusion.....	29
II-C- <u>Phytoplancton - Production primaire</u>	31
I- Matériel et méthodes.....	31
I-1- Etude systématique du microplancton.....	31
a. Méthode d'étude au microscope.....	31
b. Précision des comptages.....	31
I-2- Mesure des pigments photosynthétiques.....	32
a. Chlorophylle a.....	32
b. Phéopigments.....	32
c. Précision des mesures.....	33
I-3- Indices de diversité.....	35
a. Indice de diversité spécifique - Equitabilité.....	35
b. Indice de diversité pigmentaire.....	36
I-4- Production primaire.....	36
a. Méthode.....	36
b. Indice production-biomasse.....	38
2- Etude systématique du phytoplancton.....	38
2-1- Variations quantitatives du microplancton.....	39
2-2- Succession des populations de Diatomées.....	44
2-3- Quelques traits de l'écologie de plusieurs espèces de Diatomées.....	46
2-4- Chlorophycées.....	48
2-5- Silicoflagellés.....	48
2-6- Dinoflagellés.....	48
2-7- Nanoplancton.....	50

3-	Pigments photosynthétiques - Production primaire.....	51
3-1-	Relation chlorophylle a - microplancton.....	51
3-2-	Variations temporelles.....	52
	a. Chlorophylle a.....	52
	b. Phéopigments.....	53
3-3-	Variations spatiales.....	53
	a. Chlorophylle a.....	53
	b. Phéopigments.....	54
3-4-	Production primaire.....	54
	a. Variations temporelles.....	54
	b. Variations spatiales.....	55
4-	Indices de diversité et de production - Cycle phyto- planctonique.....	56
1-	Indices de diversité spécifique.....	56
2-	Indice de diversité pigmentaire.....	57
3-	Indice production/biomasse.....	58
4-	Cycle phytoplanctonique.....	59
	a. Phase printanière.....	59
	b. Phase estivale.....	60
	c. Phase hivernale.....	61
5-	Interrelations milieu-phytoplancton.....	61
5-1-	Température.....	61
5-2-	Densité.....	63
5-3-	Eclairement - Transparence de l'eau.....	63
5-4-	pH.....	64
5-5-	Oxygène dissous.....	65
5-6-	Sels nutritifs.....	67
	a. Azote : ammoniac, nitrites, nitrates.....	67
	b. Phosphates.....	69
	c. Silicates.....	70
	d. Rapports entre les sels nutritifs.....	71
6-	Prélèvements à la digue de Dunkerque Ouest.....	72
6-1-	Microplancton - Nanoplancton.....	72
6-2-	Pigments photosynthétiques.....	73
6-3-	Indices de diversité.....	73
6-4-	Populations de Diatomées.....	74
7-	Conclusion.....	75

II-D- <u>Zooplancton</u>	78
I- Méthodologie.....	78
I-I- Récolte des échantillons.....	78
I-I-I- Choix des stations.....	78
I-I-2- Types de prélèvements.....	79
I-I-3- Stockage des échantillons.....	80
I-I-4- Calendrier des missions.....	80
I-2- Analyse des échantillons au laboratoire.....	81
I-2-I- Fractionnement en vue des comptages.....	81
I-2-2- Comptage.....	81
I-2-3- Difficultés relatives au comptage.....	82
I-2-4- Mesures des biomasses.....	82
2- Résultats.....	84
2-I- Liste faunistique.....	84
2-2- Nombre total d'individus et principaux taxons.....	88
2-2-I- Variations saisonnières du nombre d'individus/ 10 m ³	88
2-2-2- Pourcentage des principaux taxons.....	89
2-2-3- Répartition géographique du nombre total d'in- dividus.....	92
2-3- Biomasse du zooplancton.....	92
2-3-I- Poids sec.....	92
a. Variations saisonnières du poids sec moyen....	92
b. Variations du poids sec entre les stations....	93
2-3-2- Matières organiques.....	93
a. Teneur en matières organiques.....	93
b. Poids de matières organiques.....	94
c. Relation entre le poids de matières organiques et le poids sec.....	94
2-3-3- Composition chimique élémentaire en Carbone et en Azote organiques, du zooplancton.....	95
a. Teneurs en pourcentage du poids sec.....	95
b. Poids de Carbone et d'Azote organiques.....	95
c. Etude du rapport C/N.....	96
2-3-4- Conclusion.....	97
2-4- Variations quantitatives des principales espèces zooplanctoniques.....	98
2-4-1- Néroplancton.....	98
a. Introduction.....	98
b. Larves d'Annélides.....	99
c. Cnidaires.....	103
d. Larves de Décapodes.....	104

e. Larves de Cirripèdes.....	105
f. Larves de Mollusques.....	106
g. Larves d'Equinodermes.....	107
h. Larves de Bryozoaires.....	108
i. Oeufs et larves de Poissons.....	108
2-4-2- Holoplancton.....	109
RAPPEL DES RESULTATS ACQUIS AU COURS DU 1er CYCLE D'ETUDE (1974-1975) A GRAVELINES CONCERNANT L'HOLO- PLANCTON.....	
I) Composition spécifique de l'Holoplancton à Grave- lines.....	110
II) Principales caractéristiques du cycle annuel....	111
III) Faible diversité.....	112
LE DEUXIEME CYCLE ANNUEL A GRAVELINES - COMPARAISON DES DEUX ANNEES - NOUVEAUX RESULTATS.....	
I) Les crustacés holoplanctoniques.....	113
A- Les Copépodes.....	113
A-1- Pourcentage des Copépodes dans les récoltes.	113
A-2- Succession de la dominance des espèces au cours de l'année.....	114
A-3- Diversité des Copépodes.....	115
A-4- Variations temporelles d'abondance - Repro- duction des principales espèces - croissance Les relations entre le métabolisme et les facteurs du milieu.....	118
A-4-1- Les variations temporelles d'abondance...	118
- <i>Temora longicornis</i>	119
- <i>Centropages hamatus</i>	120
- <i>Acartia clausi</i>	120
- <i>Pseudocalanus minutus</i>	121
- <i>Paracalanus parvus</i>	122
- <i>Euterpina acutifrons</i>	122
- <i>Oncaea</i> sp.....	123
A-4-2- Dynamique de population de trois espèces de Copépodes : <i>Temora longicornis</i> , <i>Centro-</i> <i>pages hamatus</i> , <i>Acartia clausi</i>	123
A-4-2-1- Evolution de la composition en stades Copépodites.....	125
A-4-2-2- La méthode de distribution des lon- gueurs.....	127
a. Introduction.....	127
b. Etude des longueurs des céphalothorax de 3 espèces - variations saisonnières moyen- nes.....	128
c. Relations calculées entre la longueur du céphalothorax et la température.....	131

d.	Distribution des fréquences de tailles au cours du cycle annuel.....	133
e.	Croissance de <i>Temora longicornis</i>	134
A-4-2-3-	La méthode de l'évolution du sex- ratio au cours du cycle annuel.....	134
A-4-3-	Relations entre l'abondance d'une espèce et les facteurs hydrologiques.....	135
A-5-	Variations spatiales des espèces.....	136
a.	Gradient Côte-Large.....	136
b.	Microrépartition du zooplancton.....	137
B-	Les Mysidacés.....	139
C-	Les Cladocères.....	141
II)	Les Appendiculaires.....	141
III)	Les Chaetognathes.....	141
IV)	Les Cténaires.....	143
II-E-	<u>Microbiologie</u>	146
I-	Introduction.....	146
2-	Matériel et méthode.....	147
a.	Prélèvements et transport.....	147
b.	Modes opératoires.....	147
c.	Calcul du potentiel hétérotrophe.....	151
3-	Résultats et discussion.....	154
a.	Influence de la marée.....	154
b.	Evolution dans le temps - dénombrement à la digue..	154
c.	Evolution dans le temps - activité bactérienne.....	155
d.	Comparaison avec quelques points en mer.....	161
4-	Conclusion générale.....	163

III - <u>LE DOMAINE BENTHIQUE</u>	165
III-A- <u>La zone subtidale</u>	165
I- Introduction.....	165
2- Méthodologie.....	165
2-I- Travail à la mer.....	165
2-I-I- Calendrier des campagnes.....	165
2-I-2- Localisation des stations.....	166
2-I-3- Techniques de prélèvements.....	166
2-I-3-I- Prélèvements à la drague.....	166
2-I-3-2- Prélèvements à la benne.....	167
2-2- Au laboratoire.....	167
2-2-I- Granulométrie.....	167
2-2-2- Etude de la macrofaune.....	168
3- Etude granulométrique.....	168
3-I- Calculs.....	168
3-I-I- Délimitation des ensembles sédimentologiques	168
I-I-2- Description des ensembles sédimentologiques	168
3-2- Résultats.....	169
3-2-I- Délimitation des ensembles sédimentologi-	
ques.....	169
3-2-2- Description des ensembles sédimentologiques	171
3-2-2-I- Zone I.....	171
3-2-2-2- Zone II.....	172
3-2-2-3- Zone III.....	172
3-2-2-4- Zone IV.....	173
3-2-3- Campagne du 25 Mars 1977.....	174
3-3- Conclusion.....	175
4- Etude bionomique.....	175
4-I- Méthodes d'analyse des résultats.....	175
4-I-I- Délimitation des unités bionomiques.....	175
4-I-2- Description des peuplements.....	176
4-I-2-I- Composition faunistique.....	176
4-I-2-I-I- Abondance.....	176
4-I-2-I-2- Dominance.....	176
4-I-2-I-3- Dominance moyenne.....	176
4-I-2-I-4- Fréquence.....	176
4-I-2-I-5- Indice biologique.....	177
4-I-2-I-6- Nomenclature.....	177

4-I-2-2- Répartition des effectifs - Diversité..	177
4-I-2-2-I- Distribution d'abondance.....	177
4-I-2-2-2- Diversité.....	178
4-2- Résultats.....	179
4-2-I- Délimitation des peuplements.....	179
4-2-2- Description des peuplements.....	180
4-2-2-I- Peuplement I.....	180
4-2-2-I-I- Composition faunistique.....	180
4-2-2-I-2- Diversité.....	181
4-2-2-2- Peuplement 2.....	181
4-2-2-2-I- Composition faunistique.....	182
4-2-2-2-2- Diversité.....	182
4-2-2-3- Peuplement 3.....	182
4-2-2-3-I- Composition faunistique.....	182
4-2-2-3-2- Diversité.....	182
4-2-3- Comparaison des peuplements.....	183
4-2-4- Apports de la campagne du 25 Mars 1977.....	183
4-2-5- Conclusion.....	183
5- Etude démographique.....	184
5-I- Méthodologie.....	184
5-2- Résultats.....	185
5-2-I- <i>Abra alba</i>	185
5-2-2- <i>Tellina fabula</i>	186
5-3- Conclusion.....	188
6- Analyse chimique des sédiments.....	188
6-I- Méthodologie.....	188
6-2- Résultats.....	188
6-3- Discussion.....	188
III-B- <u>La zone intertidale</u>	189
I- Introduction.....	189
2- Méthodologie.....	189
2-I- Sur le terrain.....	189
2-I-I- Calendrier des campagnes.....	189
2-I-2- Localisation des stations.....	189
2-I-3- Technique de prélèvements.....	190
2-2- Au laboratoire.....	190

3- Etude bionomique.....	190
3-I- Etude qualitative.....	190
3-I-I- Composition faunistique.....	190
3-I-2- Indice de présence.....	191
3-I-3- Dominance moyenne.....	191
3-I-4- Diversité.....	191
3-2- Etude quantitative.....	191
3-2-I- Répartition de la biomasse.....	191
3-2-2- Variations de la biomasse.....	193
3-2-2-I- Le long de la radiale.....	193
3-2-2-2- Dans le temps.....	193
3-3- Conclusion.....	194
4- Etude démographique.....	194
4-I- Méthodologie.....	194
4-2- Résultats.....	195
4-2-I- <i>Hydrobia ulvae</i>	195
4-2-2- <i>Corophium arenarium</i>	196
4-3- Conclusion.....	198

CHAPITRE I



Chapitre I - INTRODUCTION GENERALE

I.A - Généralités

Les études écologiques sur le site d'une future centrale nucléaire se divisent en plusieurs parties :

- étude d'"avant-projet" : étude rapide permettant d'évaluer les caractéristiques écologiques générales et la richesse du site .

Sur le site de Gravelines, cette étude a été effectuée de Juillet à Décembre 1973 .

- étude de " projet " : destinée à établir un bilan écologique avant la mise en service des installations ; cette étude porte sur deux cycles annuels .
- étude de " Surveillance " : s'étendant sur plusieurs années ; cette étude permet, d'une part, d'apprécier les variations pluriannuelles des écosystèmes, et d'autre part, de rechercher les effets des rejets d'eau réchauffée sur ces écosystèmes .

En ce qui concerne le site de Gravelines, l'étude de projet a débuté en Septembre 1974 . Les résultats concernant la première partie de cette étude, de Septembre 1974 à Décembre 1975, ont été fournis (Contrat CNEXO - EDF n° 741124)

Le présent rapport fait état des résultats obtenus lors de la deuxième année de l'étude de projet : d'Août 1976 à Juillet 1977 .

Comme lors de la première année, l'étude porte sur les paramètres physicochimiques de l'eau, sur les productions primaire et secondaire pélagiques avec estimations qualitative et quantitative des espèces du phytoplancton et du zooplancton, et sur les faunes benthiques intertidale et subtidale.

Dans chacun de ces domaines, de nouvelles stratégies d'échantillonnage ont été utilisées . Elles seront décrites dans chacun des chapitres .

I.B - Présentation du site

I - Géographie

Le site de la centrale se trouve sur le littoral, entre Calais et Dunkerque, sur le territoire de la commune de Gravelines (Fig.I.1.).

La centrale se situe à l'Ouest du nouvel avant-port de Dunkerque-ouest, dans lequel s'ouvre le canal d'amenée de l'eau de refroidissement .

2-Climatologie

La masse d'eau étudiée s'étend sur des fonds de faible profondeur (25m environ) . Très côtière, elle présente une faible inertie aux variations climatiques telles que la température de l'air et la pluviosité .

Les données climatiques, couvrant la période étudiée, ont été empruntées au "Bulletin climatologique départemental" du Pas-de-Calais .

Les observations concernant la force et la direction des vents, ainsi que l'état de la mer, enregistrées au bateau-feu "SANDETTIE", nous ont été fournies par la station météorologique de Boulogne-sur-Mer . (*)

La région de Gravelines bénéficie d'un climat océanique tempéré . La température de l'air varie de façon sinusoidale, avec un maximum moyen de 18°C. au mois d'Août et un minimum moyen de 2°C. en Février . La pluviosité moyenne mensuelle excède rarement 100 mm d'eau à Oye-plage, village voisin de Gravelines .

Les figures I.2 et I.3 résument les données de température et pluviosité pour l'ensemble de la période étudiée à Oye-plage . La température estivale de 1976 est du même ordre de grandeur (18-19°C.) que celle de 1975 . Par contre, l'été 1977 a compté des températures beaucoup plus basses (15°C. en Juillet) . Les températures de l'hiver 1976-1977 sont d'autre part plus faibles (2-3°C.) que celles de l'hiver 1974-1975 (4-5°C.) . Lors des deux études, on note un réchauffement au mois de Mars suivi d'une diminution de la température en Avril .

Les différences entre les deux années d'étude s'accroissent lorsque l'on considère la pluviosité . Lors de la première année, la pluviosité avait été moyenne avec des maxima de l'ordre de 50mm d'eau par mois en automne et des minima de 15 à 20mm en été .

L'année 1976 a été marquée par une extrême sécheresse au printemps et de fortes pluies atteignant 115 mm en automne .

L'hiver 1976-1977 a encore connu une pluviosité abondante puis en 1977 la situation est redevenue normale avec une pluviosité moyenne semblable à celle de 1975 .

3 - Hydrographie

Les données hydrographiques proviennent des "Annuaire des marées" de 1976 à 1977 et de l'ouvrage "Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique"

Des analyses de courants sur maquette de l'avant-port de Dunkerque (effectuées au Laboratoire National d'Hydrolique) ont été aimablement fournies par les Services du Port autonome de Dunkerque .

(*) - Nous tenons à remercier le personnel de cette station d'avoir pris soin de nous faire parvenir les bulletins météorologiques quotidiens .

Devant le site de la centrale, la marée est de type semi-diurne . Ses caractéristiques sont les suivantes :

Type de marée	Coefficient	Cote de	
		Pleine mer	Basse mer
Vive-eau moyenne	95	5,80m	0,50m
Marée moyenne	70	5,30m	0,95m
Morte-eau moyenne	45	4,80m	1,40m

Quel que soit le coefficient de la marée, le montant est plus court que le baissant de près de deux heures . D'après l'annuaire des marées, à Gravelines, le marnage est supérieur à celui de Dunkerque de 0,20m à 0,30m, respectivement en morte-eau et en vive-eau, et la pleine mer est en avance de 10 minutes environ par rapport à Dunkerque .

3-2- Courants

Courant général : dans le Pas-de-Calais, on rencontre un courant général résiduel faible, portant au NE et atteignant la vitesse de 2,7 milles par jour environ . Toutefois, à un point et à un instant donnés, la direction du courant est influencée par l'orientation du vent, dont il faut tenir compte pour connaître la direction et la vitesse réelles du courant, au moins en surface .

Courants de marée : dans la zone étudiée, les courants de marée sont alternatifs, de direction sensiblement parallèle à la côte . Pendant le flot, ils sont dirigés vers l'ENE (65-70°) alors qu'au jusant ils portent à l'WSW (255-260°) (Fig. I.4) . La construction de l'avant-port a apporté des modifications locales dans les champs de courant . En marée de vive-eau moyenne (coefficient 95), on note la présence de turbulences et de tourbillons à l'entrée de l'avant-port et le long de la jetée Ouest . Ces phénomènes sont atténués en marée de morte-eau (coefficient 45) .

3-3- Les apports d'eaux terrestres

En plus des eaux de ruissellement et de celle de la nappe phréatique, il faut noter l'apport d'eaux douces amenées par l'Aa . La rivière, canalisée et détournée depuis St-Omer, a un débit très irrégulier . Une étude des apports telluriques sur le littoral Calais-Dunkerque a été réalisée par l'Institut national de recherche chimique appliquée (MERTENS et PRUDHON, 1972) . Cette étude, tenant compte du fait que l'Aa proprement dite est grossie des canaux des waterings, montre que le débit à l'embouchure est important : 357.671 m³/jour , soit plus que le port de Dunkerque (300.647m³/jour) .

En outre, les ports de Calais et de Dunkerque représentent des apports d'eaux telluriques non négligeables .

Les principales caractéristiques de ces apports figu-

rent dans le tableau ci-dessous :

Localisation	Débit (m ³ /jour)	D C O (kg/jour)	D B O (kg/jour)
Calais	456412	31844	3522
Gravelines	357671	12689	1744
Dunkerque	300647	21535	1981

Il y a donc sur le site de Gravelines, une arrivée importante d'eau douce . Comme le montre la demande en oxygène, cette eau est très désaturée . Les causes de cette sous-saturation sont mal connues des auteurs cités, mais on peut penser que la sous-saturation en oxygène est occasionnée par l'oxydation des sels ammoniacaux de Nitrites, ou de Carbone organique (rejets urbains ?).

Afin d'évaluer les modifications des masses d'eaux côtières dues aux apports de l'Aa, une station de prélèvement a été située à l'embouchure de la rivière (Fig. II.1).

LE DOMAINE PELAGIQUE



CHAPITRE II A



INTRODUCTION



Chapitre II - LE DOMAINE PELAGIQUE

II.A - Introduction - Présentation des campagnes

L'étude du domaine pélagique sur le site de Gravelines a porté sur une période d'un an (Août 1976 à Juillet 1977), huit mois après la fin des travaux précédents . Les sorties ont eu lieu à bord du "St-Eloi", chalutier basé à Grand-Fort-Philippe .

I- Position des stations

La méthodologie retenue est celle qui a été mise au point lors de la campagne "drogue" en Décembre 1975 . Elle vise à échantillonner la masse d'eau qui circule devant le site tout au long d'un cycle de marée . Nous avons retenu trois stations : M, L et C, situées sur une radiale face à la centrale (Fig. II.1) et où les prélèvements ont lieu aux étales de pleine mer et de basse mer ; le point M qui joue le rôle de "point fixe" est également échantillonné aux mi-marées et à l'étales de pleine-mer suivante (Fig. II.2.) . On s'aperçoit en fait que, si, pendant le temps mis à effectuer les trois prélèvements de la radiale, la masse d'eau s'est peu déplacée (déplacement inférieur à I mille), lors de la dernière station de la radiale (CI) le courant a atteint une vitesse importante (1,25 noeud dans le cas de GI6, soit 64 cm/seconde). Cette vitesse est à prendre en compte au niveau de l'interprétation de l'étude du pelagos . Le port de Grand-Fort-Philippe étant un port à marées, nous avons du parfois décaler les horaires des sorties par rapport aux heures de pleine mer, afin de pouvoir exécuter la majeure partie des expériences de jour .

Enfin, deux autres stations sont échantillonnées une fois par sortie . Un point ^{est} situé à l'extérieur de la zone présumée d'influence de la centrale (point fixe Hors Zone) ; cette station correspond à la station 2 échantillonnée lors de l'étude 1974-1975 . Des prélèvements sont effectués également à la sortie de l'Aa . Nous nous sommes efforcés de travailler à cet endroit lors des heures d'ouverture des écluses de la rivière afin de pouvoir déterminer le mieux possible les apports dus à cette arrivée d'eau douce (cf.paragraphe I-B-3-3) .

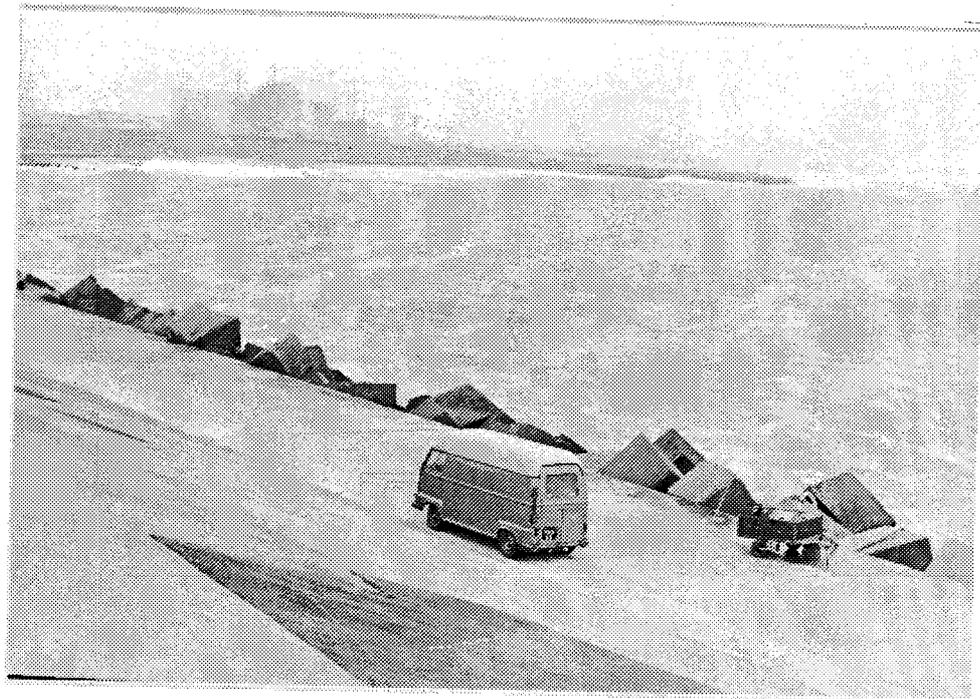
La position exacte des stations est précisée dans le tableau II.1 . La figure II.2 représente le profil du fond au niveau de la radiale .

Dans le but de pouvoir multiplier les données en dehors des campagnes à la mer, des prélèvements hebdomadaires ont été réalisés à l'aide d'une pompe, à partir de la digue de l'avant-port Ouest de Dunkerque : digue ouest (D.W.), chaque fois que le temps le permettait, sinon digue est (D.E.), côté port . (cf.position des stations Fig.II.1. et II.3.) .

PLANCHE 1



Chalutier St-Eloi à bord duquel ont été effectués les prélèvements



Station DIGUE OUEST

Les campagnes à bord du St-Eloi ont été programmées avec une périodicité mensuelle, au moment des plus faibles marées . Seules les mauvaises conditions météorologiques rencontrées en Décembre 1976 (GI7) et n'ayant pas permis l'étude d'un cycle complet ont entraîné le report de la sortie en Janvier 1977 (GI7') . Il était convenu de considérer une campagne comme valable si la moitié des stations (5 sur II) avait été échantillonnée . (cf.tableau II.2) .

Les prélèvements à la digue ont eu lieu avec une périodicité d'environ huit jours, à l'heure de la pleine mer . A chaque campagne en mer correspondent des prélèvements effectués à partir de la digue ouest, ce dans le but de "recaler" les résultats par rapport à ceux de la masse d'eau et plus particulièrement au point C . Quelques-unes de ces sorties ont du être annulées suite à des ennuis mécaniques concernant la pompe ou la remorque (cf.tableau II.3.) .

3- Conditions climatologiques lors des campagnes

Les figures II.5. à II.17 indiquent, pour la semaine précédant chaque campagne, la direction et la force des vents ainsi que l'état de la mer .

Ces paramètres sont importants . En effet, la zone étudiée étant peu profonde, l'agitation des eaux de surface se fera sentir jusqu'au fond . Ceci peut augmenter la charge de l'eau en matières en suspension . L'état de la mer dans les jours précédant le jour de la campagne est à prendre en compte dans l'explication de plusieurs paramètres hydrologiques, tels que le pourcentage de saturation de l'eau en oxygène et la turbidité .

4- Paramètres mesurés

Les masses d'eau sont caractérisées par divers paramètres que l'on peut séparer en 2 groupes :

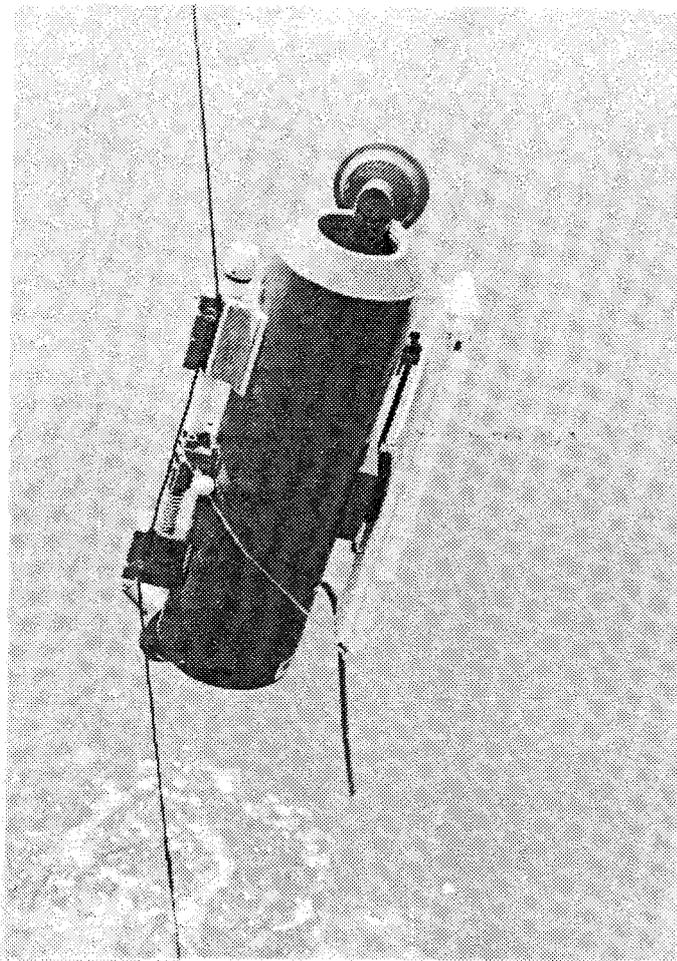
paramètres physiques (transparence de l'eau, température, salinité) et chimiques (pH, oxygène dissous, matières en suspension, sels nutritifs)

paramètres biologiques : études des pigments, des populations planctoniques, production primaire et secondaire .

Le détail des mesures effectuées aux différentes stations est donné dans le tableau II.4.(pour les paramètres physicochimiques et le phytoplancton) .



Mise à l'eau d'une bouteille à prélèvements



Bouteille à clapets
munie d'un thermo-
mètre à renversement

CHAPITRE II B



HYDROBIOLOGIE

par M. BOUGARD
N. DEWARUMÉZ
D. MENU

de l'Institut de Biologie Marine de
Wimereux

II.B - Paramètres physico-chimiques

I- Matériel et méthodes

Les résultats des premiers travaux effectués sur le site de Gravelines ont montré qu'il était possible de réduire le nombre des niveaux de prélèvement sans nuire à la qualité des résultats . C'est pourquoi nous avons limité notre étude à 3 profondeurs : sub-surface, 5m et le niveau le plus proche du fond (soit 10,15,20 ou 25m) . L'échantillonnage du point "Aa" est réduit au niveau de sub-surface .

Pour prélever l'eau à analyser nous avons utilisé 3 bouteilles à clapets NISKIN (de contenance 5 litres) (cf. planche 2) placées en série sur le cable . Leurs fermetures déclanchées par messagers permet d'échantillonner la colonne d'eau sur toute sa hauteur pratiquement au même instant .

Le système de filtration placé à bord a été conçu par RICHARD et réalisé à l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux à partir d'unités GELMAN . (Fig. II.18, planche 3) . La filtration se fait sous pression d'air comprimé contrôlée par un mano-détendeur et limitée à 2 atmosphères maximum . Cet appareillage présente l'avantage de pouvoir être facilement utilisé par mauvais temps et de ne pas nécessiter d'aménagement spécial du bateau . En outre, l'échantillon est placé à l'obscurité pendant la durée de l'opération .

I-1- Transparence de l'eau

A chaque station nous avons mesuré la transparence de l'eau au moyen d'un disque de Secchi, ce avec une précision de 0,20m . La valeur retenue est la moyenne de la profondeur de disparition et de celle de réapparition du disque, estimées en prenant soin de se placer dans l'ombre du bateau (selon la recommandation de ATKINS et coll.(1954)) .

I-2- Température

L'utilisation de thermomètres à renversement RICHTER et WIESE adaptés sur les bouteilles permet de relever la température de l'eau aux différents niveaux avec une précision d'environ 1/100^e °C . La palanquée de bouteilles est laissée in situ une dizaine de minutes afin de laisser les thermomètres se stabiliser . Les températures, lues avec une loupe NANSEN 10mm après la remontée, sont ensuite corrigées à partir des certificats d'étalonnage de chacun des thermomètres à l'aide de la formule suivante :

$$T_{\text{corrigée}} = T' + i + C$$

dans laquelle T' = température du thermomètre principal

i = erreur du thermomètre principal à la température considérée

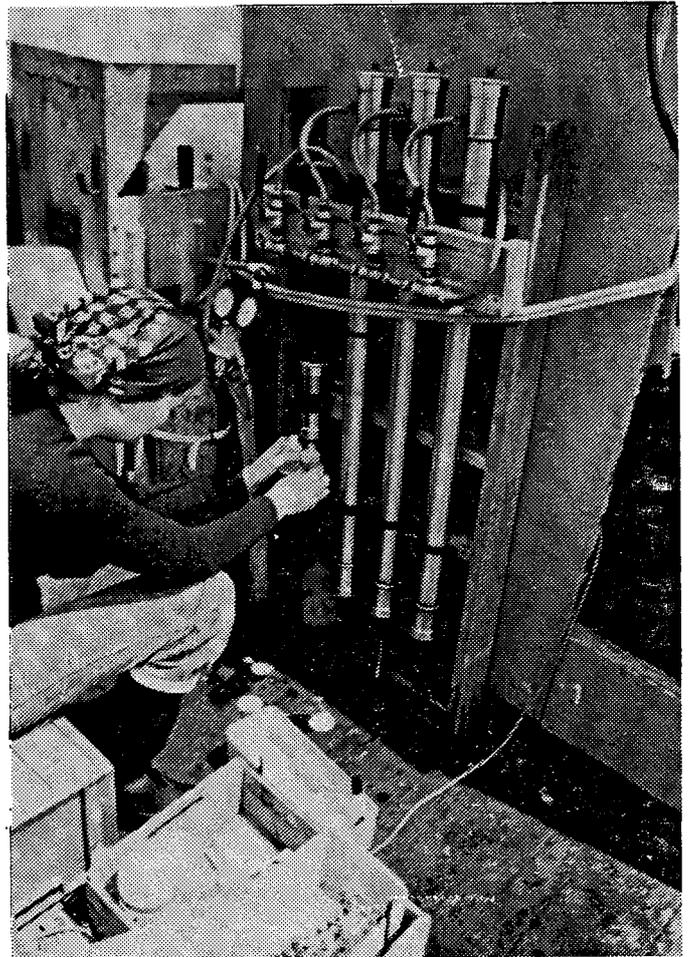
$$C = \frac{(V_0 + T')(T' - t)}{K - 100}$$

t = température du thermomètre auxiliaire corrigée



Prise d'échantillons
après la remontée des
bouteilles

Système de filtration



I-3- Salinité

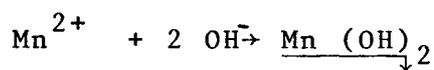
Les échantillons destinés à la mesure de la salinité ont été conservés dans des canettes de verre de 250ml hermétiquement fermées et préalablement rincées avec de l'eau du prélèvement. La salinité a été déterminée au C.O.B. au moyen d'un salinomètre GUILDLIN, avec une précision de 0,005%. Les dosages correspondant aux campagnes G.23 et G.24 ont été faits à Wimereux avec un titreur automatique METROHM par la méthode de KNUDSEN (dosage des chlorures par précipitation au nitrate d'argent), ce qui réduit la précision à 0,05%. On déduit alors la valeur de la salinité à partir de celle de la chlorosité à l'aide des tables du NATIONAL INSTITUTE OF OCEANOGRAPHY OF GREAT BRITAIN and UNESCO (1973).

I-4- Dosage de l'oxygène dissous

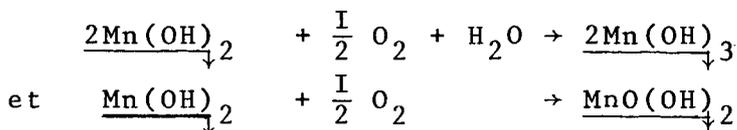
L'échantillon est transféré de la bouteille de prélèvement dans un flacon en verre à col rodé. Ce transfert est effectué au moyen d'un tuyau souple plongeant jusqu'au fond du flacon et permettant d'éviter tout barbotage avec l'air atmosphérique.

Le dosage est ensuite réalisé selon la classique méthode de WINKLER :

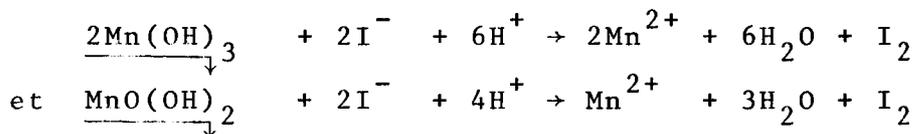
- On ajoute à l'eau de mer une solution de manganèse II que l'on précipite par une base forte :



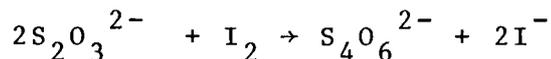
l'oxygène dissous fait passer le manganèse à des degrés d'oxydation supérieurs (III ou IV) :



- La solution est ensuite acidifiée en présence d'iodure. Il y a formation d'iode avec retour du manganèse au degré d'oxydation II (redissolution du précipité) :



- L'iode libéré est dosé par le thiosulfate :



Les deux premiers réactifs (Mn^{II} et base forte) sont additionnés à l'eau de mer, immédiatement après le prélèvement (ou tout au moins dans la demi-heure suivante), à l'aide de pipettes automatiques GILSON, juste sous la surface de l'échantillon. On bouche rapidement sans emprisonner de bulle d'air et on agite vigoureusement pour disperser le précipité formé.

Les échantillons ainsi traités sont immergés complètement dans l'eau de mer et conservés à l'abri de la lumière en évitant de trop fortes variations de température .

L'acidification et le dosage proprement dit ont eu lieu au laboratoire dans la semaine suivant le prélèvement .

Le titrage est effectué sur des prises d'essais de 50 ml au moyen d'un Dosimat E 535 relié à un Titrator E 526 de chez METROHM HERISAU permettant une détermination plus précise du point d'équivalence .

La précision ainsi obtenue est de l'ordre de $5 \cdot 10^{-2}$ ml/l .

Les résultats sont exprimés en ml O_2 /l . Pour obtenir le pourcentage de saturation il faut tenir compte de la température et de la salinité ((Tables du N.I.O.G.B. et UNESCO 1973) . La précision obtenue est alors de $10^{-1}\%$ de saturation.

I.5- pH

Nous avons mesuré le pH à bord au moyen d'un pH-mètre RADIOMETER avec une précision de 0,05 unités pH .

I.6- Matières en suspension

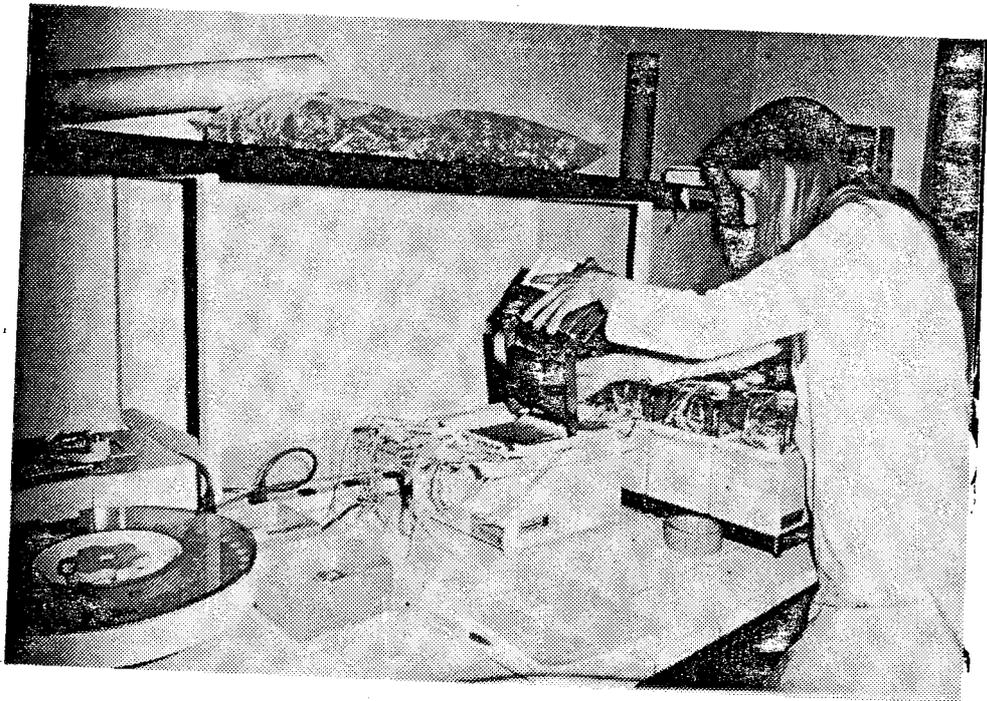
Afin d'évaluer la turbidité de l'eau, nous avons filtré des échantillons d'un litre sur membranes GELMAN GA-6 prépesées (diamètre des pores : $0,45\mu$) . Après filtration, la colonne est rincée avec une solution isotonique de formiate d'ammonium pour éliminer le sel . L'usage du formiate est préférable à celui de l'eau distillée afin d'éviter la destruction du plancton (BANSE, FALLS et HOBSON, 1963). Après passage à l'étuve à $105^\circ C$ pendant 24 heures, les filtres sont pesés à nouveau . On évite la réhydratation des filtres sortis de l'étuve en les plaçant dans un dessiccateur sous vide . Du silicagel est déposé dans le fond du dessiccateur, ainsi que dans l'enceinte fermée de la balance (précision de la balance : 1/100mg) . La différence de poids du filtre avant et après l'opération représente la quantité de matières en suspension dans l'eau (turbidité minérale + turbidité organique) . Dans le but d'évaluer la perte de poids des filtres après leur séjour à l'étuve, nous y avons joint une série de filtres vierges .

Quand la turbidité était trop importante nous avons dû limiter la quantité d'eau à 1/2 litre .

I.7- Sels nutritifs dissous

Excepté pour les prélèvements destinés au dosage des ions ammonium, les échantillons sont immédiatement filtrés sur $0,45\mu$ (filtres GELMAN GA6) et conservés dans des flacons de polyéthylène de 60 ml possédant un bouchage double (capsule + bouchon vissé) . L'addition de 0,5 ml de chloroforme permet de stabiliser l'échantillon . Les flacons sont ensuite entreposés dans un congélateur portatif permettant sinon de congeler les échantillons, du moins de les conserver

PLANCHE 4



AUTOANALYZER II TECHNICON
pour le dosage des sels nutritifs

à la température la plus basse possible jusqu'à l'arrivée au laboratoire où la congélation est immédiatement poursuivie.

L'analyse a lieu aussitôt après décongélation .

Le dosage de ces éléments (sauf en ce qui concerne l'ammoniac dissous dont la concentration varie trop rapidement) a eu lieu sur AUTOANALYZER II TECHNICON à l'aide des circuits analytiques et selon la méthodologie indiqués par TREGUER et LE CORRE dans leur manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (1974) .

Il s'agit de dosages colorimétriques basés sur la loi de BEER LAMBERT :

$D = \epsilon l c$
 D = densité optique
 ϵ = coefficient d'extinction molaire
 l = longueur de soluté traversée
 c = concentration de la solution

I.7-I- Dosage des ions ammonium (Azote ammoniacal)

- Le dosage est basé sur la réaction signalée par BERTHELOT en 1859 . En milieu alcalin ($8 < \text{pH} < 11,5$), l'ammoniac dissous réagit sur l'hypochlorite pour former une monochloramine ; celle-ci en présence du phénol et en milieu oxydant (excès d'hypochlorite) donne lieu à la formation d'un bleu d'indophénol . A 20°C la réaction, catalysée par l'ion nitroprussiate, demande 6 heures pour se développer . L'absorption est mesurée à 630 nm .

- La technique de dosage est celle appliquée à l'eau de mer par F.KOROLEFF en 1969 .

- Contrairement aux autres sels nutritifs, l'analyse est commencée à bord, aussitôt après la prise d'échantillon ; cette dernière a lieu très rapidement après la remontée de la bouteille de prélèvement (immédiatement après le prélèvement pour l'oxygène dissous) .

Les échantillons sont prélevés dans des flacons en verre, à col rodé, d'une capacité de 125 ml. Ces flacons sont marqués au niveau 105 ml correspondant au volume d'échantillon utilisé .

L'eau est préfiltrée à la sortie de la bouteille de prélèvement sur un filtre de porosité variant entre 40 et 200 μ suivant la turbidité de l'eau . Cette préfiltration est abandonnée lors des poussées de *Phaeocystis* où le temps de filtration augmente d'une manière telle que l'erreur apportée par les risques de contamination rendent cette technique inopportune .

L'addition des réactifs s'est faite au moyen de pipettes ASPIN, à piston réglable et munies de réservoirs en verre brun, ou de dispensettes BRAND . Après chaque addition de réactif, la flacon est soigneusement agité puis fermé

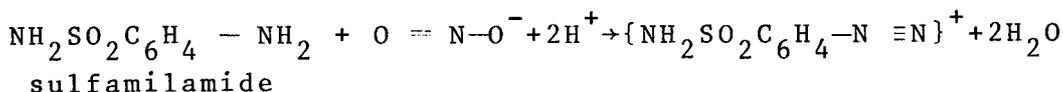
hermétiquement . Il est ensuite maintenu à l'obscurité à température ambiante . On laisse la réaction se poursuivre toute la nuit, la coloration une fois formée étant stable toute la nuit .

La densité optique des solutions obtenues est mesurée par rapport à l'eau bidistillée dans la cuve à flux continu du colorimètre d'un Autoanalyzer II à 630 nm.

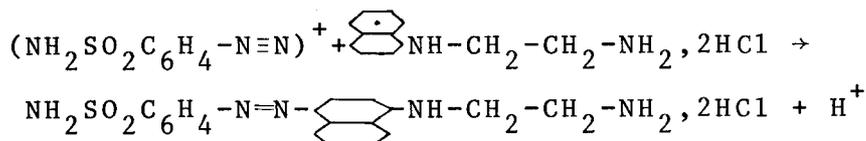
I.7-2- Dosage des ions nitrite (NO_2^-) dans l'eau de mer

Le dosage automatique des nitrites est basé sur la méthode mise au point par BENDSCHNEIDER et ROBINSON .

Les ions nitrite forment^{un} diazoïque avec la sulfamilamide en milieu acide selon la réaction :



Le diazoïque formé est ensuite copulé avec le chlorhydrate de N- naphtyl éthylène diamine pour fournir un colorant azoïque :



L'absorption est mesurée à 540 nm.

I.7-3- Dosage des ions nitrate (NO_3^-)

La méthode est fondée sur le dosage des ions NO_2^- obtenus par réduction quantitative des ions NO_3^- . La concentration en nitrate est obtenue après soustraction de la concentration réelle en nitrite .

La réduction est effectuée par passage de l'échantillon sur une colonne de cadmium traité par une solution cuivrique .

I.7-4- Dosage des ions phosphate (PO_4^{3-})

Il est basé sur la réaction de DENIGES (1920) . Les ions phosphate réagissant en milieu acide ($\text{pH} \leq 1$), avec le molybdate d'ammonium pour former un hétéropolyanion : $\{(\text{NH}_4)_3\text{P}(\text{Mo}_3\text{O}_{10})_4\}$. Ce complexe est réduit par l'acide ascorbique ; cette forme réduite, de coloration bleue, a un maximum d'absorption à 885 nm. La réaction de réduction est catalysée par l'antimonyl tartrate .

I.7-5- Dosage du silicium dissous

La majorité du silicium dissous se trouve sous la forme d'acide orthosilicique $\text{Si}(\text{OH})_4$, dont 5% seraient ionisés $\{\text{SiO}(\text{OH})_3\}$ au pH habituel de l'eau de mer .

Le dosage est basé sur la méthode décrite par MULLIN et RILEY (1955) . Le dosage colorimétrique est fondé sur la

formation du complexe silicomolybdique (hétéropolyanion) qui est ensuite réduit en "bleu de molybdène" .

Le densité optique du complexe est mesurée à 810 nm.

I.7-6- Remarques sur la précision et la signification des dosages des éléments nutritifs dissous

o Ammoniac dissous (cf. Rapport d'essais sur la détermination de l'ammoniac dissous dans l'eau de mer du IO.II.76, joint en annexe) . Ce rapport montre qu'il convient de nuancer les discussions sur les valeurs d' N/NH_4^+ en tenant compte :

- des écarts de mesure existant à l'intérieur d'un même échantillon (écart pouvant atteindre 0,5 μ atg au niveau de 10 μ atg. $N-NH_4^+/l$)
- des contaminations extérieures possibles, ceci en particulier pour les prélèvements effectués sur la digue de Dunkerque (écart pouvant atteindre 1 μ atg au niveau de 6 μ atg. $N-NH_4^+/l$) .
- de la grande variation dans le temps des teneurs en NH_4^+ des eaux côtières, indépendamment des sources de contamination . L'écart entre deux échantillons réalisés à 1/4d'heure d'intervalle pouvant atteindre 2 μ atg pour des eaux d'une concentration d'environ 10 μ atg. $N-NH_4^+/l$ (essais digue de Wimereux du 4.II.76)

Il montre en outre que l'erreur due strictement à la méthodologie du dosage est négligeable par rapport à toutes les autres sources d'erreur (précision <5% au niveau de 5 μ atg. $N-NH_4^+/l$) .

o Nitrite, Nitrate, Silicate et Phosphate

Il est à remarquer que - la filtration sur 0,45 μ bien qu'entraînant une manipulation supplémentaire, nous a paru indispensable à cause de la turbidité importante des eaux à analyser, afin d'améliorer la conservation des échantillons . Toutes précautions ont évidemment été prises lors de la manipulation du matériel de filtration afin d'éviter toute contamination de l'échantillon .

- La conservation des échantillons dans des flacons de 60 ml plutôt que dans des flacons de plus grande capacité qui auraient diminué les effets de parois, a permis un meilleur refroidissement puis une congélation plus rapide de ces échantillons (encombrement moindre permettant le stockage dans un congélateur portatif sur le bateau ainsi que pendant le retour au laboratoire) .
- L'addition de chloroforme semble être l'élément le plus sujet à caution . En effet, si elle paraît reconnue utile dans le cas d'une congélation différée

pour le dosage des phosphates, elle semble avant tout être la source de contaminations pour le dosage des autres sels nutritifs . Des vérifications nous ont permis cependant de constater qu'elle provoquait surtout une modification de la turbidité lors des différents dosages, mais que les écarts de mesure qu'elle entraîne n'excèdent pas ceux existant à l'intérieur d'un même échantillon .

Des essais réalisés à Boulogne au mois de mai nous ont montré que les écarts de mesure existant entre des sous-échantillons provenant du même échantillonnage n'excèdent pas la précision de la mesure en ce qui concerne les nitrates et les silicates ($<0,1 \mu\text{atg/l}$), lui sont légèrement supérieurs pour les nitrites (3.10^{-2} au lieu de $1.10^{-2} \mu\text{atg.N-NO}_2^-$) et le plus nettement supérieurs pour les phosphates (5.10^{-2} au lieu de $1.10^{-2} \mu\text{atg.P-PO}_4^{3-}/\text{l}$)

1.8- Digue

La température a été estimée au moyen d'un thermomètre au $1/10^e$ °C plongé dans le bac qui contient l'eau pompée .

Les prélèvements d'échantillons destinés aux études de la salinité, du pH, des matières en suspension et des sels nutritifs ont été menés de la même façon que lors des campagnes "pelagos" .

2- Variations temporelles

2-I- Température

La température de l'eau dépend en grande partie de celle de l'air : en effet, par suite du phénomène d'échanges thermiques , la température de l'eau de surface et celle de l'air tendent à s'équilibrer . La présence des courants contribue à assurer un mélange de la colonne d'eau, accentuant les échanges entre la surface et le fond . Il faut y ajouter l'influence des vents : lorsqu'ils sont importants, il y a accélération du processus d'évaporation, encore augmenté par l'accroissement de la surface de contact quand la mer est agitée. D'après TRAVERS et TRAVERS (1972), l'évaporation joue un rôle prépondérant dans le refroidissement de la mer, comparé à ceux du rayonnement vers l'atmosphère et des échanges par convection .

Les variations de la température de l'eau suivent donc celles de l'air (Fig. I.2, II.19), avec un certain décalage dans le temps, dû à l'inertie thermique de la masse d'eau, la courbe présente l'allure générale classique : sinusoïde régulière avec un maximum en août et un minimum déjà enregistré en 74-75, mais moins prononcé cette année.

Les températures extrêmes dépassent celles que nous avons relevé lors de l'étude précédente : le maximum est supérieur à 20°C , tandis qu'en janvier le minimum se situe en dessous de 5°C . D'après ces valeurs, nous pouvons placer la région de Gravelines dans la catégorie des mers tempérées froides définie par PERES (1961).

L'action de la température sur les populations peut être directe par son influence sur le métabolisme et la physiologie des êtres vivants, ou indirecte en conditionnant la densité de l'eau et la quantité de gaz dissous .

2-2- Salinité

Les fluctuations de la salinité dépendent essentiellement de l'importance de l'évaporation et des apports d'eau douce (par suite de la pluviosité ou de la proximité de la côte) . Les variations sont assez irrégulières (Fig.II.20, quoique limitées par rapport à celles de 74-75 . Alors que l'on relevait en Mai 1975 des salinités de l'ordre de 30,5‰, les plus faibles avoisinent cette année 33,6‰ . Les variations de la salinité suivent assez fidèlement celles de la pluviosité (Fig.I.3.) ; une pluviosité importante entraîne une baisse de salinité .

La salinité moyenne en 76-77, 34,1‰, est légèrement supérieure à celle que donne JO PODAMO (1973) pour la moitié sud de la partie côtière de la Mer du Nord : 33,9‰ . En 74-75 elle était beaucoup plus faible : 32,6‰ . Les valeurs maximales enregistrées sont toujours inférieures à 35,1‰, salinité moyenne de la partie océanique de la Mer du Nord (JO PODAMO, 1973) : ceci traduit l'apport important d'eau douce sur le site côtier de Gravelines .

Les arrivées d'eau douce se situent principalement au niveau de l'embouchure de l'Aa (cf.paragraphe I-B-3-3). La salinité y est très variable ^{selon} le moment auquel le prélèvement a été réalisé . Les écluses de l'Aa ne sont ouvertes que pendant une heure, 2 heures après la marée haute, ce qui limite fortement le laps de temps pendant lequel on peut considérer avoir recueilli de l'eau de l'Aa . En fait, ceci n'est arrivé qu'une fois, en novembre ; le reste du temps les échantillons de la station "Aa" correspondent à de l'eau douce plus ou moins diluée dans l'eau de mer .

2-3- Diagramme Température-Salinité

A partir des données de température et de salinité, nous avons établi le diagramme T.S. moyen pour les points de la radiale (Fig.II.21) et pour le point Hors-Zone (Fig.II.22). Ces diagrammes comparés à ceux de BARY (1953) confirment les caractéristiques côtières de la zone étudiée ; cet auteur place la limite entre les eaux côtières et océaniques au niveau de la salinité 35‰ ; celles que nous avons observées à Gravelines lui sont toujours inférieures .

Température et salinité conditionnent directement ou indirectement la présence des espèces planctoniques . Elles sont à l'origine des changements de densité de l'eau .

2-4- Densité

Nous avons reporté sur le diagramme T.S. les courbes d'isodensité . Mais la densité a été calculée plus précisément pour chaque prélèvement à partir de la formule suivante établie par COX RA, M.J.McCARTNEY et F.CULKIN (1970) :

$$\begin{aligned} \sigma_t = & 8,00969062 \text{ IO}^{-2} + 5,88194023 \text{ IO}^{-2} T + \\ & 7,97018644 \text{ IO}^{-1} S - 8,11465413 \text{ IO}^{-3} T^2 \\ & - 3,25310441 \text{ IO}^{-3} ST + 1,31710842 \text{ IO}^{-4} S^2 \\ & + 4,76600414 \text{ IO}^{-5} T^3 + 3,89187483 \text{ IO}^{-5} ST^2 \\ & + 2,87971530 \text{ IO}^{-6} S^2 T - 6,11831499 \text{ IO}^{-8} S^3 \end{aligned}$$

dans laquelle T représente la température en d°c et S la salinité en ‰. (*)

La densité ρ en g/cm³ est égale à $(\sigma_t \text{ IO}^{-3}) + 1$

Le tableau II.19 donne les valeurs de densité en σ_t .

Les variations de la densité présentent une allure inverse de celles de la température (Fig.II.23.) avec un maximum en hiver et un minimum en été. La limite inférieure est cette année de 1,024g/cm³ alors qu'elle atteignait au printemps 1,023 g/cm³. Cette dernière situation résulte de la baisse importante de salinité en 1975.

A la station Aa la densité est très variable ; elle suit les fluctuations de la salinité (Fig.II.20).

2-5- Matières en suspension

La turbidité de l'eau de mer résulte de la présence d'organismes vivants d'une part, et de particules minérales ou organiques en suspension d'autre part. Les observations des échantillons d'eau au microscope après sédimentation montrent qu'il s'agit en fait d'une turbidité essentiellement détritique : le matériel vivant représente rarement plus de 10% du volume des particules. Les mouvements de l'eau qui remettent en suspension ce tripton sont les conséquences de l'action combinée des vents, de la houle, des courants et de la marée. Nous avons tracé les diagrammes de dispersion de la turbidité en fonction du coefficient de marée pour chaque campagne en 74-75 (Fig. II.24) et en 76-77 (Fig. II.25). (Le courant de marée étant proportionnel au coefficient de la marée, il nous a paru plus commode de prendre en compte le coefficient de marée plutôt qu'une moyenne des courants). D'après ces diagrammes il semble exister une relation positive entre la quantité de matières en suspension dans l'eau et l'agitation de l'eau due à la marée.

L'étude des résultats des deux années confirme cette hypothèse : il y a bien une relation linéaire de la forme $y = ax + b$ entre ces deux facteurs (Fig.II.26). Le calcul de cette relation aboutit à l'équation suivante : taux de matières en suspension (mg/l) = 3,78 + (0,39 coefficient de marée). La relation qui n'est significative qu'à 95% possède un coefficient de corrélation faible ($r = 0,43$). En effet, on observe des écarts, parfois importants, entre les valeurs relevées et la courbe calculée. Ces écarts ont sans doute plusieurs origines parmi lesquelles on peut citer : l'action du vent, plus ou

(*) in Tables Océanographiques Internationales, NATIONAL INSTITUTE OF GREAT BRITAIN AND UNESCO, 1973.

moins violent, et les courants de marée plus ou moins rapides pendant les quelques jours précédant la campagne (pour un même coefficient, la turbidité sera plus importante après une période de vive-eau qu'après une période de morte-eau).

Cette relation permet d'interpréter partiellement les variations de la turbidité (Fig. II.27,28,29). La grande quantité de matières en suspension des mois de janvier (G.I7', G.I8) et de février (G.I9) correspond à des périodes de coefficients de marée élevés ; au contraire en octobre (G.I5) et en juin (G.23) les coefficients sont faibles et la turbidité peu importante. L'action des vents, qui augmentent l'agitation de l'eau (Fig. II.5 à 17), a pour conséquence une élévation du taux de matières en suspension, particulièrement par vent de nord ou d'ouest (G.I8). La côte est protégée par la présence du Cap Gris-Nez, ce qui atténue les effets des vents de sud-sud-est (G.I5). Il ne faut pas oublier l'influence qu'ont les coefficients de marée : la turbidité est plus élevée lors d'une campagne qui suit une période de forts coefficients (G.I7') qu'après une période de faibles coefficients (G.I4, G.I5, G.I6).

On ne remarque pas de relation particulière de la turbidité avec la pluviosité.

2-6- Transparence de l'eau

La transparence de l'eau dépend en grande partie de la quantité et de la qualité des particules en suspension qu'elle contient. Les variations de la profondeur de disparition du disque de Secchi présentent une allure inverse de celles de la quantité de matières en suspension (Fig. II 27,28,29)

Nous avons établi les diagrammes de dispersion de la profondeur de disparition du disque de Secchi en fonction de la turbidité en surface et à 5m de profondeur (Fig. II.30). Il existe entre ces deux paramètres une relation linéaire négative. Les droites de régression tracées à partir des couples de valeur ont pour équation $\log y = -0,62 \log x + 0,88$ en surface et $\log y = -0,50 \log x + 0,79$ à 5 mètres ; ces relations sont significatives à 99% : $r = -0,75$ en surface et $-0,73$ à 5m. Les mêmes opérations effectuées sur les valeurs obtenues en 74-75 donnent les équations suivantes : $\log y = -0,51 \log x + 1,81$ ($r = -0,72$) en surface et $\log y = -0,56 \log x + 2,16$ ($r = -0,82$) à 5 mètres, significatives à 99%. Nous avons repris ces calculs en considérant les résultats des deux années d'étude ce qui aboutit aux équations : $\log y = -0,62 \log x + 0,91$ ($r = -0,73$) en surface et $\log y = -0,51 \log x + 0,85$ ($r = -0,76$) à 5 mètres ; les coefficients de corrélation en surface et à 5m sont assez voisins : la profondeur de disparition du disque de Secchi n'est pas conditionnée par la quantité de particules à une profondeur plus qu'à une autre.

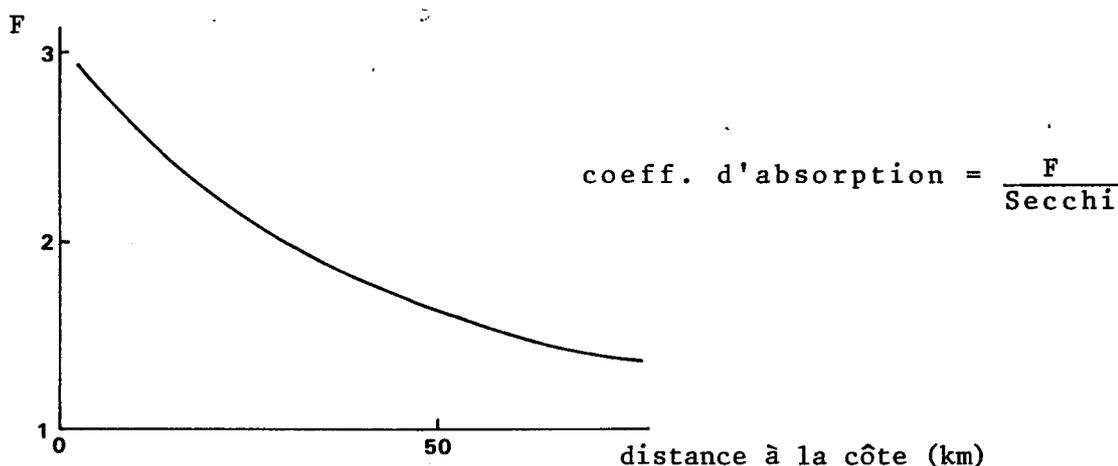
La quantité de lumière qui traverse la couche d'eau s'amenuise par absorption et réflexion des particules contenues dans l'eau. Nous avons pris pour calculer le coefficient d'extinction (tableau II.20), la valeur proposée par POOLE et ATKINS en 1929 dans la Manche (in TRAVERS et TRAVERS, 1973)

et qui est le plus souvent utilisée :

$$K = 1,7 Z_s^{-1}, \quad Z_s \text{ étant la profondeur de disparition du disque de Secchi .}$$

Les variations du coefficient d'extinction (Fig. II.27 II.28 II.30) sont parallèles à celles de la turbidité . Il tend à être plus important en hiver qu'en été .

Les coefficients d'extinction relevés à Gravelines sont élevés comparés à ceux que l'on observe généralement . A Roscoff, GRALL et JACQUES en 1964 et GRALL en 1972 ont noté des valeurs allant de 0,125 à 0,5 et 0,095 à 0,212 . D'après les travaux de TRAVERS et TRAVERS (1973) (qui ont choisi pour leurs calculs la formule $K = 1,84 Z_s^{-1}$) K varie en Méditerranée de 0,044 à 0,53 . A Boulogne-sur-Mer, BRYLINSKI (1975) donne des coefficients d'extinction voisins ($K = 0,68$ à $2,83$ à la sortie de la rade ; $0,21$ à $1,41$ au large) . MOMMAERTS et HÖNIG (1971) ont fait des mesures de transparence et de turbidité en Mer du Nord ; ils en déduisent que la constante $F = 1,7$ généralement utilisée dans le calcul de K varie en Mer du Nord en fonction de la distance à la côte et en une période donnée :



A proximité de la côte, la valeur de F est très supérieure à 1,7 . Nous avons donc fait une deuxième estimation de la valeur du coefficient d'extinction en prenant $F = 2,9$ (tableau 21 , Fig. II.31) . Cette transformation conduit à un coefficient d'extinction presque deux fois plus élevé ; ses variations sont identiques à celles que l'on avait observées en utilisant la précédente formule (Fig. II.27, II.28 et II.29).

La lumière constitue l'un des facteurs les plus importants dans l'évolution des populations phytoplanctoniques . On définit la profondeur de compensation Z_c comme étant la profondeur à laquelle la production d'oxygène par photosynthèse équilibre la perte par respiration ; elle correspond au niveau où ne parvient plus qu'1% de l'énergie lumineuse incidente en surface et marque la limite inférieure de la zone euphotique . Nous avons calculé Z_c à partir de la formule établie par STRICKLAND en 1958 : $Z_c = 2,5 Z_s$ (in TRAVERS et TRAVERS, 1973) (Tableau II.20) .

La profondeur de compensation présente des variations inverses de celles des matières en suspension. Toujours inférieure à 10m, elle est très souvent inférieure à 5m, alors qu'à Banyuls (où l'eau est parmi les moins transparentes de la Méditerranée Occidentale) elle se situe en moyenne vers 35m (JACQUES, 1970). Elle est comparable à celles qu'a observé MOMMAERTS (1972) en Mer du Nord ; celui-ci limite la zone euphotique à deux mètres de profondeur près des côtes. D'après les travaux de JACQUES (1970) en Méditerranée, les propriétés optiques de l'eau de mer deviennent hétérogènes quand il y a dilution côtière et les indications du disque de Secchi conduisent à une sous-estimation de la profondeur de compensation, ce qui est certainement le cas à Gravelines.

2-7- Oxygène dissous

Les changements du taux d'oxygène dissous en mer peuvent être la conséquence de plusieurs phénomènes. La diffusion par suite du contact d'une eau de surface sursaturée avec l'atmosphère, la respiration des êtres vivants et les réactions d'oxydation (d'origine chimique ou biologique) sont à l'origine d'une désoxygénation. Au contraire, les échanges avec l'atmosphère, surtout quand les vents contribuent à augmenter la surface de contact, la présence des courants et la photosynthèse des végétaux, constituent différentes sources d'apport d'oxygène. La solubilité de ce gaz dans l'eau diminue quand la température et la salinité augmentent, ce qui a été vérifié par CARPENTER (1966), GREEN et CARRITT (1967a et 1967b), MURRAY et RILAY (1969), (in TABLES Océanographiques Internationales, 1973) ; un changement de 1 °C entraîne en moyenne une variation de solubilité de 0,1 à 0,2 cm³ d'O₂ par litre (PERES et DEVEZE, 1963).

Les courbes de variations du taux d'oxygène dissous (Fig. II.32, II.33, II.34) présentent trois maxima : le premier en janvier, que l'on peut sans doute attribuer en partie à l'agitation importante de l'eau à cette période ; les deux autres en mars-avril et en juillet seraient plutôt dus à l'oxygénation résultant de la photosynthèse des populations phytoplanctoniques. Les trois minima seraient plutôt la conséquence d'une faible photosynthèse et d'une consommation d'oxygène accrue.

La teneur en oxygène dissous dans les eaux de Gravelines est rarement inférieure à 90% de saturation et peut dépasser 110% (*). Ceci proviendrait du fait que la masse d'eau, peu profonde, est continuellement brassée. Les variations de la quantité d'oxygène dissous, liées aux cycles planctoniques seront étudiées plus en détail dans le chapitre "Phytoplancton".

2-8- pH

L'eau de mer est une eau basique dont le pH à Gravelines est toujours supérieur à 8.

(*) On remarque lors de G.16 une valeur inférieure à 80% de saturation d'oxygène à la station Aa, ce qui, avec une salinité très faible, est l'indice d'une eau douce peu diluée (Fig. II.34).

Les variations du pH sont régulières et présentent la même allure que celles que nous avons observé en 74-75, avec des valeurs dépassant 8,5 au printemps, suivies d'une chute brutale (Fig.II.32,II.33,II.34). La valeur faible observée à la station Aa en novembre traduit l'arrivée d'eau douce lors du prélèvement (Fig. II.34).

D'après les expériences de KAIN et FOGG (1958a et b, 1960) sur *Asterionella japonica*, *Isochrysis galbana* et *Prorocentrum micans*, les variations de pH observées à Gravelines n'auraient pas beaucoup d'influence sur la croissance du microplancton.

2-9- Sels nutritifs

La présence de sels nutritifs dans l'eau constitue un des éléments majeurs du milieu nécessaires à la croissance du phytoplancton. Ces sels nutritifs sont remis en solution dans l'eau à partir des matières organiques et minérales en décomposition qui se sont déposées sur le fond. Dans les eaux continuellement brassées de Gravelines, la remise en suspension des sels régénérés à partir du substrat est permanente. D'autre part, les eaux côtières sont influencées par les arrivées d'eau douce généralement riches en sels nutritifs. Ce rôle est joué par l'Aa qui débouche au sud de la zone d'étude et dont les eaux sont portées vers le nord-est par le courant dominant.

D'après l'AGUR (1973) une pollution importante est enregistrée de Saint-Omer à Watten, suite aux apports du bassin minier par le canal à grand gabarit; le phénomène d'auto-épuration ne peut atténuer cette pollution. Un grand nombre d'industries agricoles et alimentaires sont installées le long du fleuve (conserveries et distilleries entre autres); l'emploi important d'engrais constitue une source supplémentaire de sels nutritifs par suite du lessivage des terres cultivées, à laquelle il faut ajouter les eaux d'égouts. Près de l'embouchure de l'Aa sont implantées, à Gravelines, une conserverie alimentaire et une cartonnerie dont les eaux ne sont pas traitées et qui rejettent 2 tonnes de matière organique par jour. Il résulte de ces apports tout au long du cours d'eau des teneurs élevées en ammoniac, nitrites, nitrates et phosphates.

Le sous-sol des régions traversées par l'Aa est constitué d'argile ypresienne recouverte d'une série sableuse et schisteuse flandrienne; ces sables sont à l'origine d'un enrichissement en silicates auquel contribuent les rejets des industries du verre.

De plus, le courant de flot dominant dirigé vers Dunkerque (Fig.I.4), apporte les résidus venant de Calais.

L'étude des teneurs en sels nutritifs montre que leurs variations sont semblables à celles de 74-75 (Fig.II.35 à 40). La poussée phytoplanctonique du mois d'août a épuisé les réserves de sels nutritifs, qui vont se reconstituer pendant l'hiver. Au pic printanier de phytoplancton correspond une chute brutale aboutissant rapidement à des

valeurs faibles . Les eaux s'enrichissent ensuite à nouveau avant qu'une nouvelle population phytoplanctonique ne vienne à son tour consommer le stock de sels nutritifs récemment constitué . Les teneurs en ammoniac relevées en juin sont incertaines par suite de la pollution possible de l'un des réactifs . Cependant, les taux élevés de nitrites laissent à penser que l'on peut considérer comme valables ceux d'ammoniac . Les changements du taux de phosphates sont beaucoup moins réguliers que ceux des autres sels . Peut-être sont-ils amenés en quantité trop importante au niveau de l'Aa par rapport aux besoins des organismes pour que l'action des populations soit toujours décelable .

Les teneurs plus élevées à la station Aa (Fig. II.37 et II.40) confirment les apports importants de sels nutritifs liés à l'arrivée des eaux douces, principalement en novembre.

Les valeurs de sels nutritifs sont élevées comparées à celles d'autres sites :

	Nitrites $\mu\text{atg. N-NO}_2^-/1$	Nitrates $\mu\text{atg. N-NO}_3^-/1$	Phosphates $\mu\text{atg. P-PO}_4^{3-}/1$	Silicates $\mu\text{atg. Si-SiO}_3^-/1$
Partie côtière sud de la Mer du Nord (ELSKENS, 1971)*	0,04 0,01	2,5 3,7	I	
Manche, valeurs maximales (SYKES et BONEY, 1970)**		10,50	0,44 à 0,70	
Partie occidentale de la Manche (ARMSTRONG, BUTLER et BOALCH, 1966)		I à 6	0,05 à 0,55	0,5 à 9
Proximité du delta du Rhône, valeurs maximales (BLANC, LEVEAU et SZEKIELDA, 1969, BERLAND, BONIN et MAESTRINI, 1974)		38,3 43	2,43 4	
GRAVELINES, valeurs maximales 74-75 76-77 (excepté station Aa) moyenne/campagne (M, L et C) station Aa	1,41 1,10 0,90 2,03	32,38 19,14 17,66 55	3,03 1,91(3,17) 1,34 5,3	14,5 14,1 12,1 48,2
Normes selon ELSKENS (1971) (état non pollué, non limitant vis à vis de la croissance des populations)	0,02	5	0,48	

(*) valeurs calculées en μatg à partir des chiffres cités en μg par ELSKENS .

(**) Ces auteurs ont tenu compte des travaux de COOPER (1938), ARMSTRONG et HARVEY (1950) et ARMSTRONG et BUTLER (1959) .

Ce n'est qu'au voisinage du delta du Rhône que l'on rencontre des valeurs comparables et même plus élevées . On remarque à nouveau l'importance des apports de l'Aa . Les teneurs maximales sont moins élevées en 76-77 qu'en 74-75 ; ceci est la conséquence de la faible pluviosité en 76-77, d'où une arrivée d'eau douce réduite au niveau de l'Aa (cf. paragraphe I.B-3-3) .

Les normes définies par ELSKENS sont souvent largement dépassées . On peut dire qu'à Gravelines le milieu est eutrophe .

3- Variations spatiales

3-I- Surface-fond

3-I-a- Température

La température de l'eau, comme nous l'avons vu précédemment, suit les variations de la température de l'air . Les phénomènes d'échange sont accrus à la partie supérieure de la colonne d'eau par suite de la proximité de l'interface eau-atmosphère . On observe en effet un gradient de température surface-fond qui varie selon les saisons (Fig. II.41, II.42 à II.45).

A la fin du mois d'août à la suite des fortes chaleurs de l'été, s'est établi un gradient très net : la température, plus élevée en surface, diminue vers le fond . La matrice de corrélations linéaires* (établie en utilisant le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson) donne pour la relation température-profondeur (significative à 99%), un coefficient égal à -0,495 . En automne, suite à la baisse de température de l'air, le gradient s'inverse : l'eau se refroidit plus vite en surface qu'au fond . En novembre, le coefficient de corrélation température-profondeur (relation significative à 95%) est de 0,380 . Cette situation se poursuit jusqu'à janvier, date à laquelle l'air commence à se réchauffer . On note alors un léger réchauffement de l'eau à partir de la côte . Mais à la fin du mois la température de l'air chute à nouveau, retardant la nouvelle inversion du gradient qui semble ne s'installer qu'en mai . A la fin de l'hiver et au printemps la température augmente en effet tout en étant très variable, d'où une certaine homogénéisation thermique de la couche d'eau . Au mois de juin la température de l'air, qui a marqué une nouvelle baisse, entraîne un refroidissement en surface au niveau du point côtier, qui ne s'étend pas aux stations situées plus au large . On retrouve au début de l'été le gradient qui s'était installé en août .

La faible hauteur de la couche d'eau ainsi que son brassage continu ne permettent pas l'installation d'une thermocline .

(*) Les matrices de corrélations linéaires (tableaux II.54 à II.60) ont été établies pour les campagnes G.I3, G.I4, G.I6, G.I9, G.2I, G.23, G.24 . Pour calculer les coefficients de corrélation du coefficient d'extinction avec les autres paramètres nous n'avons retenu que les valeurs à 0m et 5m .

Le gradient thermique n'est pas toujours bien respecté au sein de la couche d'eau . C'est ainsi qu'au point C on observe souvent des irrégularités dues à la proximité de la côte . La faible profondeur de l'eau la rend plus sujette aux variations de température enregistrées en bordure du continent . Il arrive fréquemment que l'on remarque un réchauffement à la surface de la masse d'eau au cours de la journée ou un refroidissement pendant la nuit . D'autre part on note en octobre (Fig. II.42 et tableau II.7) une arrivée d'eau du large plus chaude et plus salée au niveau 5m de M₃ et L₂ . Le 17 janvier une température plus fraîche et une certaine dessalure en surface en C₂ et M₃ (Fig. II.43 et tableau II.11) traduisent une arrivée d'eau côtière, plus riche en sels nutritifs, eau qui, d'après la direction du courant, semble provenir de l'avant-port de Dunkerque .

3-I-b- Salinité - Densité

Selon les lois de la physique, une eau plus salée est plus dense et doit par conséquent se situer vers le fond . Ceci est généralement le cas dans la zone étudiée . (Fig. II.46 II.47, II.45). Il arrive que ce gradient soit perturbé au niveau du point côtier où l'eau est alors plus salée en surface ; ainsi en février où à 5m l'eau est plus chaude, dessalée, plus riche en nitrates et en phosphates (Fig. II.44, 47, 64, 67). On retrouve cette arrivée d'eau dessalée lors de plusieurs campagnes, toujours décelée lors de la première radiale, (avril et juin) . On note fréquemment un apport d'eau dessalée en surface au point médian, particulièrement visible en avril (M₃) et en juin (M₁) .

La distribution de la densité suit celle de la salinité (Fig. II.46, II.49. II.50).

3-I-c- Oxygène dissous

Les niveaux de surface s'enrichissent généralement en oxygène au contact de l'atmosphère . Par contre, au voisinage du substrat il y a plutôt perte d'oxygène au profit de la décomposition minérale ou organique . Il en résulte le plus souvent une diminution du taux d'oxygène dissous de la surface vers le fond (Fig. II.51, II.52, II.53). Ce gradient peut être perturbé par suite d'une perte d'oxygène de l'eau de surface au profit de l'atmosphère, ou au contraire d'une oxygénation à un niveau inférieur résultant d'une photosynthèse plus importante . Ceci semble être le cas en novembre (Fig. II.52), où l'on enregistre en C₂ et M₃ une teneur en oxygène plus faible en surface, parallèlement à une production primaire et une biomasse chlorophyllienne plus conséquentes en profondeur (Fig. II.24) . Il y a sans doute eu remise en suspension des algues benthiques au voisinage du fond .

3-I-d- pH

Les variations du pH d'un niveau à un autre ne sont pas régulières . Il semble pourtant qu'il y ait tendance à une augmentation de celui-ci aux niveaux inférieurs . (Fig. II.51 II.54, II.55) . Le pouvoir tampon de l'eau de mer doit conduire à une certaine homogénéisation du pH au sein de la

masse d'eau . Le pH plus faible à 5m au point côtier en février (Fig. II.54), à 10m en juin (Fig.II.55), confirme l'hypothèse d'une arrivée d'eau douce à ces niveaux .

3-I-e- Matières en suspension

Les particules détritiques en suspension dans l'eau ont deux origines . Elles peuvent être amenées par les fleuves, ou remises en suspension à partir du fond à la suite des mouvements de la masse d'eau . Dans le premier cas les particules, qui arrivent en surface, de par leur poids, se dirigent vers les niveaux inférieurs . D'autre part les courants, continus dans la région, remettent constamment en suspension les particules au voisinage du fond . De ces deux causes, la turbidité étant à Gravelines essentiellement détritique, il résulte un gradient des matières en suspension tel que leur quantité augmente en un point avec la profondeur (Fig.II.56,II.57,II.58.On note une exception en avril(Fig.II.58) où une nappe d'eau dessalée occupe les niveaux supérieurs de M₃ (ce qui conduit à une turbidité importante au niveau 5m) .

3-I-f- Sels nutritifs

Les teneurs en sels nutritifs généralement plus élevées en surface traduisent l'importance des apports de l'Aa ; l'eau douce, diluée, moins salée, reste au dessus de l'eau de mer plus dense (Fig. II.56,II.59,II.60,II.61 à II.70)..

D'autre part, il y a remise en solution des sels nutritifs à partir des matériaux en décomposition au niveau du substrat, ce qui peut être à l'origine d'un gradient inverse . C'est le cas pour les nitrites début janvier (cf.tableau II.10). Au point Hors-zone il arrive fréquemment au printemps que les phosphates soient plus abondants au voisinage du fond . Il peut y avoir perturbation au point médian . Le passage d'un bateau dans le chenal, entraîne des remous et une remise en suspension des éléments déposés sur le fond . C'est ainsi qu'en novembre, parallèlement à une turbidité plus importante au niveau du fond, on note un apport de nitrites à 10m (Fig. II.57,II.62).

3-2- Côte-large

3-2-a- Température

La zone marine côtière subit l'influence des masses d'air continental . L'épaisseur de la couche d'eau limitant les échanges thermiques , cette influence diminue quand on se dirige vers le large, d'où l'existence d'un gradient côte-large (Fig. II.41). L'action du continent est rendue encore plus sensible par les apports d'eau douce au niveau de l'Aa et peut être de l'Avant-port Ouest de Dunkerque .

C'est ainsi qu'à la fin de l'été l'eau^{est} plus chaude à la côte qu'au large (Fig.II.41,II.42 à II.45). En automne la température de l'air a diminué, ce qui entraîne une inversion du gradient, l'eau se refroidissant plus vite près de la côte . Cette situation se poursuit jusqu'en janvier, période à laquelle on enregistre un léger réchauffement de l'air .

Au début de janvier, le gradient est perturbé : la température de l'eau commence à augmenter près de la côte, mais le phénomène n'atteint pas le point médian. A la fin de ce mois une nouvelle vague de froid est à l'origine du retour à la situation automnale. En février, le gradient diminue (l'écart entre la côte et le large est beaucoup moins prononcé) avant de s'inverser. Le rafraîchissement anormal de l'atmosphère en avril, entraîne une tendance à une baisse de température à la côte. Puis les variations thermiques très irrégulières en avril-mai-juin ne permettent pas l'établissement d'un gradient net. En juillet, on observe le retour à l'état estival.

Les matrices de corrélations(*) donnent pour la relation température-distance, (à partir de la côte) un coefficient négatif en août (-0,766) et juillet (-0,707) (relations significatives à 99%), un coefficient positif en novembre (0,904) et février (0,873). On remarque l'inversion du gradient en avril et juin.

3-2-b- Salinité - Densité - pH

On constate une baisse de la salinité et de la densité (Fig.II.47 à II.50), quand on s'approche de la côte, par dilution des eaux de mer. Il en est de même du pH (Fig. II.54 et II.55). Les matrices de corrélations donnent pour la relation salinité-distance (à partir de la côte) des coefficients positifs. La relation semble donc bien vérifiée pour toutes les campagnes. On remarque une exception en juin : le gradient est perturbé par l'arrivée d'eau dessalée au point médian. Le gradient de salinité est plus accusé en hiver qu'en été.

Celui de densité dépend de la température et de la salinité. En été, la température est plus élevée au large et le coefficient de la relation densité-distance est supérieur à celui de la relation salinité-distance. En hiver, la température est plus froide au large, et c'est le contraire.

Coefficients de corrélation linéaire des relations (significatives à 99%) :

	<u>Salinité (‰)-distance</u>	<u>Densité (σ_t)-distance</u>
1976 Août	0,652	0,775
Septembre	0,785	
Novembre	0,904	
1977 Février	0,873	0,830
Avril	0,669	0,631
Juillet	0,607	0,753

(*) Dans le calcul des coefficients de corrélation des paramètres avec la distance (tableaux II.54 à II.60) nous n'avons tenu compte que des points M_1, L_1, C_1 et M_3, L_2, C_2 . (Nous avons pris pour les distances des stations à la côte les valeurs arbitraires : 1 pour C, 2 pour M et 3 pour L).

Le pH ne présente pas toujours de variations au sein de la masse d'eau (particulièrement au mois de septembre) . D'autre part, sa distribution n'est pas toujours régulière, comme en témoigne le nombre restreint de campagnes où la relation p^H -distance est significative ($r=0,707$ en novembre et $0,486$ en février, relations significatives à 95% seulement) . Il arrive même que le coefficient de corrélation soit négatif .

3-2-c- Matières en suspension - Transparence de l'eau - Sels nutritifs

Une partie de la turbidité est d'origine continentale et arrive en mer par l'intermédiaire des fleuves dont l'eau contient également des sels nutritifs dissous en grande quantité . Par suite de la dilution et de la consommation par les organismes vivants, auxquels vient s'ajouter le dépôt sur le fond par gravité, les taux de matières en suspension, et de sels nutritifs, diminuent quand on s'éloigne vers le large (Fig.II.56 à II.70).

Le gradient de turbidité n'est pas toujours respecté (Fig.II.57,II.58); il arrive qu'il y ait remise en suspension des particules au niveau du fond, particulièrement au point médian, comme ce fut le cas en novembre et en février (Fig. II.57) . C'est en avril qu'il est le mieux établi : la relation matières en suspension-distance est significative à 99% ($r=-0,689$) . Pour les autres campagnes, quand la relation est significative, elle ne l'est qu'à 95% ($r=-0,561$ en septembre, $-0,657$ en février, $-0,501$ en juin et $-0,417$ en juillet) . L'intensité du gradient ne semble pas être directement liée au coefficient de marée, à la pluviosité ou à la turbidité moyenne de la campagne .

Le coefficient d'extinction, qui dépend de la turbidité de l'eau, présente un gradient inverse de celle-ci (Fig.II.27) . Mais la relation coefficient d'extinction-distance apparaît peu fréquented'après l'étude des matrices de corrélation ; peut-être est-ce parce que la diminution de la turbidité vers le large n'est pas toujours régulière, ou parce que la qualité de l'eau par rapport à la pénétration de la lumière change au cours de la journée . Les relations observées ne sont significatives qu'à 95% ($r=-0,901$ en septembre et $-0,784$ en juillet) .

Pour les sels nutritifs, le gradient semble être respecté pendant presque toutes les campagnes pour l'ammoniac et les nitrites (G.21 (avril) faisant exception); il l'est beaucoup plus rarement pour les nitrates . Pour les phosphates et les silicates, c'est assez variable . Les taux de sels nutritifs dépendant du cycle des populations phytoplanctoniques, leur étude sera faite plus en détail dans la partie "Phytoplancton-production primaire" .

Coefficients de corrélation linéaire des relations
sels nutritifs ($\mu\text{atg/l}$)-distance

(— : relation significative à 95%, = : à 99%)

	N-NH_4^+	N-NO_2^-	N-NO_3^-	P-PO_4^{3-}	Si-SiO_3^-
1976 Août	-	<u>-0,685</u>		<u>-0,860</u>	
Septembre	-	<u>-0,769</u>			<u>-0,713</u>
Novembre	<u>(-0,945)</u>	<u>-0,655</u>	<u>-0,750</u>		<u>-0,891</u>
1977 Février	<u>-0,918</u>	<u>-0,600</u>	<u>-0,605</u>		<u>-0,489</u>
Avril					<u>-0,792</u>
Juin	<u>-0,537</u>	<u>-0,609</u>		<u>-0,596</u>	
Juillet	<u>-0,700</u>	<u>-0,722</u>		<u>-0,511</u>	

3-2-d- Oxygène dissous

L'oxygène est consommé dans l'eau au niveau des matières en décomposition ; mais il y a aussi production par photosynthèse . Etant donné le taux important de particules détritiques au voisinage de la côte, c'est plutôt le premier processus qui prédomine². D'où une augmentation du taux d'oxygène dissous vers le large (Fig.II.52,II.53). Ce gradient est rarement visible au niveau des matrices de corrélation, soit parce que l'oxygénation est nettement moins importante au niveau du fond (septembre), soit parce que la distribution est très hétérogène (avril,juin,juillet) .

4- Variations au point médian au cours d'une campagne

Afin d'étudier l'évolution des paramètres hydrobiologiques au sein de la masse d'eau en déplacement, nous en avons tracé les variations au point médian au cours d'une campagne (Fig.II.71 à II.76).Le courant étant parallèle à la côte, cela revient à échantillonner la masse d'eau qui se déplace devant le site selon une parallèle à la côte . De M_1 à M_3 , le flot amène des eaux venant de l'ouest, tandis que de M_3 à M_5 , le jusant est dirigé vers l'ouest, ce qui tend à ramener la masse d'eau à sa situation initiale ; en fait, le jusant est un peu plus long que le flot mais moins fort en intensité (cf.paragraphe II-A-I), d'où un certain décalage vers l'est (Fig.II.2) .

La position du point médian rend difficile cette étude. Celui-ci est en effet situé sur le bord du chenal d'accès à l'avant-port ouest de Dunkerque (Fig.II.3.) . La dénivellation peut y atteindre 10 mètres entre le début et la fin des prélèvements . A la suite d'une petite erreur de positionnement ou de la présence d'un courant important, la position du bateau peut être légèrement déplacée par rapport à celle qui était prévue . Il s'ensuit un changement important dans la hauteur de la couche d'eau échantillonnée (cas des points M_2 en G.13 et M_1 en G.23 (Fig.II.71 à II.75) . De plus, le point médian est sujet à des perturbations lors du passage de navires dans le chenal .

Nous avons pris l'exemple de G.I4 (Fig. II.72 à II.74) Pendant le flot la salinité diminue au point M, puis augmente pendant le jusant. Il semble que ce soit bien la même masse d'eau qui se dirige d'abord vers l'est avant l'étale de basse mer, puis vers l'ouest ensuite sans revenir à sa position initiale ensuite. On ne retrouve pas en M₅ la même eau qu'en M₁; elle est un peu plus salée, ce qui est conforme à l'évolution de la salinité au point médian au cours de la journée (Fig. II.72). On remarque une évolution similaire pour les autres paramètres : oxygène dissous et p^H diminuent jusqu'en M₃ puis augmentent. Pour ce qui est de la température, les variations sont moins nettes ; l'eau se réchauffe au cours de la journée, principalement dans les niveaux supérieurs, d'où une température plus élevée en M₂ qu'en M₁ (Fig. II.72). On note des teneurs en nitrates et silicates voisines aux points M₂ et M₃, tandis que nitrites et phosphates suivent bien l'évolution des variations de salinité. En ce qui concerne les matières en suspension, il vient s'y ajouter l'effet du courant de marée, bien visible au niveau du fond. C'est en effet aux points M₂ et M₄ que le courant est maximum, ce qui doit conduire à une remise en suspension plus importante des particules au voisinage du substrat. On voit donc une eau dessalée, plus riche en sels nutritifs, succéder à la masse d'eau initiale ; puis, le courant s'étant inversé, on observe le retour de cette dernière.

Mais l'évolution n'apparaît pas toujours aussi nette. Il peut y avoir perturbation entre le moment où l'eau part du point médian et le moment où elle y revient (soit entre M₁ et M₅ ou M₂ et M₄ approximativement). C'est ainsi qu'en juin (Fig. II.75 à II.77) (exception faite au point M₁ qui semble mal situé), on remarque une dessalure entre M₂ et M₄ à laquelle correspond un enrichissement en nitrites, dessalure qui s'accroît et qui en M₅ atteint le fond. C'est en M₃ que l'on trouve les plus fortes valeurs de nitrates et silicates, tandis que les phosphates sont assez irréguliers. On observe donc un apport d'eau douce, qui contient des sels nutritifs à des taux irréguliers et qui enrichit différemment la masse d'eau qui défile au point médian. Cette arrivée d'eau pourrait se situer au niveau de l'avant-port ouest de Dunkerque.

5- Prélèvements à la digue de Dunkerque-Ouest

Les prélèvements réalisés à l'aide d'une pompe à partir de la digue de l'avant-port de Dunkerque-Ouest (cf. paragraphe II-A) ont pour but de préciser les variations temporelles des paramètres physico-chimiques. La pompe que nous avons utilisé est une pompe péristaltique DELASCO (cf. planche 5), munie d'un tuyau de pompage en plastique armé, de longueur 10m et de diamètre 7cm. Elle est actionnée par un moteur LOMBARDINI 520. Le débit obtenu varie de 3m³/h à 11m³/h, selon l'heure de pompage par rapport à l'heure de pleine mer et selon la hauteur de la marée.

5-I- Température

Les variations de la température sont similaires à la station "digue" et dans l'ensemble de la masse d'eau (Fig. II.78). On remarque à la fin du mois de septembre une



Prélèvements à la station DIGUE



élévation de la température de 1 °C, qui doit déterminer en partie le départ de la poussée phytoplanctonique d'octobre .

5-2- Salinité

La salinité est très irrégulière à la station "digue" (Fig. II.78). Elle peut varier de 0,5‰ ou plus en huit jours, particulièrement au printemps 1977 . Il y a une dessalure très nette au mois de décembre, qui ne correspond pourtant pas à une augmentation de la pluviosité (Fig.I.3.) .

5-3- pH

Les variations du pH (Fig. II.78) concordent moins bien que celles de la température et de la salinité avec les changements observés sur l'ensemble de la masse d'eau . On retrouve cependant la même allure générale à la station "digue" et sur la radiale . Le pH varie moins irrégulièrement que la salinité .

5-4- Matières en suspension

Les limites de variations du taux de matières en suspension sont très larges : 10 à 150 mg/l (Fig.II.78), et leurs variations très irrégulières . Pourtant, la courbe conserve à peu près l'allure générale observée dans l'ensemble de la masse d'eau . La turbidité est parfois très importante : ceci résulte de la position de l'entrée du tuyau de pompe, assez proche des caissons de la digue, position que nous n'avons pu améliorer . Les mouvements de l'eau y remettent constamment en suspension les particules légères, surtout quand la mer est agitée . Il faut remarquer que les prélèvements ont été réalisés à l'heure de pleine mer (*), au moment où le courant de marée est maximal . Il arrive en outre que des particules ou des organismes variés soient détachés des caissons sur lesquels ils étaient fixés (on retrouve de temps en temps sur les filtres de jeunes individus du genre *Balanus*) .

5-5- Sels nutritifs

Les variations des sels nutritifs sont sensiblement les mêmes qu'aux points M,L et C (Fig.II.79, II.80). On remarque que le minimum d'ammoniac se situe au début du mois de mai, tandis que celui des nitrites et nitrates arrive 15 jours plus tard . Il semble y avoir une diminution de silicates ce même mois, non décelée lors des campagnes à la mer .

Il est à craindre que certaines teneurs élevées en ammoniac ne résultent d'une pollution de l'échantillon par les gaz d'échappement du moteur de la pompe, malgré toutes les précautions prises pour éviter ce phénomène .

Les prélèvements réalisés à la station "digue" montrent que les variations temporelles y sont proches de celles que nous avons observées pour l'ensemble de la masse d'eau,

(*) Nous avons dû effectuer les prélèvements à l'heure de pleine mer pour pouvoir obtenir un débit suffisant à la sortie de la pompe .

quoique souvent irrégulières . Cette étude permet de remarquer quelques particularités du cycle hydrologique passées inaperçues dans les résultats du travail en mer : élévation de la température à la fin du mois de septembre, minimum d'ammoniac au début du mois de mai, baisse du taux de silicates en mai .

La comparaison des valeurs obtenues à la station "digue", sur la radiale (Fig.II.78,79,80.) et en surface du point côtier (tableau II.30), met en évidence l'influence de la position de la station "digue" en bordure du continent . La température y est plus élevée en été et en automne, plus basse en hiver et au printemps . Salinité et pH y sont plus faibles . La différence de salinité entre la station "digue" le 18 mars (D.31) ($S\% = 33,856$) et le point côtier lors de la campagne en mer du 19 mars (G.20) ($S\% = 33,610$), montre combien les variations de ce paramètre peuvent être rapides . Les teneurs en sels nutritifs sont généralement très supérieures à la station "digue", exception faite des phosphates pour lesquels ceci n'est pas toujours vrai . L'eau qui vient constamment buter contre les caissons contient un grand nombre de particules de toutes sortes . A partir de celles-ci les sels nutritifs sont remis en solution en grande quantité .

L'étude de la station "digue" a été poursuivie jusqu'au 19 août, ce qui permet de préciser l'évolution des paramètres hydrologiques au delà du 4 juillet : température, salinité et pH augmentent, tandis que les sels nutritifs diminuent (exception faite des phosphates pour lesquels on enregistre une hausse au début du mois d'août).

6- Conclusion

Des deux études que nous venons d'entreprendre, il ressort que le site marin de Gravelines présente les caractéristiques d'une zone côtière largement soumise aux influences continentales et en particulier aux apports de fleuves traversant des régions urbanisées, industrialisées et cultivées . La salinité y est toujours inférieure à 35‰ . Les eaux de l'Aa y apportent une grande quantité de matières minérales et organiques en suspension, ainsi que des taux importants de sels nutritifs dissous, qui contribuent à un fort enrichissement du milieu.

On retrouve en 1976-1977 à peu près les mêmes variations temporelles que celles que nous avons observées en 1974-1975 . Les limites de variation de la quantité de matières en suspension, de la transparence de l'eau et du taux d'oxygène dissous, sont plus larges en 1974-1975 ; celles de la température de l'air et de l'eau le sont en 1976-1977 . Pendant cette période, la pluviosité est telle que le débit de l'Aa est 4 fois moindre que pendant la première étude : il en résulte que la salinité est toujours supérieure à 33‰ en 1976-1977, alors qu'elle était souvent inférieure à cette valeur en 1974-1975 . Les sels nutritifs atteignent des teneurs un peu plus élevées en 1974-1975, sauf les silicates qui sont plus abondants en 1976-1977.

La dilution progressive des eaux terrestres, entre autres phénomènes, conduit à l'établissement de gradients plus ou moins bien individualisés que l'on observe généralement en Manche et Mer du Nord : salinité, densité, transparence de l'eau et taux d'oxygène dissous augmentent vers le large, tandis que turbidité et sels nutritifs diminuent. L'eau est plus chaude vers le large en hiver, à la côte en été. Parallèlement, salinité, densité et matières en suspension augmentent vers le fond, tandis qu'oxygène dissous et sels nutritifs sont plus importants en surface. La température est plus chaude en surface en été, vers le fond en hiver.

La faible hauteur de la couche d'eau, la présence de courants importants et l'action des vents, sont à l'origine de l'homogénéisation de la couche d'eau, particulièrement sur le plan vertical. Les différences entre deux niveaux d'une même station sont généralement faibles par rapport à celles que l'on relève entre deux stations ; (De telle sorte que l'on n'observe que très rarement, à partir des matrices de corrélations linéaires, des relations significatives entre les paramètres physicochimiques et la profondeur). D'autre part, les écarts entre les stations pour une même campagne sont souvent faibles quand on les compare aux variations annuelles (sauf pour la turbidité et la transparence de l'eau).

Des trois points de la radiale, les points C et M apparaissent les plus sujets à perturbation : le point M est situé en bordure du chenal ; quand au point C, il est le plus en contact avec les variations venant du continent. Une arrivée d'eau douce intermittente au voisinage du fond y est souvent décelée au moment de la première radiale. Le point Hors-Zone situé très à l'ouest de la centrale présente les caractéristiques d'une station du "large".

CHAPITRE II C

PHYTOPLANKTON

par M. BOUGARD
N. DEWARUMÉZ
D. MENU

de l'Institut de Biologie Marine de
Wimereux

II.C - Phytoplancton - Productivité primaire

I- Matériel et méthodes

Les prélèvements d'eau destinés à l'étude du phytoplancton ont été effectués en même temps que ceux qui concernent l'hydrologie (cf. II A et II B.I) .

I-I- Etude systématique du microplancton

Les échantillons réservés à l'étude systématique du microplancton ont été fixés à bord au moyen de formol neutralisé à 10% .

a- Méthode d'étude au microscope

Nous avons utilisé la méthode définie par UTERMÖHL en 1931 et adaptée au phytoplancton marin par STEEMAN-NIELSEN en 1933 . Après agitation des échantillons pendant 5 mn pour remettre en suspension les planctontes, une petite partie de l'eau est versée dans une cuve à sédimentation dont le fond est constitué d'une lamelle de verre . Afin d'obtenir une répartition ^{uniforme} des organismes sur le fond de cuve nous avons prélevé l'eau au moyen d'une pipette ; puis nous l'avons vidée lentement dans la cuve en ayant soin de maintenir l'extrémité de la pipette à la partie supérieure du liquide, selon la méthode préconisée par TRAVERS en 1972 . Pour permettre la sédimentation de toutes les particules, nous avons attendu au moins 6 heures avant de faire l'analyse, suivant les recommandations de JACQUES (1968) {in TRAVERS (1972)} . Par suite de l'importance de la turbidité minérale, nous avons généralement pris des cuves de 5 cm³ pour les points M et C, de 10 cm³ pour les points L et Hors-Zone .

Comptages et déterminations ont été réalisés au moyen d'un microscope à inversion ZEISS, aux grossissements 312x et 500x . Les observations ont généralement porté sur une surface de fond de cuve de 1cm², réduite à 1/2 cm² pour certaines espèces quand la densité des organismes le permettait . Les résultats des comptages sont exprimés en nombre de cellules par cm³, ainsi qu'en pourcentage de dominance par rapport au nombre total de cellules . Quand le nombre d'individus est jugé supérieur au nombre réel par suite d'une mauvaise répartition dans la cuve, cela est indiqué par un signe + à côté du nombre total de cellules ramené au litre . Lors de l'étude de la campagne G.22, il nous a été impossible d'obtenir une répartition uniforme et nous avons travaillé sur deux diamètres de cuves dans deux cuves différentes (soit au total 4 diamètres par échantillon) .

Le nanoplancton a simplement été estimé en comptant le nombre d'individus (au grossissement 500x) sur une petite portion de la surface de cuve parcourue .

b- Précision des comptages

Afin de déterminer la précision des comptages, nous avons fait l'étude de six cuves différentes provenant d'un même échantillon, ce pour une campagne à faible densité de cellules (G.16) (tableau III.1) et une campagne à forte densité

de cellules (G.20) (tableau III.2) . Il en résulte que le nombre total de cellules reste à peu près constant dans le premier cas ; il l'est moins dans le second ; mais l'écart-type est légèrement inférieur proportionnellement pour une période riche que pour une période pauvre (11% de la moyenne en G.I6, contre 13% en G.20) . Les différences sont plus importantes au niveau du nanoplancton . En ce qui concerne les espèces, l'amplitude des variations est plus grande pour le nombre d'individus que pour le pourcentage de dominance, et pour une période pauvre que pour une période riche . Le rapport écart-type/moyenne est très inférieur pour les espèces dominantes, comparé à celui des autres espèces .

I-2- Mesure des pigments photosynthétiques

a-Chlorophylle a

Nous avons estimé la quantité de chlorophylle a au moyen de la méthode de RICHARDS et THOMPSON (1952), normalisée par l'U.N.E.S.C.O. en 1966 .

A Gravelines, l'abondance de phytoplancton permet de limiter les échantillons à 1 litre et même 1/2 litre quand la filtration est trop lente (G.22) . Aussitôt le prélèvement fait l'eau est passée sur filtre WHATMAN GF/C en fibre de verre, de porosité 0,45 μ , convenant mieux pour le dosage des phéopigments que les filtres GELMAN GA-6 en triacétate de cellulose utilisés en 74-75, (cf. système de filtration, partie II-A) . L'addition d'une suspension de MgCO₃ (10mg/cm² de filtre) permet d'éviter l'acidification de l'extrait et de retarder la formation de phéophytine . Les filtres sont ensuite congelés à l'obscurité (à bord) et conservés ainsi jusqu'au dosage des pigments .

L'extraction se fait par addition de 5ml d'acétone à 90% pendant 18 heures à l'obscurité (le filtre est découpé afin de libérer le plus possible de cellules emprisonnées entre les fibres) . Après centrifugation (7000 tours/mn. pendant 10mn.), le surnageant est placé dans une cuve en quartz de trajet optique 1 cm ou dans une cuve en verre de trajet optique 1,15 cm, en vue de l'étude au spectrophotomètre (Spectrophotomètre JOBIN et YVON, déjà utilisé lors de la précédente étude, pour G.I3 à G.I6 ; puis Spectrophotomètre O.S.I.) . L'absorption est mesurée à 663,645,630 et 430 nm., ainsi qu'à 750 nm. ; cette dernière donnée représente la turbidité et doit être retranchée des autres valeurs . L'équation suivante permet de calculer la teneur en chlorophylle a :

$$\text{chl a } (\mu\text{g/l}) = \frac{(11,64 e_{663}^{-2},16e_{645}^{+0},10e_{630})v}{V}$$

v = volume de l'extrait

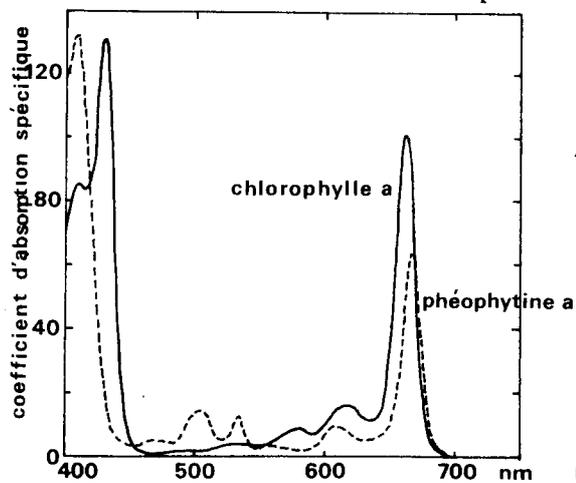
V = volume d'eau de mer filtrée

b-Phéopigments

La dégradation de la chlorophylle donne lieu à la formation de phéopigments que nous avons dosé par la méthode

de LORENZEN (1967), à partir du même extrait que celui utilisé pour la détermination de la quantité de chlorophylle .

L'absorption de la lumière par la chlorophylle a et les phéopigments a lieu dans la même partie du spectre :



d'après BOGORAD
(1962)

Après avoir dosé la chlorophylle, nous la transformons en phéopigments en l'acidifiant par 2 gouttes d'HCl IN . La lecture au spectrophotomètre à 665 et 750 nm. permet d'estimer la quantité de phéophytine + phéophorbide (en µg/l) en utilisant la formule suivante :

$$\frac{A \times K \times R \{ (665_a) - 665_o \} \times v}{V \times l}$$

dans laquelle : A = coeff. d'extinction de la chlorophylle a = 11,0

K permet de ramener la réduction d'absorption à la concentration initiale en chlorophylle = 2,43

665_o = extinction avant acidification

665_a = - après -

v = volume d'acétone

V = volume d'eau de mer filtrée

l = trajet optique de la cuve

R = rapport maximum $\frac{665_a}{665_o} = 1,7$

(Nous avons fait les calculs à partir de 663_o et 663_a au lieu de 665_o et 665_a)

c-Précision des mesures

o. Afin de déterminer un coefficient permettant de ramener la teneur en chlorophylle a estimée à partir d'un filtre WHATMAN à celle que l'on aurait trouvée à partir d'un filtre GELMAN, nous avons, pendant les campagnes G.I5 et G.I6, divisé des échantillons d'eau en deux parties : 1/2 litre filtré sur membrane WHATMAN en fibre de verre, l'autre sur membrane GELMAN en acétate de cellulose . Nous avons repris cette expérience pendant G.I7, G.I7', G.I8 et quelques "dignes" en filtrant cette fois 1 litre d'eau sur chaque membrane . Ces essais ne nous ont pas amené à une conclusion satisfaisante quand à la détermination d'un coefficient .

Des essais réalisés en filtrant de l'eau de mer sur membrane MILLIPORE HA (ester de cellulose) et WHATMAN GF/C, (in U.N.E.S.C.O., 1966) montrent que la filtration est beaucoup plus rapide avec cette dernière et donnent entre autres, les résultats suivants :

Whatman GF/C → 1,79 µg/l chl.a
 Millipore HA → 2,24 µg/l chl.a

Il résulte de ces travaux que les teneurs en chlorophylle a sont nettement plus faibles avec les filtres en fibre de verre qu'avec les filtres en cellulose (d'autant plus que, contrairement aux membranes de cellulose, celles en fibre de verre ne sont pas solubles dans l'acétone). Les résultats obtenus à partir des filtres WHATMAN GF/C seraient de 25% inférieurs à ceux obtenus à partir des autres filtres. Nous n'avons toutefois pas apporté de correction aux valeurs calculées à partir des filtres en fibre de verre et, afin de conserver une certaine homogénéité dans les résultats, nous avons exclu les teneurs de chlorophylle estimées à partir des filtres GELMAN.

o. RICHARDS et THOMPSON (1952) donnent une erreur de 14% dans la détermination du taux de chlorophylle a ; HUMPHREY et WOOTTON (in U.N.E.S.C.O., 1966) ont déterminé un coefficient de variation de 15%. D'après eux, il n'est pas possible de donner une précision pour cette méthode ; les erreurs faites dans cette analyse sont probablement faibles, comparées à celles de l'échantillonnage du phytoplancton en mer.

Pour étudier les variations de chlorophylle possibles dans un volume d'eau limité, nous avons filtré 10 échantillons d'un litre prélevés au même instant, à l'aide de deux bouteilles de 5 litres, à la sortie de la rade de Boulogne ; les teneurs en chlorophylle a sont les suivantes :

1,98 µg/l	2,74
2,48	2,49
1,99	2,22
2,27	2,21
5,88	2,27 ,

la moyenne étant 2,65 et l'écart-type 1,16 ; si l'on exclu la 5^e valeur, très élevée par rapport aux autres, la moyenne devient 2,29 et l'écart-type 0,24 (soit 10% de la moyenne) .

Nous avons fait la même expérience en filtrant cette fois 3 fois 1 litre et 3 fois 2 litres d'une même eau :

échantillons : 2,74 µg/l	échantillons : 2,56 µg/l
d'1 litre	de 2 litres
2,18	2,40
2,36	2,56

La dispersion des valeurs paraît être réduite quand on utilise des échantillons de 2 litres .

Dans le but de mieux évaluer la quantité de chlorophylle d'un prélèvement (compte tenu des variations probables à l'intérieur de celui-ci) nous avons, chaque fois que cela était possible (*), filtré deux échantillons d'un litre (ou 1/2 litre). Nous avons calculé le pourcentage de la différence des deux valeurs obtenues par rapport à leur moyenne (pour G.I3, G.I4, G.I9 et G.24). Pour la chlorophylle a, celui-ci varie de 0 à 35% (si l'on excepte 49% et 93% relevés en G.24), pour les phéopigments de 0 à 174%. Les moyennes de ce pourcentage pour ces campagnes sont :

	G.I3	G.I4	G.I9	G.24
Chlorophylle a	13%	10%	12%	16%
Phéopigments	68%	74%	55%	75%

Les variations des phéopigments sont donc très importantes.

I-3- Indices de diversité

a-Indice de diversité spécifique - Equitabilité

La structure d'une population peut s'exprimer en dominance d'une espèce par rapport au nombre total d'individus (pourcentage de dominance).

Pour obtenir une estimation plus précise, nous avons employé l'indice de diversité de SHANNON-WEAVER, exprimé en bits/cellule ou en bits/individu (MARGALEF, 1974) :

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i$$

où $p_i = \frac{n_i}{N}$ n_i : nbre d'individus de chaque espèce
 N : nbre total d'individus

Afin de pouvoir comparer entre elles les différentes populations, dont le nombre d'espèces varie de l'une à l'autre, nous avons complété cette étude par le calcul de l'équitabilité qui est le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale (DAGET, 1976) :

$$E = \frac{H}{\log_2 N}$$

D'après les tableaux III.1, III.2, les variations de H et E sont relativement faibles à l'intérieur d'un même prélèvement (écart-type < 10% de la moyenne).

(*) C'est-à-dire sauf en avril et mai. A cette période la présence des *Phaeocystis* limitait la vitesse de filtration.

Les teneurs qui ont été estimées à partir d'un seul échantillon sont indiquées dans les tableaux par un *

b-Indice de diversité pigmentaire

A partir des valeurs obtenues au cours du dosage de la chlorophylle , nous avons établi le rapport :

$$\frac{e_{430}}{e_{663}}$$

qui, selon MARGALEF (1963), indique l'état physiologique de la population .

L'expérience que nous avons réalisée dans la rade de Boulogne à partir de deux prélèvements de 10 litres donne les résultats suivants :

10 échantillons : d'1 litre	$\frac{e_{430}}{e_{663}} =$	3,26	3,22	
		3,81	3,55	moyenne : 3,42
		3,43	2,49	écart-type : 0,44
		4,10	3,60	(soit 13% de la
		3,14	3,60	moyenne)
 3 échantillons : d'1 litre	$\frac{e_{430}}{e_{663}} =$	3,10	3,10	3 échantillons
		3,31	3,31	de 2 litres : 3,15
		3,17	3,17	3,24

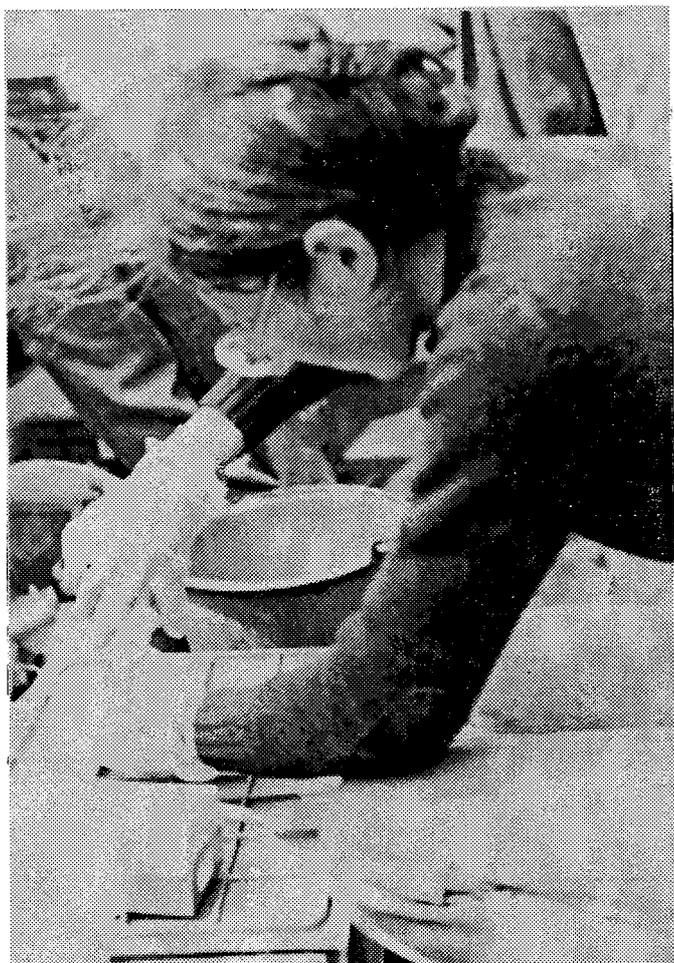
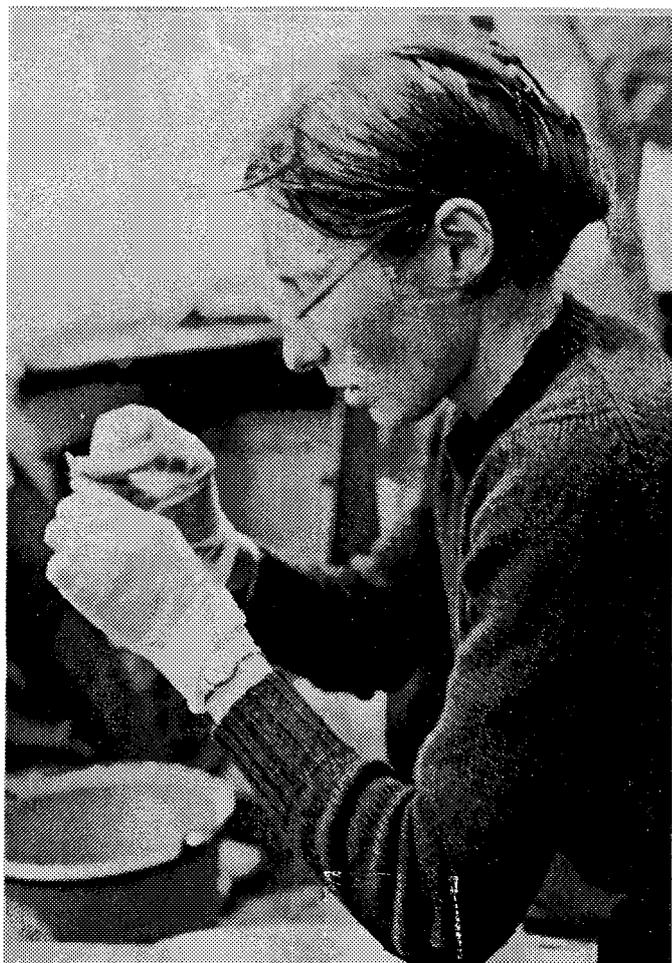
On n'observe pas de grandes variations entre les valeurs obtenues à partir d'1 ou de 2 litres . Des échantillons d'1 litre suffisent donc pour la détermination de l'indice pigmentaire .

I-4- Production primaire

a-Méthode

Nous avons repris pour mesurer l'intensité de la production de matière organique des populations phytoplanctoniques la méthode mise au point par STEEMAN-NIELSEN en 1952 et reprise par BROUARDEL et RINCK (1963) . Cette méthode est basée sur l'addition d'un traceur radioactif, le ^{14}C , à l'eau de mer dont on veut étudier la production organique .

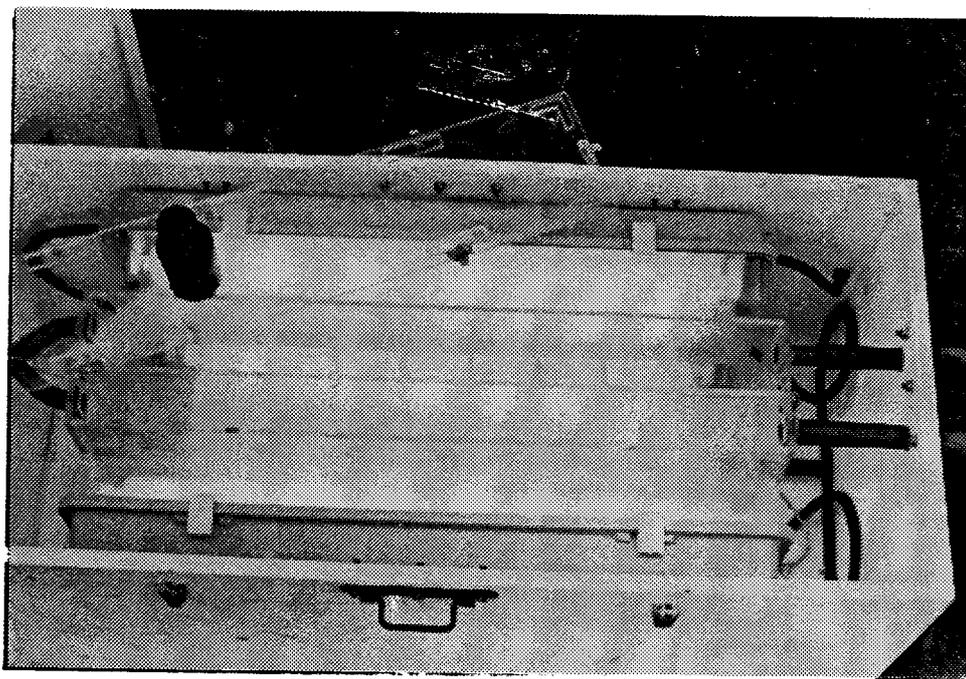
La production primaire a été mesurée aux stations M_1 , M_3 , (parfois M_2), Hors-Zone ; et Aa (à partir de G.19) . A chaque niveau 3 flacons en verre (de 135 ml environ) contenant l'eau à analyser lui sont réservés ; ils sont conservés à l'obscurité jusqu'au début de l'expérience . Dans chacun des flacons on introduit le ^{14}C , sous forme de 1ml d'une solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ d'activité $4\mu\text{Ci}$. La solution radioactive, fournie par le C.O.B., était contenue dans des ampoules stériles de 1 ml et inoculée à l'aide d'une seringue à usage unique . (Planche 6) . Les flacons sont ensuite placés dans un incubateur artificiel (Planche 7 , Fig. III.1.) réalisé à l'I.B.M.R.W. selon le modèle de GRALL . Il est constitué d'un coffre en bois contenant un bac central d'"altuglass" ; ce dernier, qui comporte deux étages superposés (modification par rapport au modèle original GRALL), a une capacité de 44 flacons . La source de lumière est constituée par quatre paires de tubes fluorescents placées sur les parois latérales



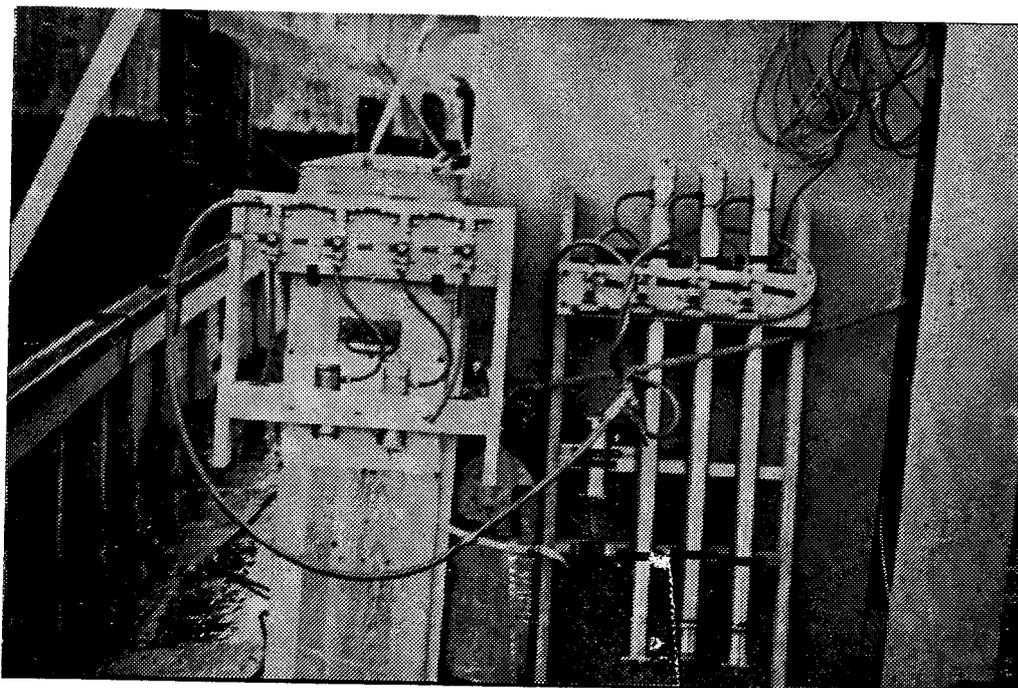
Production primaire : injection de la solution radioactive

PLANCHE 7

Production primaire

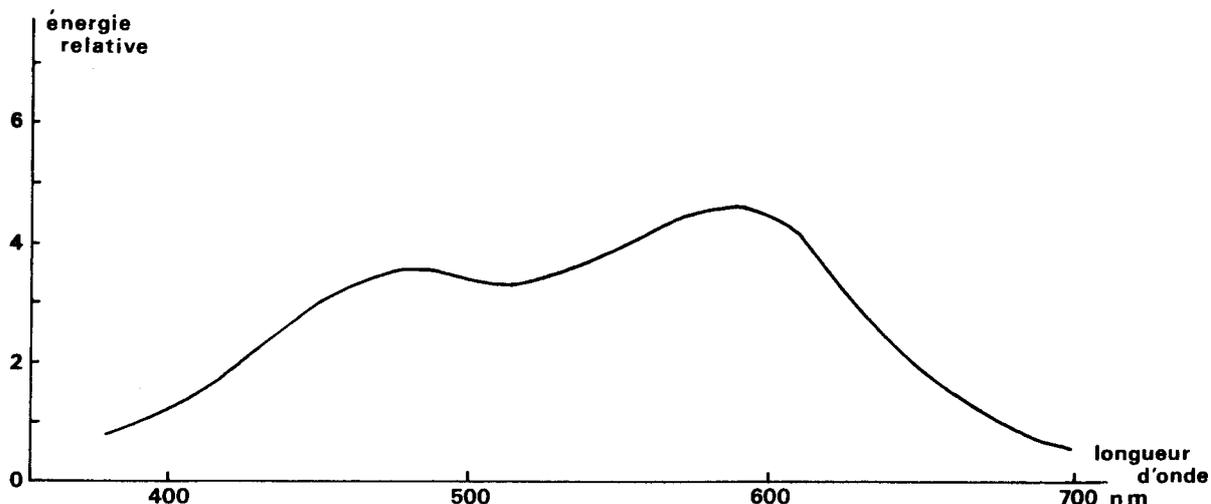


Incubateur en lumière artificielle



Système de filtration (portoir de gauche)

du coffre, à l'intérieur de diffuseurs étanches . Le spectre d'émission des tubes (tubes "Claude", lumière de luxe), sans doute modifié par le diffuseur et l'"altuglass", est le suivant :



L'intensité lumineuse mesurée (avec un luxmètre JOENS) à l'intérieur de la cuve est de 15.000 lux (En G.20 et G.21, les 4 tubes fluorescents inférieurs ne fonctionnaient pas, d'où certainement une baisse importante de l'éclairage au niveau des flacons) : Une circulation d'eau est assurée à l'intérieur de l'incubateur pour maintenir les échantillons à la température de la mer et limiter l'échauffement dû à la présence des tubes fluorescents . La durée de l'incubation, pendant laquelle le ^{14}C est incorporé par les organismes, varie de 3h à 5h30 ; elle est le plus souvent de 4 à 5 heures . D'après BROUARDEL, 4 heures d'incubation suffisent, compte tenu de l'importance de la production à Grave-lines . Pour estimer l'absorption du carbone par des processus autres que la photosynthèse (phénomène physique, bactéries), l'un des trois flacons a des parois noircies .

Aussitôt après l'incubation, les échantillons sont filtrés sur membrane SARTORIUS "LMR" en acétate de cellulose (de G.13 à G.17') ou SARTORIUS SM II3 en nitrate de cellulose (*) (à partir de G.17'), de porosité $0,45\mu$. Le système de filtration utilisé à partir de G.17', a été conçu par RICHARD selon le même principe que celui dont nous nous servons pour l'étude des autres paramètres, la taille des colonnes à filtration restant celle des unités GELMAN (Planche 7 , Fig. III 2). Au début de cette seconde étude, nous avons conservé le système de filtration sous vide, mis au point par BROUARDEL (1963), déjà en service lors de nos précédents travaux . Les filtres sont ensuite conservés dans des serre-filtres dans une boîte étanche contenant du silicagel .

A bord, les flacons sont divisés en 2 séries : la première comprend les échantillons de M_1 , HZ et Aa, mis en incubation le plus tôt possible après cette dernière station ; la deuxième se limite aux échantillons de M_3 , mis en incubation juste après la 2^e radiale .

(*) La dissolution du filtre en nitrate de cellulose est meilleure dans le toluène utilisé pour la scintillation en phase liquide .

Après chaque sortie, les filtres sont envoyés à la Station Biologique de Roscoff où les comptages de radio-activité sont faits par Melle RYCKAERT, en scintillation liquide sur un compteur INTERTECHNIQUE. Le liquide scintillant utilisé est du toluène-PP0-POPOP (10ml). Le résultat des comptages, exprimé en coups par minutes, est ramené en mgC/m^3 au moyen de la formule suivante :

$$\frac{b \times c}{a} \times \frac{I_2}{44} \times 10^3$$

dans laquelle a = activité totale introduite sous forme de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3 = 8,888\ 888\ 10^6$ dpm
 b = activité du phytoplancton retenu sur le filtre en désintégration par minute.
 dpm = cpm x Rd ; Rd dépendant en particulier des matières en suspension.
 c = teneur en CO_2 de l'eau, estimée à 100ml/l
 I_2 = poids moléculaire du carbone.
 44 = poids moléculaire du CO_2
 10^3 : permet de ramener au m^3

Afin de déterminer Rd, des flacons clairs contenant de l'eau prélevée aux points L_I , C_I et M_2 ont été mis en incubation sans inoculation préalable, en même temps que la première série.

b-Indice production/biomasse

A partir des données de production primaire et de chlorophylle a, nous avons calculé l'indice production/biomasse (STRICKLAND, 1965):

$$\frac{\text{production primaire (mgC}/\text{m}^3/\text{h.})}{\text{chlorophylle a (mg}/\text{m}^3)}$$

Ce rapport permet d'apprécier l'état physiologique des populations phytoplanctoniques.

2- Etude systématique du phytoplancton

L'étude systématique du microplancton permet de définir de façon plus précise la succession des populations et de déterminer les espèces principales ou indicatrices qui seront retenues lors des travaux ultérieurs.

Nous avons placé dans le microplancton toutes les Diatomées, ce qui conduit à une limite inférieure d'environ 10μ (exception faite pour des espèces telles que *Thalassiosira levanderi* et *Skeletonema costatum* dont la taille est souvent inférieure à 10μ et qui sont tout de même classées dans la catégorie microplancton).

Le microplancton de Gravelines est essentiellement composé de Diatomées, qui en constituent généralement plus de 95%. Une telle situation a déjà été observée par SANDER (1976) : les Diatomées représentent en moyenne 94%

du nombre de cellules près du rivage de la Barbade .
D'après les résultats de nombreux auteurs, il semble que ce
soit une caractéristique du milieu côtier .

Pourcentage de dominance des différents composants
du microplancton par rapport au nombre total de cellules
de microplancton (non compris les *Phaeocystis* sp.) :

	Diatomées	Péridiniens	Chlorophycées
29.09.74	99,7	0,2	
17.II.74	99,97	0,03	
2.02.75	98,6	0,2	
9.02.75	99,1	0,2	
8.03.75	99,2	0,1	
13.04.75	100	0	
19.04.75	98,9	0,3	
9.05.75	89,2	7,5	
10.05.75	81,0	13,6	
20.05.75	98,0	1,1	
1.06.75	96,0	0,9	
2.07.75	94,6	0,2	
30.08.75	98,2	0,6	
6.10.75	98,1	0,6	
15.12.75	95,8	0,5	
20.08.76	99,7	0,08	0,2
20.09.76	88,8	2,3	8,9
18.10.76	97,9	0,6	1,5
18.11.76	94,6	0,7	4,7
17.12.76	97,9	0,5	1,6
7.01.77	97,1	0,2	2,7
17.01.77	97,6	0,2	2,2
15.02.77	99,1	0,2	0,7
19.03.77	98,0	0,8	1,2
12.04.77	81,8	2,7	15,5
14.05.77	75,4	2,5	22,1
9.06.77	82,5	1,2	16,3
4.07.77	98,2	0,3	1,4

On y trouve aussi des Dinoflagellés et quelques
Chlorophycées et Silicoflagellés . Nous avons dressé la
liste des espèces de microplancton que nous avons rencontrées
au cours de ces deux années (Cf. pages suivantes) .

L'étude du phytoplancton (tableaux III.1. à III.15 et
III.17 à III.23) ne tient compte que des cellules vivantes .

2-I- Variations quantitatives du microplancton

Les variations quantitatives du microplancton (Fig.
III.3.) présentent la même allure en 74-75 et 76-77 . On
remarque deux fortes poussées phytoplanctoniques : l'une au
printemps, l'autre à la fin de l'été . Le nombre de cellules
est très élevé en avril 77 ; cela vient de ce que nous avons
compté dans le microplancton le flagellé *Phaeocystis* sp.
Celui-ci, d'après sa taille, fait partie du nanoplancton ;
mais son importance numérique et son influence sur l'évolu-
tion des populations et sur la production nous ont conduit

LISTE DES ESPECES DE MICROPLANCTON
RENCONTREES A GRAVELINES EN 1974-1975
et 1976-1977

DIATOMÉES (selon HENDEY - 1964-1974)

- Actinocyclus octonarius* Ehrenberg (C)
Actinocyclus subtilis (Gregory) Ralfs in Pritchard (C)
Actinocyclus spp. (C)
Actinoptychus senarius (Ehrenberg) Ehrenberg (C)
Actinoptychus splendens (Shadbolt) Ralfs in Pritchard (C)
Achnanthes spp. (P)
Amphiprora spp. (P)
(*Amphora commutata* Grun) (P)
Amphora ocellata Donkin (P)
Amphora spp. (P)
(*Asterionella Bleakeleyii* W. Smith) (P)
Asterionella japonica Cleve et Möller ex Gran (P)
Asterionella kariana Grunow in Cleve et Grunow (P)
Aulacodiscus argus (Ehrenberg) Schmidt (C)
Bacillaria (paradoxa Gmelin) (P)
Bacteriastrium delicatulum Cleve (C)
Bacteriastrium elongatum Cleve (C) ?
Bacteriastrium hyalinum Lauder (C)
Bacteriastrium spp. (C)
Basteriosira fragilis Gran (C)
Bellerochea malleus (Brightwell) Van Heurck (C)
Biddulphia alternans (Bailey) Van Heurck (C)
Biddulphia aurita (Lyngbye) de Brébisson (C)
Biddulphia granulata Roper (C)
Biddulphia laevis Ehrenberg (C)
Biddulphia mobiliensis (Bailey) Grunow ex Van Heurck (C)
Biddulphia regia (Schultze) Ostenfeld (C)
Biddulphia rhombus (Ehrenberg) W. Smith (C)
Biddulphia sinensis Greville (C)
Biddulphia spp. (C)
Cerataulina pelagica (Cleve) Hendey (C)
Cerataulus smithii Ralfs ex Pritch. (C)
Chaetoceros affine Lauder (C)
Chaetoceros atlanticum Cleve (C)
Chaetoceros breve Schütt (C)
Chaetoceros compressum Lauder (C)
Chaetoceros constrictum Gran (C)
Chaetoceros (contortum Schütt) (C)
Chaetoceros crinitum Schütt (C)
Chaetoceros curvisetum Cleve (C)
Chaetoceros danicum Cleve (C)
Chaetoceros debile Cleve (C)
Chaetoceros decipiens Cleve (C)
Chaetoceros densum Cleve (C)
Chaetoceros diadema (Ehrenberg) Gran (C)
Chaetoceros didymum Ehrenberg (C)
Chaetoceros eibenii (Grunow) Meunier ex Van Heurck (C)
Chaetoceros holsaticum Schütt (C)
Chaetoceros pseudocrinitum Ostenfeld (C)
Chaetoceros perpusillum Cleve (C)

- Chaetoceros radians* Schütt ou *Chaetoceros sociale* Lauder (C)
Chaetoceros simile Cleve (C)
Chaetoceros tortissimum Gran (C)
Chaetoceros wighami Brightwell (C) ?
Chaetoceros spp. (C)
Cocconeis sp. (P)
Coscinodiscus curvulatus Grunow in Schmidt (C)
Coscinodiscus excentricus Ehrenberg (C)
Coscinodiscus granii Gough (C)
Coscinodiscus lineatus Ehrenberg (C)
Coscinodiscus marginatus Ehrenberg (C)
Coscinodiscus nitidus Gregory (C)
Coscinodiscus radiatus Ehrenberg (C)
Coscinodiscus spp. (C)
Coscinosira polychorda (Gran) Gran (C)
Cyclotella Meneghiniana Kütz (C)
Cyclotella spp. (C)
Diploneis spp. (P)
Ditylum brightwellii (West) Grunow ex Van Heurck (C)
Eucampia (groënlandica) Cleve (C)
Eucampia zodiacus Ehrenberg (C)
Eucampia spp. (C)
Fragilaria spp. (P)
Guinardia flaccida (Castracana) Peragallo (C)
Grammatophora spp. (P)
Gyrosigma macrum (W. Smith) Cleve (P)
Gyrosigma spp. (P)
Lauderia borealis Gran (C)
(Lauderia glacialis (Grunow) Gran) (C)
Leptocylindrus danicus Cleve (C)
Leptocylindrus minimus Gran (C)
(Melosira arenaria Moore) (C)
(Melosira crenulata Kütz) ou *(Melosira granulata* (Ehrenberg) Ralfs
(Melosira distans (Ehrenberg) Kützing) (C) (C)
(Melosira Roeseana Rabenhorst) (C)
(Melosira varians Agardh) (C)
Melosira westii W. Smith (C)
Melosira spp. (C)
(Navicula apiculata Brébisson) (P)
Navicula cancellata Donkin (P) ?
Navicula ergadensis (Gregory) Ralfs in Pritchard (P)
(Navicula fusca (Gregory) Peragallo) (P) ?
Navicula palpebralis de Brébisson in W. Smith (P)
Navicula rhombica Gregory (P)
Navicula tusculea (Ehrenberg) Van Heurck (P)
Navicula spp. (P)
(Nitzschia berhei Hustedt) (P) ?
Nitzschia closterium (Ehrenberg) W. Smith (P)
Nitzschia constricta Ralfs ex Pritchard (P)
Nitzschia delicatissima Cleve (P)
(Nitzschia hantzschiana Rabenhorst) (P)
Nitzschia longissima (de Brébisson ex Kützing) Ralfs in Pritchard
Nitzschia lorenziana Grunow (P) (P)
Nitzschia seriata Cleve (P)
Nitzschia sigma (Kützing) W. Smith (P)
Nitzschia spathulata Wm. Smith (P)
Nitzschia spp. (P)
Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve (C)
Pinnularia ambigua Cleve (P) ?
Pinnularia spp. (P)

Plagiogramma spp. (P)
Pleurosigma (*affine* Grunow in Cleve et Grunow) (P)
Pleurosigma angulatum (Quekett) W. Smith (P)
Pleurosigma marinum Donkin (P)
Pleurosigma spp. (P)
Podosira stelliger (Bailey) Mann (C)
Rhaphoneis amphicerus Ehrenberg (P)
Rhaphoneis surirella (Ehrenberg) Grunow (P)
Rhaphoneis spp. (P)
Rhizosolenia delicatula Cleve (C)
Rhizosolenia fragilissima Bergon (C)
Rhizosolenia hebetata Bailey (C)
(*Rhizosolenia pungens* Cleve) (C)
Rhizosolenia setigera Brightwell (C)
Rhizosolenia shrubsolei Cleve (C)
Rhizosolenia stolterfothii Peragallo (C)
Rhizosolenia styliiformis Brightwell (C)
Rhizosolenia spp. (C)
Roperia tessellata (Roper) Grunow ex Van Heurck (C)
Schroderella (*schroderi* (Bergon) Pavillard) (C)
Skeletonema costatum (Greville) Cleve (C)
Stauroneis membranacea (Cleve) Hustedt (P)
Stephanodiscus sp. (C) ?
Streptotheca thamesis Shrubsole (C)
Synedra acus (Kützing) Grunow (P) ?
Synedra spp. (P)
Thalassionema nitzschioïdes Hustedt (P)
Thalassiosira baltica (Grunow) Ostenfeld (C)
Thalassiosira condensata Cleve (C)
Thalassiosira decipiens (Grunow) Jörgensen (C)
Thalassiosira fallax Meunier (C)
Thalassiosira graviga Cleve (C)
Thalassiosira hyalina (Grunow) Gran (C) ?
Thalassiosira levanderi Goor (C)
Thalassiosira nordenskiöldii Cleve (C)
Thalassiosira rotula Meunier (C)
Thalassiosira subtilis (Ostenfeld) Gran (C)
Thalassiosira spp. (C)
Thalassiotrix frauenfeldii Grunow (P)
Toxonidea insignis Donkin (P)
Toxonidea gregoriana Donkin (P)
Trachyneis aspera (Ehrenberg) Cleve (P) (?)
Triceratium favus Ehrenberg (C)

(C) : Centriques (P) : Pennées

FLAGELLES

Phaeocystis sp.

CHLOROPHYCEES (selon P. BOURRELY)

Actinastrum hantzschii Lagerheim
Closteriopsis sp. (Lemmermann) ?
Coelastrum microsporum Nägeli
Crucigenia quadrata Morren
Crucigenia tetrapedia Kirch.
Micractinium pusillum Fresenius ?
(*Pediastrum boryanum* (Turpin) Ehrenberg)
Pediastrum spp.

Scenedesmus armatus Chodat
Scenedesmus falcatus Chodat
Scenedesmus javanensis Chodat
Scenedesmus protuberans Fritsch et Rich.
Scenedesmus tenuispina Chodat
Scenedesmus spp.
Schroederia setigera Lemmermann ?
Tetraedron caudatum Lemmermann
Tetrastrum spp.
Trochiscia brachiolata (Möb.) Lemmermann
Trochiscia Clevei Lemmermann
Trochiscia multispinosa (Moeb.) Lemmermann
Trochiscia spp.

SILICOFLAGELLES (selon E. LEMMERMANN)

Dictyocha fibula Ehrenberg
Dictyocha speculum Ehrenberg

DINOFLAGELLES (selon OVE. PAULSEN)

Ceratium furca (Ehrenberg) Claparede U. Lachmann
Ceratium fusus (Ehrenberg) Claparede U. Lachmann
Ceratium sp.
Dinophysis ovum Schütt
Dinophysis sp.
Diploteltopsis minor (Paulsen) Pavillard
Glenodinium sp.
Gonyaulax polyedra Stein
Gonyaulax sp.
Gymnodinium aeruginosum Stein
Gymnodinium Lohmanni Pauls
(Gymnodinium splendens Lebour)
Gymnodinium spp.
Gyrodinium sp.
(Minuscula bipes (Pauls.) Lebour)
(Noctiluca miliaris Suriray)
Ornithocercus sp.
Oxytoxum gladiolus Stein
Peridinium brevipes Paulsen
Peridinium conicoïdes Paulsen
Peridinium conicum Gran
Peridinium crassipes Kofoid
Peridinium depressum Bailey
Peridinium excentricum Paulsen
Peridinium granii Ostenfeld
Peridinium longipes Bailey
(Peridinium minutum Kofoid)
Peridinium oceanicum Vanhoffen
Peridinium ovatum (Pouchet) Schütt
Peridinium pallidum Ostenfeld
Peridinium pellucidum Gran
Peridinium pentagonum Gran
Peridinium punctulatum Paulsen
Peridinium trochoideum (Stein) Lemmermann
Peridinium spp.
(Prorocentrum gracile Schütt)
Prorocentrum micans Ehrenberg
(Propocentrum rostratum Stein)
Prorocentrum spp.
Protoceratium sp.
Pyrocystis lunula Schütt

Chrytidiales parasites

à le dénombrer en même temps que le microplancton .

Le nombre maximum de cellules (non compris les *Phaeocystis*) s'élève en 1976 à 10.000 μ /cm³, tandis qu'en 1975, il n'atteignait que 4.000 μ /cm³ (à la même époque : fin août) . Les teneurs en sels nutritifs étant comparables lors des deux périodes, on peut penser que nous sommes intervenus plus tôt dans le cycle phytoplanctonique en 76, ou que l'élévation de température (Fig. II.19) 20° c en août 1977, contre 19° c en août 1975) et la relative stabilité de l'eau ont permis un développement plus important . Le manque de données concernant les sels nutritifs pendant la période précédant le 20 août 76 ne permet pas de confirmer leur non-intervention . Cependant la pluviosité a été faible en juillet-août 76 (Fig. I.3.), il est donc probable qu'il n'y a pas eu d'apports de sels nutritifs plus importants au niveau de l'Aa .

Le microplancton est plus abondant à la côte qu'au large (Fig. III.4, III.5). Le gradient est moins net que lors de la précédente étude . Les coefficients de corrélation de la relation nombre de cellules de microplancton-distance (à partir de la côte) ne sont pas très élevés (cf. matrices de corrélations linéaires (*) tableaux (III.24 à III.30) La relation n'est significative à 99% qu'en février et surtout en juillet ($r = -0,662$) ($r = -0,765$) . En août, on n'observe aucune relation . Ses variations sur la colonne d'eau sont assez irrégulières (Fig. III.6.) .

2-2- Succession des populations de Diatomées

Nous avons identifié à Gravelines 136 espèces de Diatomées appartenant à 51 genres (92 espèces de Diatomées centriques et 44 espèces de Diatomées pennées) .

La succession des populations de Diatomées est à peu près la même que celle que nous avons relevée lors de la précédente étude (Fig. III 7a, III 7b, III.8, III.9, III.10). La fin de l'été est marquée par la présence d'une population importante essentiellement composée d'*Asterionella japonica* et de plusieurs espèces du genre *Chaetoceros* . En septembre, le nombre de cellules a fortement diminué (Fig. III.3.) ; *Asterionella japonica* disparaît, tandis que *Chaetoceros curvisetum* et *Ch. debile* remplacent les autres espèces qui appartenaient à ce genre . En octobre, les conditions sont favorables au développement de *Rhizosolenia delicatula* ; celle-ci représente alors 40% du microplancton qui est dans une deuxième phase de développement (beaucoup moins marquée que celle d'août) . On remarque également *Nitzschia seriata* et *Thalassiosira levanderi*, tandis qu'apparaît *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?) . C'est en novembre que se fait le passage de la situation automnale à l'état hivernal . Le nombre d'individus est alors très faible (pour la région) . Pendant l'hiver, la population est composée de plusieurs espèces dont la dominance est souvent inférieure à 25% : *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?), *Paralia sulcata*, *Fragilaria spp.*, *Nitzschia*

(*) Les nombres de cellules de microplancton et de nanoplancton sont transformés par la fonction logarithmique $y = \log (x+1)$, afin d'éliminer la variation due à la dispersion des effectifs .

closterium et *Thalassiosira levanderi* ; *Thalassionema nitzschioides* et *Thalassiosira rotula* s'y ajoutent en décembre, puis *Asterionella japonica* en janvier . En janvier, on observe l'apparition des espèces qui composeront la population printanière : *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira levanderi*, *Th.decipiens*, qui atteindront leur maximum en février . Elles seront ensuite remplacées par *Thalassiosira nordenskioldii*, *Chaetoceros curvisetum*, *Ch.debile* et *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?) ; le genre *Chaetoceros* constitue alors presque 80% de la population de Diatomées qui est à son développement maximum . Le déclin brutal de cette population de *Chaetoceros* s'accompagne, en avril, d'une réapparition de *Asterionella japonica*, *Rhizosolenia delicatula* et de *Fragilaria* spp., tandis qu'on note la présence de *Rhizosolenia shrubsolei* et de *Rh.stolterfothii* . A cette dernière, encore présente en mai, s'ajoute *Nitzschia delicatissima* (40% de dominance) . C'est en juin que le nombre de cellules est minimum ; les dominances de *Thalassiosira levanderi*, d'*Asterionella japonica* et de *Skeletonema costatum*, n'excèdent pas 20% . Au début de l'été, tandis que le microplancton reprend de l'importance, *Rhizosolenia pungens* remplace les autres espèces qui appartenaient au même genre ; elle représente avec *Asterionella japonica* 60% de la population .

On peut donc diviser le cycle des populations phyto-planctoniques en plusieurs phases :

phase automnale, dominée par le genre *Chaetoceros*, auquel s'ajoutent *Asterionella japonica* et *Rhizosolenia delicatula* en 76.

phase hivernale, pendant laquelle le nombre de cellules est faible et où il n'y a pas d'espèce vraiment dominante. On y retrouve *Paralia sulcata* et *Fragilaria* spp.

phase printanière, au cours de laquelle se succèdent plusieurs populations : *Sk.costatum* , puis le genre *Thalassiosira* et enfin le genre *Chaetoceros* .

phase estivale, caractérisée par la présence du genre *Rhizosolenia*, puis de *Leptocylindrus danicus* ; un très petit nombre d'individus de cette espèce a été observé cette année, par suite du manque de prélèvements avant le 20 août 76 et après le 4 juillet 77 .

On remarque la présence de nombreuses espèces communes en Manche {LANGLET (1962), GRALL et JACQUES (1964), HENDEY (1964,1974), GRALL (1972)} et en Mer du Nord {LOUIS et CLARYSSE (1971), DELESALLE (1973), LOUIS,PETES,RAMBOER et VANDERVEKEN (1974)} . On en retrouve un grand nombre depuis le Fjord de Trondheim (Mer de Norvège) (SAKSAUG et MYKLESTAD, 1973) jusqu'à la Baie du Lévrier et au Banc d'Arguin (Mauritanie) (REYSSAC,1973-1974), en passant par la Méditerranée {(BLANC,LEVEAU,BONIN et LAUREC (1972), TRAVERS (1973)} .

2-3- Quelques traits de l'écologie de plusieurs espèces de Diatomées

Certaines espèces sont présentes presque toute l'année . C'est le cas d'*Asterionella japonica*, *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?), *Fragilaria* spp. (moins abondante en 76-77 qu'en 74-75), *Thalassiosira levanderi*, *Skeletonema costatum* . D'autres sont beaucoup plus localisées dans le temps . C'est le cas de plusieurs espèces de *Chaetoceros* rencontrées en août (ces espèces n'ont pu être déterminées . La petite taille de beaucoup de *Chaetoceros*, leur disposition sur le fond de cuve, le manque d'épines parfois, rendent difficile leur détermination . De plus, il n'est pas toujours possible de différencier deux espèces qui se ressemblent ; c'est le cas notamment de *Chaetoceros curvisetum* et *Ch. debile* qui ont été dénombrées ensemble, de *Chaetoceros sociale* qui pourrait être confondue avec *Chaetoceros radians* . *Paralia sulcata*, *Thalassionema nitzschioïdes* et *Fragilaria* spp. en 76-77, présentent une tendance hivernale . Au printemps, la succession généralement observée et que nous avons retrouvée à Gravelines est : *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira decipiens*, *Th. nordenskioldii* . (Il se pose pour le genre *Thalassiosira* le même problème que pour le genre *Chaetoceros*, celui de la détermination des individus . Il est probable que le nombre de cellules de *Thalassiosira decipiens* est supérieur à celui qui est reporté dans la figure III.10.) . Nous n'avons pas rencontré à Gravelines les pourcentages très importants de *Sk. costatum* qui marquent généralement le début du développement printanier, bien que ce pourcentage de dominance dépasse 30% en 77 . A Banyuls, JACQUES (1969), en a relevé plus de 5 millions/litre au printemps 1967 . Cependant, le nombre de cellules par litre (200.000 ϵ /l à Gravelines en février 77) est supérieur à celui qu'a trouvé GRALL à Roscoff (plus de 10.000 ϵ /l) ; il est légèrement inférieur à celui qu'ont relevé NEVEUX, FIALA, JACQUES et PANOUSE (1973) à Banuyls en janvier 1974 : 250.000 ϵ /l . Cette espèce se développe mieux en milieu portuaire, plus calme : elle peut représenter plus de 90% de la population à Marseille (PATRITI, 1976) et à Dunkerque (observations personnelles : à Dunkerque, elle constitue 92% du microplancton les 4 et 10 mars 1977, dans le port, non loin de la Centrale thermique E.d.F). La station de prélèvement, ^{de DUNKERQUE} située près de l'écluse Ch. de Gaulle, ^{est} celle où BRYLINSKI fait l'étude du zooplancton dans le cadre du contrat E.d.F.-Université des Sciences et Techniques de Lille, n° 650.714 . A la fin du printemps et au début de l'été, ce sont les espèces du genre *Rhizosolenia* qui se succèdent : *Rhizosolenia delicatula* (qui apparaît dès avril en 77), puis *Rh. shrubsolei*, *Rh. stolterfothii* et enfin *Rh. pungens*, (*) ces deux dernières présentant une tendance plus estivale .

(*) La majorité des cellules qui ont été recensées sous le nom de *Rhizosolenia setigera* semblent être plutôt des *Rhizosolenia pungens* .

La plupart des espèces que nous avons rencontrées sont des espèces côtières . Le nombre d'espèces de Diatomées centriques est supérieur à celui des Diatomées pennées, le nombre total d'espèces variant peu :

	Nombre d'espèces			pourcentage des principales espèces par rapport au nombre total de cellules de microplancton		
	Centriques	Pennées	Total	Centriques	Pennées	C/P
20.08.76	34	16	50	55,4	33,4	1,7
20.09.76	52	16	68	60,2	14,7	4,1
18.10.76	48	14	62	76,5	14,9	5,1
18.11.76	36	15	51	57,1	25,7	2,2
17.12.76	24	7	31(*)	53,6	35,6	1,5
7.01.77	36	19	55	28,7	46,4	0,6
17.01.77	40	22	62	53,9	29,9	1,8
15.02.77	33	17	50	76,1	13,1	5,8
19.03.77	37	14	51	84,8	7,1	11,9
12.04.77	33	17	50	43,8	27,5	1,6
14.05.77	29	19	48	23,2	43,1	0,5
9.06.77	29	20	49	42,3	24,8	1,7
4.07.77	33	14	47	58,3	30,7	1,9

(*) Comptage effectué sur une seule station, d'où le faible nombre d'espèces .

Le pourcentage de Diatomées centriques est généralement supérieur à celui des Diatomées pennées . Le rapport C/P est très élevé au début du printemps, il est faible en janvier et en mai . Nous verrons dans un paragraphe ultérieur que ce rapport est en relation avec le développement des populations .

Beaucoup d'espèces sont néritiques . Parmi les quelques espèces benthiques, on peut citer *Rhaphoneis amphiceros* et *Diploneis* sp., parmi les espèces océaniques *Chaetoceros decipiens*, *Chaetoceros densum* .

On retrouve certaines espèces aussi bien dans les eaux froides et dessalées de la Mer de Beaufort (FOY et HSIAO, 1976) que dans les eaux plus chaudes et plus salées de Madagascar (SOURNIA, 1968) : *Chaetoceros decipiens*, *Nitzschia closterium*, *Nitzschia seriata*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioïdes* .

Les caractéristiques des espèces principales sont les suivantes :

<i>Asterionella japonica</i> n.C.	
<i>Chaetoceros curvisetum</i> n.C.	
<i>Chaetoceros debile</i> n.F.T.	
<i>Chaetoceros sociale</i> n.T.	
<i>Fragilaria</i> spp. n.	b : benthique
<i>Nitzschia closterium</i> n.C.	n : néritique
<i>Nitzschia delicatissima</i> n.C.	C : cosmopolite
<i>Nitzschia seriata</i> n.T.F.	T : tempérée
<i>Paralia sulcata</i> b.F.T.	F : froide

Rhizosolenia delicatula n.T.
Rhizosolenia shrubsolei n.F.T.
Rhizosolenia stolterfothii n.C.
Skeletonema costatum n.C.
Thalassionema nitzschioides n.C.
Thalassiosira decipiens T.
Thalassiosira nordenskioldii n.F.
Thalassiosira rotula F.

On ne distingue pas en 76-77 de distribution spatiale aussi nette qu'en 74-75 . On retrouve l'antagonisme déjà remarqué entre deux espèces dominantes : *Chaetoceros curvisetum* + *debile* et *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?) en mars (fig. III.11)

2-4- Chlorophycées

Les chlorophycées que nous avons rencontrées à Gravelines sont des espèces d'eau douce . Le genre principal est le genre *Scenedesmus*, représenté par au moins 5 espèces . L'espèce que nous avons appelé Chlorophycée SP_I ressemble à *Synura uvella*, mais nous n'avons pu la déterminer avec précision ; elle est très fréquente, surtout en septembre et en juin . C'est au printemps que les chlorophycées sont les plus nombreuses .

La distribution du genre *Scenedesmus* est telle qu'il est plus important à la côte et pratiquement absent au large. Son pourcentage diminue quand la salinité augmente (Fig, III.12.) ce qui confirme son origine terrestre .

D'après LOUIS et Coll. (1974) "la présence de ces espèces en milieu néritique" .. ne peut " s'expliquer que par une résistance insoupçonnée au milieu marin " .

2-5- Silicoflagellés

Nous avons trouvé essentiellement *Dictyocha speculum*, assez rare à l'état vivant . Le plus souvent il ne reste que les squelettes (plus abondants en automne) . D'après MARSHALL (1976), les silicoflagellés sont bien représentés dans les eaux néritiques et pélagiques de la côte est des Etats Unis où ils préfèrent des eaux froides (0 à 10°C) .

2-6- Dinoflagellés

Nous avons observé 35 espèces de Dinoflagellés appartenant à 15 genres différents . Ils représentent rarement plus de 1% du microplancton (cf.paragraphe II-C-2) . Leur importance augmente en automne et surtout au printemps (jusqu'à 13,6% en mai 1975) . La plupart d'entre eux sont photosynthétiques , la majorité des espèces du genre *Peridinium* faisant exception. Celles-ci sont hétérotrophes et semblent trouver leur nourriture au niveau des matières organiques dissoutes (DODGE et HART-JONES,1974) .

Le genre que l'on retrouve le plus souvent est le genre *Peridinium*, suivi du genre *Gymnodinium*, puis du genre *Prorocentrum* . Le genre *Gymnodinium* est responsable de l'augmentation des Dinoflagellés au printemps . On est cependant très loin d'observer les concentrations de 900.000

cellules/litre relevées par REYSSAC (1974) au Banc d'Arguin. Les conditions du milieu (eaux froides et agitées) ne lui sont pas favorables .

On remarque en août et septembre 1976 la présence du genre *Ceratium*, non identifié en 74-75 . Il comprend ici deux espèces néritiques : *Ceratium furca* et *Ceratium tripos*, présentes en toutes saisons sur la côte sud-ouest des Etats-Unis où la température varie de 13 à 28°C (MARSHALL, 1971) . C'est peut-être l'élévation de température en 76-77 par rapport à 74-75 qui est la cause de leur présence . Ceci reste à vérifier . Les travaux de REID (1977) de 1958 à 1974, montrent que *Ceratium sp.* a nettement augmenté dans le sud de la Mer du Nord depuis 1968, tandis que le nombre de Diatomées a diminué .

La répartition des *Gymnodinium sp.* (Fig. III.13.) traduit une augmentation vers le large . Ceci est conforme à ce qu'avait trouvé MARSHALL (1976) sur la côte est des Etats-Unis, où le nombre des espèces de Péridiniens s'accroît légèrement vers le large . Les concentrations de Diatomées au contraire y sont plus élevées à la côte . Ces gradients sont bien visibles à Gravelines (Fig. III.14 et III.15.) . MOMMAERTS (1972) estime que les Diatomées dominent dans les zones voisines des côtes, et que les petits Dinoflagellés tiennent une plus grande part dans la production primaire aux stations plus éloignées .

Il faut remarquer une poussée de *Noctiluca miliaris* en juin et juillet . Ces Péridiniens de grande taille ne sont pas photosynthétiques ; l'examen du contenu de leurs vacuoles montre qu'ils absorbent des *Rhizosolenia stolterfothii* . KESSELER (1966) {in GRALL (1972)}, a mis en évidence le fait que la densité des *Noctiluca* est inférieure à celle de l'eau de mer, d'où leur présence dans les couches très superficielles (*) . Ceci permet d'expliquer le phénomène de coloration très nette observé dans les zones portuaires (Calais, Dunkerque), comparable aux "eaux rouges" . Cependant, parmi les espèces identifiées aucune ne semble avoir, dans les conditions actuelles, la toxicité reconnue à *Gymnodinium breve* sur la côte ouest de Floride (ENG-WILMOT, HITCHCOCK et MARTIN, 1977) . D'après les expériences de ces auteurs, ce Péridinien que nous n'avons pas rencontré à Gravelines et qui n'est pas cité dans les relevés en Mer du Nord {PAULSEN (1908), DODGE et HART-JONES (1974), DREBES (1974)} et en Manche {GRALL (1972), RYCKAERT (1976)}, se développe bien de 17 à 30 °C, avec un optimum de croissance à 22°C . Parmi les organismes responsables d'"eaux rouges", on peut citer : *Gymnodinium sp.*, *Cochlodinium sp.*, *Prorocentrum micans*, *Gonyaulax polyedra* (WILLIAMS et EPPLEY, 1967, in BOUGIS, 1974) . Le plus souvent, ce sont des Péridiniens qui sont à l'origine de ce phénomène, mais des Diatomées sont également en cause : *Asterionella japonica* (SUBBA RAO, 1969, in BOUGIS, 1974) et *Chaetoceros sp.* (FUDGE, 1977) .

(*) Il n'est pas possible de dénombrer ces organismes avec la méthode que nous utilisons pour prélever le microplankton . Ce comptage sera fait par l'équipe zooplankton du C.O.B. à partir des prélèvements réalisés au filet pour l'étude du zooplankton .

2-7- Nanoplancton

Il est assez difficile (et parfois même impossible) de dénombrer le nanoplancton par suite de la turbidité importante des échantillons . De plus, une partie du nanoplancton ne supporte pas la fixation au formol. (Cependant, l'analyse étant généralement faite dans le mois qui suit la campagne, la destruction des cellules est probablement réduite au minimum) . C'est pourquoi les chiffres qui figurent dans les tableaux III.1 à III.15, III.17 à III.23 sont des données indicatrices ; le nombre de cellules est certainement souvent supérieur à celui que nous avons estimé .

Le cycle du nanoplancton présente deux maxima : l'un en octobre et l'autre en mai (Fig.III.16,17). Ces périodes d'abondance sont beaucoup plus restreintes que celles qu'ont observé GRALL (1972) à Roscoff et JACQUES (1968) à Banyuls . (A Roscoff, elles s'étendent de septembre à décembre et de mai à août ; à Banyuls, d'octobre à février, le pic estival étant réduit à mai) .

La densité du nanoplancton diminue généralement vers le large et vers le fond , (Fig.III.17,18,19) ce qui est conforme aux travaux de JACQUES (1968). Cependant, il n'existe pas de relation bien établie entre le nombre de nanoplancton et la distance ou la profondeur (cf.matrices de corrélations, tableaux III.24 à 30. Sa répartition comparée avec celle de la salinité (Fig. II.48) , conduit à penser qu'un grand nombre de cellules d'eau douce entrent dans sa composition au voisinage de la côte (G.23 M₃, G.23 M_I) .

La majorité des composants du nanoplancton sont des flagellés autotrophes, que nous n'avons pu déterminer . Ceci semble généralement être le cas en Mer du Nord {MOMMAERTS (1973), STEYAERT et VAN BEVEREN (1972), in JO PODAMO (1973)} en Manche {ATKINS (1945), KNIGHT-JONES et WALNE (1951), in GRALL (1972)} et en Méditerranée {(JACQUES, 1968)} .

Le flagellé *Phaeocystis* sp. tient une place importante dans le nanoplancton quand il est présent . En effet, sa présence est limitée à quelques mois par an : avril, mai et juillet 1975, mars, avril 1977 . Nous en avons observé quelques cellules en octobre 1977, ce qui constitue peut-être l'indice d'un développement non relevé entre deux campagnes . Ces flagellés Chrysomonadines, unis par une gangue gélatineuse, atteignent des concentrations élevées : 80.000 μ /cm³ en juillet 75 . Leur développement est tel qu'ils colmatent les filets et rendent toute filtration impossible quand ils sont en décomposition (mai 77) . SAKSHAUG et MYKLESTAD en ont observé plus de 10⁶ μ /litre en 1971 dans le Fjord de Trondheim (Norvège) . KENHINGTON (1970) signale des "bloom" de *Phaeocystis pouchettii* en été et en automne dans le Détroit de Menai . D'après BOUGIS (1974) il est abondant dans les mers froides .

Le nanoplancton tient souvent une place importante dans le phytoplancton, ce qu'a observé MOMMAERTS (1973) en Mer du Nord . Après leurs travaux dans la Baie de Chesapeake

MCCARTHY, TAYLOR et LOFTUS (1974) estiment que les planctontes de taille inférieure à 10μ sont responsables d'en moyenne 81,3% de la production de chlorophylle a (de 45,4% à 96,5% selon les stations et les niveaux) et de 94% de la productivité. MOMMAERTS (1972) ayant établi le rapport production/biomasse {capacité photosynthétique maximale (estimée par la méthode du ^{14}C en lumière saturante) / quantité de pigments photosynthétiques} pense que le nanoplancton est au moins deux fois plus productif que le microplancton. Cependant, d'après l'étude de GRALL (1972) à Roscoff et les conclusions de JO PODAMO (1973) en Mer du Nord, sa présence ne peut expliquer plus de 50% de la production totale.

3- Pigments photosynthétiques - Production primaire

L'étude systématique du phytoplancton permet de définir la succession des espèces au cours du temps ; elle conduit à une estimation quantitative des populations en permettant de chiffrer le nombre de cellules pour un certain volume d'eau. Mais elle ne rend pas compte de la capacité de photosynthèse globale du phytoplancton. En effet, la taille des cellules varie énormément d'une espèce à l'autre, et même d'un individu à l'autre à l'intérieur d'une même espèce (la taille des cellules varie de quelques microns à 400μ ; elle est le plus souvent comprise entre 20 et 200μ). On peut également faire cette remarque à propos du nombre et de la taille des chloroplastes. Selon HARVEY (1950), le rapport chlorophylle-matière organique est différent selon les espèces ; pourtant, si l'on considère l'ensemble du phytoplancton, ces différences tendent à s'annuler. Le dosage de la chlorophylle a conduit donc à une approximation de la quantité de matière organique. De plus, cette méthode d'estimation de la richesse phytoplanctonique, outre sa rapidité, présente l'avantage d'éliminer partiellement les causes d'erreur dues à la distribution hétérogène des populations, le volume d'eau échantillonné étant plus important.

3-I- Relation chlorophylle a - microplancton

D'après l'observation du diagramme de dispersion chlorophylle a-microplancton, tracé à partir des données de 1976-1977 (Fig. III.20.), il semble exister une relation entre ces deux paramètres. Le calcul montre en effet qu'ils sont liés par une relation logarithmique de la forme $y = a \log x + b$ {chl.a = $1,86 \times \log$ (nombre de cellules/cc de microplancton) - 7,47, significative à 99%}. Son coefficient de corrélation ($r=0,74$) est supérieur à celui de la relation qui avait été établie pour 74-75 ($r=0,67$) à partir des données des campagnes sans *Phaeocystis*. La pente de la droite est plus élevée quand on tient compte des *Phaeocystis* (en 74-75, elle valait 1,39).

La relation, valable au niveau d'un cycle annuel, ne l'est plus quand on considère chaque campagne séparément. L'examen des matrices de corrélations (tableaux III.24 à III.30) montre qu'il existe bien une relation linéaire significative à 99% entre le taux de chlorophylle et le logarithme du (nombre de cellules + 1) de microplancton en février 77 ($r=0,560$), avril 77 ($r=0,533$), juillet 77 ($r=0,523$) et significative à 95% en juin 77 ($r=0,459$), mais les coefficients de corrélations sont faibles.

Le coefficient de corrélation de la relation chlorophylle-nanoplancton est souvent faible, et même parfois négatif. Il semble donc que la quantité de chlorophylle soit plutôt due à la présence des Diatomées qu'à celle du nanoplancton. Les difficultés que nous avons rencontrées lors de l'estimation du nombre de nanoplanctontes conduisent à considérer ce résultat comme une hypothèse et non comme une certitude. On remarque une exception en avril : à cette date, le coefficient de la relation chlorophylle-nanoplancton ($r=0,727$) est en effet plus élevé que celui de la relation chlorophylle-microplancton ($r=0,533$). A cette époque le nombre de nanoplanctontes est relativement important (quoique loin de son maximum) (Fig. III.16), tandis que celui des Diatomées est assez faible (Fig. III.3.). Mais les *Phaeocystis* sont abondants. Ces organismes paraissent donc être pauvres en chlorophylle, ce qui n'est qu'une apparence, due à ce que la taille des cellules de *Phaeocystis* est très petite, comparée à celle des Diatomées. Nous verrons dans le prochain paragraphe que les *Phaeocystis* sont en partie responsables du maximum printanier.

3-2- Variations temporelles

a-Chlorophylle a

Les variations de la chlorophylle a dans le temps (Fig. III.21) suivent assez fidèlement celles du microplancton (Fig. III.3), ce qui vient confirmer la relation établie au paragraphe précédent. Comme en 74-75, le maximum de chlorophylle correspond à la poussée de *Phaeocystis*. La faible teneur en chlorophylle comparée au nombre élevé de cellules en août tient à ce que l'essentiel de la population est composé de *Chaetoceros* et d'*Asterionella japonica*, cellules de petite taille. Nous avons déjà observé ce phénomène en 1975. De même, en février 1977 le taux^{de} chlorophylle reste stable tandis que le nombre de cellules augmente : à cette époque *Thalassiosira levanderi* et *Skeletonema costatum* représentent 60% du microplancton. Malgré la présence de nombreux *Phaeocystis* en avril 1977, la quantité de chlorophylle est légèrement inférieure à celle de mars : d'une part, cette époque est marquée par une faible quantité de Diatomées ; d'autre part, la taille des cellules^{de} *Phaeocystis* est très petite. Le grand nombre de *Noctiluca* dans la couche superficielle en juin 75 et 77 constitue un obstacle à la pénétration de la lumière dans la masse d'eau. C'est une des causes de la pauvreté phytoplanctonique à cette époque, à laquelle il faut ajouter le "broutage" par le zooplancton.

Le maximum de chlorophylle de mars se situe aux environs de 12 $\mu\text{g}/\text{l}$ (moyenne de la campagne) en 74-75 et 76-77 (Fig. III.21). En 74-75 le nombre de *Phaeocystis* était beaucoup plus élevé (jusqu'à 80.000 ϕ/cm^3 en juillet 75, contre 30.000 ϕ/cm^3 en avril 77), d'où sans doute les 15 $\mu\text{g}/\text{l}$ de chlorophylle observés en mai et juillet 75 (contre 12 $\mu\text{g}/\text{l}$ en avril 77).

Les concentrations de chlorophylle a rencontrées à Gravelines sont élevées par rapport à celles que citent

GRALL et JACQUES (1964) (*), LEFEVRE-LEHOERFF (1972), GRALL (1974) et HOUVENAGHEL (1975) en Manche . Mais elles sont comparables avec celles qu'a observé RIAUX (1977) : le taux de chlorophylle a atteint 30 μ g/l dans l'estuaire de la Penzé en juin-juillet 76 et 10 μ g/l en juin 75 . Elles sont proches de celles relevées à proximité de la côte en Mer du Nord par STEYAERT-PLANCKE et LANCELOT- VAN BEVEREN (1973) .

b-Phéopigments

Les phéopigments résultant de la dégradation de la chlorophylle, leur étude permet d'évaluer l'importance des populations phytoplanctoniques en décomposition . Comme en 74-75, le maximum se situe en janvier (Fig.III.22.) alors que le taux de chlorophylle est encore faible . On observe en mars-avril les valeurs minimales, en même temps que les plus fortes teneurs en chlorophylle .

Ce cycle est moins visible à la station Aa, où les phéopigments atteignent 12 μ g/l en novembre . C'est à cette époque que nous y avons prélevé l'eau la plus dessalée . Il y aurait eu apport de phéopigments à partir de la décomposition de végétaux terrestres dans les eaux de l'Aa .

La comparaison des taux de phéopigments en 74-75 et 76-77 montre qu'ils étaient supérieurs en 74-75 . L'utilisation des filtres en fibre de verre amoindrit les troubles après acidification de l'extrait acétonique lors du dosage au spectrophotomètre : cette technique améliore donc notablement la fiabilité des résultats de cette deuxième année d'étude . Si l'on ne considère que les résultats de 76-77, ceux-ci sont comparables avec les valeurs que donnent RIAUX (1977) dans l'estuaire de la Penzé et STEYAERT-PLANCKE et LANCELOT-VAN BEVEREN (1973) dans la partie côtière de la Mer du Nord .

3-3- Variations spatiales

a-Chlorophylle a

La distribution verticale de la chlorophylle n'est pas toujours régulière . Il semble cependant qu'elle tende à augmenter vers le fond (Fig.III.23, 24, 25) où les cellules récemment déposées seraient remises en suspension par les mouvements de l'eau . Ceci est particulièrement visible le 17 janvier (Fig.III.23 et II.56) et en février (Fig. III.24 et II.57).

La distribution horizontale de la chlorophylle est beaucoup plus nette ; elle se traduit par une diminution vers le large (Fig.III.24,III.25). D'ailleurs la relation chlorophylle distance (cf.matrices de corrélations,tableaux III.24àIII.30) est presque toujours significative : à 99% en août ($r=-0,807$), septembre ($r=-0,647$), novembre ($r=-0,869$), février ($r=-0,697$), juin ($r=-0,703$) et à 95% en juillet ($r=-0,737$) . En avril, le gradient est perturbé par de fortes valeurs au niveau du fond (Fig.III.25), d'où l'absence de corrélation significative

(*) La teneur moyenne annuelle de chlorophylle a à Roscoff est de 0,76 mg/m³ ; à Gravelines, elle est de 5,36 μ g/l en 76-77 .

Les teneurs en chlorophylle sont plus faibles au point Hors-Zone qu'en face de la centrale (Fig. III.23 et III.21), et plus élevées au niveau de l'Aa (Fig. III.21), particulièrement lors du maximum de mars-avril. Cette situation est générale en milieu côtier où les apports de sels nutritifs par les eaux douces permettent un développement important du phytoplancton (cf. paragraphe II-C-5); c'est notamment le cas en Mer du Nord où ont travaillé HOUVENHAGHEL, STEYAERT et VAN BEVERE (1971), MOMMAERTS (1972), STEYAERT-PLANCKE(*). HOUVENHAGHEL et Coll. divisent la Mer du Nord en deux zones: une partie côtière où la teneur en chlorophylle dépasse 3mg/m^3 , et une partie du large où elle est inférieure à 3mg/m^3 , la limite entre les deux zones étant une parallèle à la côte, à environ 20 miles de celle-ci.

b-Phéopigments

Les variations des phéopigments sur la hauteur de la colonne d'eau sont irrégulières (Fig. III.26, 27, 28), quoiqu'ils tendent parfois à augmenter vers le fond. C'est en particulier le cas en septembre, où la relation phéopigments-profondeur est significative à 99% ($r = 0,600$). En février, la remise en suspension des particules déposées sur le substrat au point M_3 est à l'origine d'un enrichissement en phéopigments (Fig. III.28 et II.57).

D'après les figures III.27 et III.28 les phéopigments diminuent vers le large. Cependant, leur distribution irrégulière empêche l'existence d'une relation phéopigments-distance. On ne trouve une telle relation qu'en août (significative à 99%, $r = -0,787$), (tableaux III.24 à III.30).

3-4- Production primaire

La chlorophylle contenue dans les cellules n'est pas toujours une chlorophylle active. D'autre part, l'énergie lumineuse est utilisée avec un meilleur rendement dans les petits chloroplastes; l'ombre créée par les chloroplastes eux-mêmes dans les grandes cellules diminue ce rendement. Les travaux de TAGUCHI (1976) montrent que les cellules à rapport surface/volume élevé ont un taux de production (en lumière saturante) plus important. La production varie également avec les conditions d'environnement. Nous avons donc complété l'étude de la biomasse par celle de la production de matière organique par la méthode du ^{14}C .

a-Variations temporelles

Les variations de la production primaire (Fig. III.29) sont semblables à celles du microplancton (Fig. III.3) et de la chlorophylle (Fig. III.21). Bien que le taux de chlorophylle soit relativement faible en août par rapport au nombre élevé de cellules, la production primaire atteint en M_3 $98\text{ mgC/m}^3/\text{h}$. La petite taille des cellules en serait la cause (cf. paragraphes II-C-3-I et II-C-3-2a). Il en est de même en février. La température élevée du mois d'août semble stimuler la production. En mars-avril, le taux important de chlorophylle fait penser que la production est à son maximum. Toutefois, ceci n'apparaît pas dans les mesures de radio-activité, pour plusieurs raisons l'intensité lumineuse à

(*) et LANCELOT VAN BEVEREN (1973)

l'intérieur de l'incubateur était très réduite (les 4 tubes fluorescents inférieurs étant en panne). De plus, en mars, la température de l'eau était peu élevée et la taille des cellules ayant augmenté, leur production a du diminuer ; en avril, c'est le nombre de Diatomées qui a diminué. Enfin, les *Phaeocystis* possèdent une gangue gélatineuse, ce qui réduit l'intensité lumineuse utilisable pour la photosynthèse, spécialement en avril où ces organismes sont plus nombreux. Il est à craindre également que les mesures de radioactivité ne soient faussées par la présence de ces gangues gélatineuses sur les filtres ()

La productivité des échantillons placés à l'obscurité est négligeable par rapport à celles des flacons exposés à la lumière artificielle .

D'après les travaux de JO PODAMO (1973), la production primaire au voisinage de la côte de la Mer du Nord a varié en 1971 de 4 à beaucoup plus de 35 mgC/m³/h. Celle de Gravelines semble se situer dans les mêmes limites .

A partir de filtrations sur maille de 45 à 25 μ , ces auteurs ont montré que la production due au nanoplancton est plus importante que celle due au microplancton au delà d'une distance de 30 km à partir de la côte . A Gravelines, la production primaire ne paraît pas être liée plus spécialement au microplancton ou au nanoplancton . Les coefficients des relations production-microplancton et production-nanoplancton {à partir du logarithme du (nombre de cellules+1)} (tableaux III.24 à III.30) sont souvent faibles . On observe une exception en septembre où la relation production-microplancton est significative à 99% ($r = 0,749$) . En avril, les coefficients des relations production-microplancton et production-nanoplancton ($r = 0,772$), significatives à 95%, sont voisins : microplancton et nanoplancton interviennent pour une même part dans la production primaire . Pourtant, si l'on considère les relations production-microplancton et production-nanoplancton sur l'ensemble des campagnes de 1976-1977 (sauf G.20, G.21 et G.22), il apparaît qu'il existe une relation satisfaisante (significative à 99%) dans le 1^o cas : production (mgC/m³/h) = 30,549 log (nombre de cellules de microplancton+1) - 67,672 ($r = 0,796$) . Par contre, on n'observe pas de relation entre la production et le nanoplancton ($r = 0,04$) .

b-Variations spatiales

Les variations de la production primaire en fonction de la profondeur, comme celles du microplancton et de la chlorophylle a sont irrégulières (Fig.III.30.) . La forte production du 12 avril au niveau du fond est liée à un taux de chlorophylle élevé en M₃ (Fig. III.25) . Il en est de même au point Hors-Zone le 7 janvier .

La production primaire est plus faible au point Hors-Zone (Fig. III.29), bien que la lumière y soit moins atténuée

(*) C'est encore le cas en mai : les cellules de *Phaeocystis* ne sont plus vivantes, mais il reste beaucoup de gangues en décomposition dans les prélèvements .

(Fig. II.31) . Les sels nutritifs ne sont plus assez abondants pour permettre la croissance d'un nombre de cellules aussi élevé qu'à la côte . Elle y est cependant plus importante en juillet, ainsi que le microplancton et la chlorophylle . Les teneurs en sels nutritifs ne sont pas à l'origine de ce phénomène (tableau II.17) . Le vent, venant du nord-est ce jour là, a sans doute amené au point Hors-Zone une eau qui s'est enrichie en chlorophylle au niveau de l'Aa, mais dont les sels nutritifs se sont appauvris par dilution et consommation .

C'est souvent à la station Aa que la production primaire est plus élevée, spécialement en avril .

Il y a donc à Gravelines une bonne corrélation entre le phytoplancton, la chlorophylle et la production primaire, avec un gradient décroissant de l'Aa à la radiale, et vers le large (point Hors-Zone) .

4- Indices de diversité et de production - Cycle phytoplanctonique

4-I- Indices de diversité spécifique

Nous n'avons tenu compte dans le calcul des indices de diversité spécifique que du microplancton . En effet, le nanoplancton n'a fait l'objet d'aucune détermination, et de plus, les résultats qui le concernent sont assez incertains . Indice de diversité et équitabilité (E) (Fig. III.31, 32) présentent des variations semblables .

D'après MARGALEFF on peut diviser la succession des populations phytoplanctoniques marines en 3 stades : le premier intervient après un événement important, voire catastrophique du milieu ; il est caractérisé par des cellules de petite taille à rapport surface-volume élevé, à production importante . Au 2° stade se manifeste une grande diversification des espèces . Le 3° stade est marqué par la pauvreté du plancton alliée à une forte diversification .

A Gravelines, la diversité est certainement plus élevée en août que celle que nous avons calculée : l'appellation *Chaetoceros spp.* recouvre en fait 4 ou 5 espèces non déterminées . La diversité augmente en automne pour atteindre son maximum en janvier . C'est en mars que la diversité est minimale bien que la nouvelle population soit déjà apparue en février, population qui disparaîtra assez vite sous l'effet des *Phaeocystis*, en avril . L'influence de ces organismes n'est pas visible sur la diversité : nous avons fait les calculs sans en tenir compte . Une troisième population fait son apparition en mai ; sa diversité augmente jusqu'en juin où les Diatomées sont remplacées par les *Noctiluca* . En juillet H a de nouveau diminué, signifiant l'apparition d'une 4° population . On retrouve donc en 1976-1977 la même allure générale qu'en 1974-1975 : maxima en hiver et au début de l'été, minimum au printemps (Fig. III.33) .

Les variations de l'équitabilité au sein de la masse d'eau (Fig. III.34, 35), sont semblables à celles de l'indice

de diversité (Fig.III.36,III.37). Il y a exception en avril où elles sont inverses au voisinage du fond . On remarque une augmentation possible de la diversité et de l'équitabilité quand les particules déposées sur le substrat sont remises en suspension, ce qui se produit au point M₃ en février (Fig.III.34, II.57) . L'équitabilité est toujours plus élevée au point Hors-Zone que sur la radiale (Fig.III.31, III.32). L'indice de diversité a des limites de variations plus restreintes au point Hors-Zone qu'au niveau de la radiale . L'augmentation de E vers le large n'est pas toujours visible au niveau des points C, M et L (Fig.III.34,III.35) . Les matrices de corrélations (tableaux III.24 à 30) ne donnent un coefficient de corrélation valable pour la relation équitabilité-distance qu'au mois d'août ($r = 0,761$; significative à 99%). Les autres coefficients sont faibles et parfois même négatifs. Il en est de même pour la relation équitabilité-profondeur .

L'indice de diversité calculé à Gravelines varie en moyenne de 2,3 à 4,3 bits. Il est élevé par rapport aux valeurs que donne MARGALEF (1974) : 1 à 2,5 bits à la côte, 3,5 à 4,5 bits pour les eaux océaniques . En Mer du Nord, où il est généralement plus élevé au large qu'à la côte sauf au voisinage des estuaires (MOMMAERTS, 1972), H varie de 0,3 à 4,4^{bits} selon la position des stations* (STEYAERT-PLANCKE et LANCELOT-VAN BEVEREN, 1973) . L'indice le plus faible que nous avons relevé à Gravelines en 1974-1975 et 1976-1977 est 2,0 bits (si l'on excepte G.13 dont les valeurs sont inférieures aux valeurs réelles) . Il se situe généralement entre 2,5 et 3,5 bits en 1974-1975, entre 3 et 4 bits en 1976-1977 .

4-2- Indice de diversité pigmentaire

L'indice de diversité pigmentaire

$$\frac{\text{densité optique à 430 nm}}{\text{densité optique à 663 nm}}$$

traduit l'état physiologique des populations .

663nm représente la longueur d'onde d'un des pics d'absorption spécifique de la chlorophylle a . 430 nm correspond à l'absorption maximale de plusieurs pigments accessoires dans la photosynthèse, dont les caroténoïdes . Le rapport $\frac{D.O. 430}{D.O. 663}$ est faible chez des populations en début de développement, fortement productrices de chlorophylle a (la chlorophylle a augmente plus vite que les autres pigments dans des conditions de photosynthèse favorables) . L'indice augmente en fin de développement . Les caroténoïdes entrant dans la composition des Dinoflagellés et du zooplancton, l'usage de cet indice est assez délicat .

On observe à Gravelines la même variation pour l'indice pigmentaire que pour la chlorophylle a à la fin de l'été, puis des variations inverses (Fig.III.38, 21) . L'indice est élevé à la fin du mois d'août, surtout au point Hors-Zone, alors que la chlorophylle a y est nettement inférieure . Le zooplancton semble dominer à cette époque, tout en étant plus abondant au large . L'indice accuse une nouvelle hausse en

(*) et la saison

novembre avant de diminuer progressivement jusqu'à la fin de l'hiver . C'est en mars qu'on observe la valeur minimale alors que le phytoplancton printanier est en plein développement . Au déclin de celui-ci correspond un indice égal à 5, qui baisse en juillet tandis que la chlorophylle augmente.

La diversité des facteurs qui entrent en jeu dans la détermination de l'indice pigmentaire conduit à une répartition inégale de celui-ci dans la masse d'eau (Fig. III.39,40,41 matrices de corrélations : tableaux III.24 à 30).

Théoriquement la corrélation entre l'indice de diversité spécifique et l'indice de diversité pigmentaire est forte . A Gravelines, nous n'avons jamais trouvé de relations entre les deux, ni à l'échelle du cycle annuel, ni à l'échelle d'une campagne . Ceci prouve la grande instabilité du phytoplancton dont l'évolution est très rapide, d'une part, et l'intervention^{de} facteurs tels que le zooplancton et les particules organiques, d'autre part .

4-3- Indice production/biomasse

A partir des données de production primaire et de chlorophylle a nous avons calculé l'indice production/biomasse (P/B) (tableau III.16) :

$$\frac{\text{production primaire (mgC/m}^3\text{/h)}}{\text{chlorophylle a (mg/m}^3\text{)}}$$

Ce rapport permet d'évaluer l'état physiologique des populations, qui, pour une même biomasse, peuvent être plus ou moins productives .

Très élevé en août (Fig. III.42), l'indice P/B traduit le bon état de la population, alors très productive . Elle l'est moins en octobre et en juillet, et ne l'est plus en hiver . Les incertitudes sur les mesures de production primaire en mars-avril-mai ne permettent pas de tirer de conclusion à cette époque . L'indice P/B est plus élevé en été : l'augmentation de l'éclairement et de la température semblent provoquer un accroissement de la productivité du phytoplancton

L'indice P/B suit les mêmes variations et présente à peu près les mêmes valeurs au large et dans le reste de la masse d'eau . Il est pourtant plus faible au large à la fin de l'été . La dessalure de l'eau (Fig. III.20) au point Aa en mai semble y limiter la productivité . Il arrive souvent que le rapport P/B soit plus élevé en M₃ qu'en M₁, la différence étant parfois assez importante (cf. tableau III.16).

Nous avons tracé la diagramme de dispersion de la production en fonction de la biomasse pour toutes les campagnes (Fig. III.43). Il existe une relation linéaire entre ces deux paramètres, significative à 99% (r= 0,837) :

$$\text{production (mgC/m}^3\text{/h)} = 7,37 \text{ biomasse (mgChla/m}^3\text{)} - 14,94$$

Pour les calculs nous n'avons pas tenu compte des valeurs de G.20, G.21 et G.22 (mars-avril-mai) qui sont sous-estimées ; nous avons retenu pour G.23 (juin) la valeur qui nous a semblé la plus probable . D'après les matrices de corrélations

linéaires (tableaux III.24 à 30) il n'y a pas de relation pour toutes les campagnes. Elle existe surtout quand la production est élevée : en août (relation significative à 99% ; $r = 0,862$) et en juillet ($r = 0,728$; relation significative à 95%) ; en novembre la relation est moins satisfaisante ($r = 0,812$, pour 6 couples de valeurs, relation non significative).

L'indice P/B varie à Gravelines en 1977 de 0,5 à 12. Ses limites de variations (0,5 à 7,9 en moyenne au point médian) sont plus étendues qu'en Mer du Nord où MOMMAERTS (1972) a relevé des valeurs de 3,8 (en hiver) à 5,4 (en été). Cela tient sans doute à ce que le milieu que nous avons étudié est très côtier, et donc plus sujet à variations, ce qui influe sur la productivité de manière tantôt positive, tantôt négative.

Selon CURL et SMALL (1965) (in MINAS, 1975) le rapport mgC/Chla/h (à saturation lumineuse, niveau où est atteinte la production maximale) caractérise les eaux du point de vue des réserves nutritives, celles-ci étant :

insuffisantes quand P/B vaut de	1 à 3
moyennes	3 à 5
abondantes	5 à 10

(Il ne faut pas oublier que ce rapport peut être faussé à certaines périodes par un apport de chlorophylle a d'origine détritique). La moyenne du rapport P/B au point médian à Gravelines en 1976-77, vaut 2,87. Mais elle ne tient pas compte des valeurs des mois de mars-avril-mai, ce qui entraîne certainement une importante diminution de ce rapport. On peut classer Gravelines dans la catégorie des eaux moyennement riches en réserves nutritives définie ci-dessus.

4-4- Cycle phytoplanctonique

Comme en 1974-1975 on peut, en 1976-1977, diviser le cycle phytoplanctonique du site de Gravelines en 3 phases :

a-Phase printanière

Elle débute déjà en février, au moment où la température de l'eau commence à remonter et l'éclairement à devenir plus important, bien que l'équitabilité n'ait pas encore atteint sa valeur minimale. A cette époque le nombre de microplanctontes augmente faiblement. La petite taille des cellules (*Skeletonema costatum* et *Thalassiosira levanderi* dominant à 55%) explique que la chlorophylle reste stable tandis que la productivité augmente. C'est en mars que le développement de la population de Diatomées est à son maximum : le microplancton est dense ($9.000 \text{ } \mu\text{g} / \text{cm}^3$) ; il est essentiellement représenté par des *Chaetoceros* (80% de dominance) : *Chaetoceros curvisetum + debile* et *Chaetoceros sociale* (ou *radians?*), et par *Thalassiosira nordenskioldii*. Le taux de chlorophylle, le plus élevé de l'année ($12 \mu\text{g}/\text{l}$), correspond à l'indice pigmentaire le plus faible, ce qui indique une population très productrice. Le début de la phase printanière est marqué par un taux de Diatomées centriques très supérieur à celui des Diatomées pennées. C'est en mars qu'apparaît,

semble-t-il, *Phaeocystis* sp. Ce flagellé va se multiplier jusqu'à atteindre en avril une concentration de 19.000 C/cm^3 . Sa présence a pour effet de limiter à 600 C/cm^3 la population de Diatomées dont l'équitabilité a augmenté. Aux Diatomées s'ajoutent quelques Dinoflagellés du genre *Gymnodinium*, signe du vieillissement de la population. La croissance reprend en mai, après la mort des cellules de *Phaeocystis*. *Nitzschia delicatissima* représente alors 40% du nombre de microplanctontes ; cette espèce de petite taille n'est pas à l'origine d'un apport de chlorophylle important. La densité de Dinoflagellés reste constante.

La phase printanière se termine en juin par le développement massif de *Noctiluca miliaris* ; d'après MARGALEF ce stade correspond au stade le plus évolué. L'équitabilité est très élevée (elle ne tient pas compte des *Noctiluca miliaris* cantonnés dans la couche superficielle), tandis que la chlorophylle est peu abondante (le microplancton ne compte que 200 C/cm^3 , moins qu'en hiver). L'état physiologique des cellules est tel que l'indice pigmentaire est élevé. Une part importante de la biomasse phytoplanctonique a disparu au profit du zooplancton par l'intermédiaire du processus de "broutage".

b-Phase estivale

Elle semble débiter en juin. Bien que l'équitabilité n'accuse pas une chute très importante, le taux de chlorophylle et l'indice P/B augmentent tandis que l'indice pigmentaire diminue. Le microplancton (850 C/cm^3) est dominé par *Rhizosolenia pungens* (35%) et *Asterionella japonica* (25%). D'après les données de 74-75, *Leptocylindrus danicus* succède à *Rh.pungens*. La phase estivale est marquée en août par un développement accru du microplancton (9.000 C/cm^3), conséquence probable de l'élévation de température et du calme relatif de l'eau. Le grand nombre de cellules de petite taille (50% de *Chaetoceros* spp. et 30% d'*Asterionella japonica*), est à l'origine du taux relativement bas de chlorophylle par rapport au nombre de microplanctontes. La productivité est par contre très élevée. La fin de la phase estivale se situe en septembre. La diversité s'est accrue : seules *Chaetoceros curvisetum + debile* dominant à 30%, tandis que les valeurs de chlorophylle et la productivité ont baissé. On remarque parmi les microplanctontes, peu nombreux, 2% de Dinoflagellés.

c-Phase hivernale

Elle débute par une période un peu plus productive en octobre : le microplancton moyennement diversifié où domine *Rhizosolenia delicatula* (40% de dominance), accompagnée de *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?) et *Thalassiosira levanderi*, est dans un bon état physiologique. La population phytoplanctonique vit ensuite au ralenti jusqu'en février : taux de chlorophylle et rapport P/B occupent le bas de l'échelle. L'indice pigmentaire est maximum en décembre. Le microplancton (250 C/cm^3) est très diversifié : des espèces à tendance hivernales telles que *Paralia sulcata*, *Fragilaria* spp., *Thalassionema nitzschioides* et *Thalassiosira rotula* dominant à moins de 25%. C'est en hiver que l'on trouve le plus de Diatomées mortes dans les prélèvements.

Nous venons de définir 3 phases dans le cycle phytoplanctonique de Gravelines . Il est assez difficile de limiter exactement ces phases dans le temps . Il est fréquent que l'on rencontre à la fin de l'une d'elles des espèces appartenant à la suivante . Ainsi, *Skeletonema costatum*, espèce printanière, est déjà présente en hiver ; on trouve déjà en avril et en mai des espèces du genre *Rhizosolenia* de tendance estivale .

La succession des populations phytoplanctoniques telle que nous venons de la décrire à Gravelines (sensiblement la même en 1974-1975 et 1976-1977) paraît être assez générale {BOYD (1973), GRALL et JACQUES (1964), GRALL (1972)} . Ses rapports avec les différents facteurs du milieu (en particulier les sels nutritifs) seront étudiés dans le paragraphe suivant .

5- Interrelations milieu-phytoplancton

Le milieu marin est caractérisé par des paramètres physiques et chimiques qui font l'objet de la première partie de cette étude écologique du site de Gravelines . Ces paramètres conditionnent la présence des populations phytoplanctoniques (température, éclaircissement, densité, sels nutritifs) . Inversement, par suite de son métabolisme, le phytoplancton est à l'origine de modifications du milieu (oxygène dissous, pH, sels nutritifs) .

5-I- Température

La température peut avoir une action favorable ou non sur le développement du phytoplancton . C'est ainsi que de nombreux auteurs ont défini au moyen de cultures les limites de température auxquelles s'effectue la croissance maximale de certaines espèces .

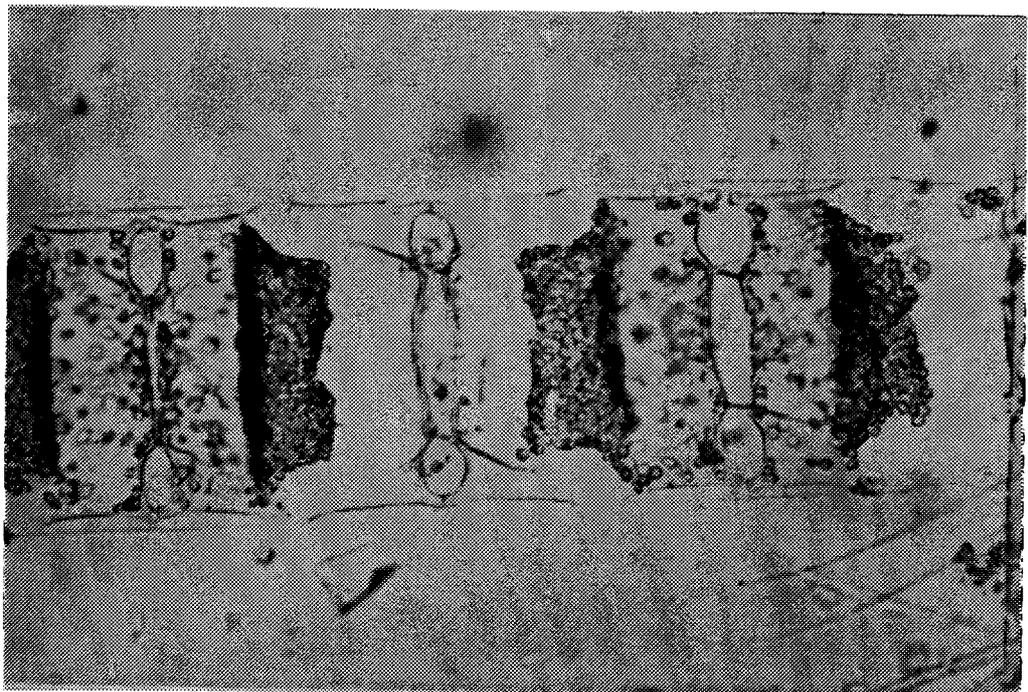
Les variations de température au sein de la masse d'eau au cours d'une journée ne semblent pas avoir une grande influence sur le plancton . On observe bien de temps en temps l'existence d'une relation entre la chlorophylle ou la production primaire et la température (cf. matrices de corrélations: tableaux III.24 à 30), mais elle est indirecte . Elle résulte d'un gradient similaire ou contraire, selon les saisons, de la température et des sels nutritifs .

Par contre, l'action de la température se fait sentir au niveau du cycle annuel . C'est elle qui conditionne en partie l'apparition des différentes espèces qui se succèdent au cours du temps . Certaines espèces semblent préférer des eaux "froides" : *Thalassiosira rotula*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Paralia sulcata*, *Dictyocha speculum*, d'autres des eaux "chaudes" : *Rhizosolenia pungens*, *Rhizosolenia stolterfothii*, *Leptocylindrus danicus*, *Ceratium furca*, *Ceratium tripos*.

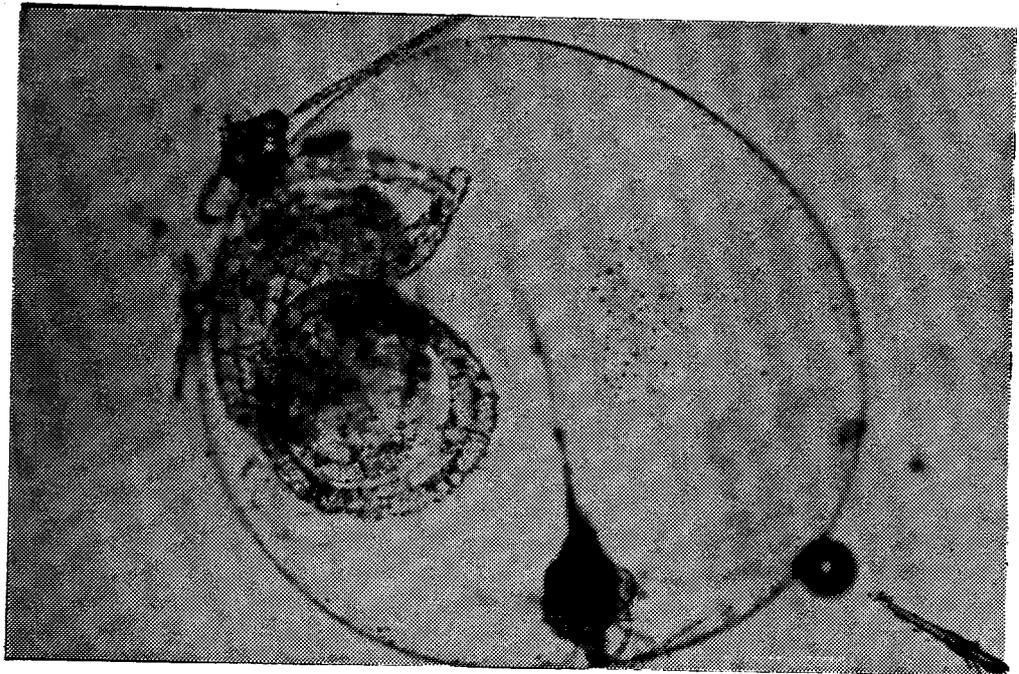
D'après MARSHALL (1976), les Diatomées sont plus nombreuses dans une eau dont la température est comprise entre 11 et 23°C et la salinité entre 29 et 33‰, ce qui n'est pas toujours le cas à Gravelines .



Thalassiosira nordenskioldii



Biddulphia mobiliensis



Noctiluca miliaris

L'augmentation de température intervient favorablement dans le développement de la biomasse phytoplanctonique par son action sur le métabolisme cellulaire . Pourtant ce n'est pas toujours lors des périodes les plus chaudes que l'on observe la croissance maximale. Nous verrons dans un prochain paragraphe que les sels nutritifs peuvent constituer un facteur limitant dans le milieu . La température n'est pas un facteur limitant à Gravelines puisque l'on observe déjà une croissance du phytoplancton au moment du minimum thermique (Fig. II.19 et III.3.).

D'après les travaux de BOURGADE (1976) en face de la centrale thermique de Martigues-Ponteau, un échauffement des eaux aurait pour conséquence une floraison plus précoce et plus intense de *Skeletonema costatum* (qui serait sans doute limitée à Gravelines par l'agitation de l'eau - cf.paragraphe II.C.2.3.), ainsi qu'une augmentation de la biomasse . Les premiers stades des poussées de fin d'hiver et de début de printemps apparaissent et se développent plus intensément, plus rapidement et plus précocement à l'intérieur de la tache thermique . Par contre, cet auteur n'a pas observé la poussée automnale . Il a remarqué la disparition d'espèces d'eau froide ^{comme} *Thalassionema nitzschioides* . Dans le port de Dunkerque KHALANSKI (1976), BROUARDEL et JOSEPH (1976), ont étudié les effets du réchauffement de l'eau, au cours de son passage dans la centrale thermique E.d.F., sur les teneurs en chlorophylle a et sur la production primaire planctonique . Ils en déduisent qu'en dehors des périodes de chloration et lorsque les conditions thermiques le permettent, les valeurs de production primaire aux rejets sont comparables ou supérieures à celles mesurées sur les échantillons de la prise d'eau . L'élévation de la température stimule la production primaire jusqu'à 23-24°C ; au delà, l'effet s'inverse . Un échauffement moyen de 6°C entre 13 et 19°C accroît la production de 25% . MAGGI, LASSUS et ABARNOU (1976) se sont plus particulièrement intéressés à l'effet de chocs thermiques sur la diatomée *Phaeodactylum tricorutum* . Ils n'ont pas observé de chute de croissance, dans le cas de températures initiales basses (12 et 16°C), après des élévations thermiques de 10 à 17°C . Parfois même le nombre de cellules augmente . Quand les températures initiales valent 20 et 24°C, la croissance est ralentie, surtout quand la température finale atteint 34°C . Les eaux de Gravelines se situent le plus souvent dans la première catégorie . Le réchauffement de l'eau y entraînerait donc une stimulation de la croissance ; celle-ci serait sans doute limitée par le stock alors insuffisant de sels nutritifs, à moins que la décomposition des premières cellules ne soit à l'origine d'un apport de sels nutritifs pour les suivantes .

L'action de la température peut être indirecte . Elle conditionne en particulier la solubilité des gaz dans l'eau, ainsi que la densité de l'eau . La couche d'eau est homogène; on n'observe pas de stratification thermique, donc pas de stratification du microplancton.

5-2- Densité

Les organismes phytoplanctoniques présentent la particularité de flotter passivement dans l'eau . Celà suppose une adaptation des individus aux différentes densités de l'eau de mer .

Comme pour la température, l'existence de relations entre la densité et la chlorophylle ou la production primaire au niveau des campagnes (cf. matrices de corrélations linéaires, tableaux III.24 à 30) résulte du gradient de sels nutritifs .

La densité influe au niveau de la succession des espèces . Pendant les mois d'été, la densité est plus faible (Fig. II.23). On observe alors le développement d'organismes à paroi pauvre en silice et de surface plus étendue, telles les espèces *Rhizosolenia stolterfothii*, dont les cellules sont associées en colonies hélicoïdales, ou *Leptocylindrus danicus*, en colonies rubannées . *Rhizosolenia pungens* se caractérise par sa forme allongée en aiguille, ce qui augmente sa résistance à l'enfoncement quand elle est en position horizontale . D'autres Diatomées, plus petites, augmentent leur flottabilité par la présence de longues épines ; ce sont celles du genre *Chaetoceros*, unies en colonies . En hiver, par contre, on rencontre une plus forte proportion de formes circulaires et de grande taille, à paroi plus riche en silice, comme *Paralia sulcata* (qui fait exception par sa petite taille *Actinoptychus senarius* et les genres *Coscinodiscus* et *Biddulphia* .

5-3- Eclaircissement - Transparence de l'eau

Comme nous l'avons démontré précédemment (paragraphe II-B-2-6), la transparence de l'eau à Gravelines dépend de la quantité de matières en suspension qu'elle contient . Les variations de la turbidité ne concordent pas avec celles du microplancton (Fig. II.27 et III.3) . Il n'y a pas de relation matières en suspension-microplancton au niveau du cycle annuel . Les relations existant entre le taux de matières en suspension ou le coefficient d'extinction et la chlorophylle ou la production primaire (matrices de corrélations, tableaux III.24 à III.30) résultent de la présence du gradient côte-large suite à la dilution des eaux douces . Le phytoplancton n'est donc pas le seul responsable de la turbidité : ce sont surtout des particules minérales ou organiques, comme on peut le voir sur le fond des cuves à sédimentation . TRAVERS (1972), citant plusieurs auteurs, estime que le tripton constitue souvent 80 à 90% du seston . La quantité de particules non vivantes en suspension dans l'eau dépend essentiellement de l'importance des mouvements de l'eau, engendrés par la présence des courants de marée et du vent : la turbidité augmente quand le coefficient de marée croît (cf. paragraphe II-B-2-5). KENCHINGTON (1970) a relevé une relation de même allure dans le Détroit de Menai où les marées sont importantes .

La turbidité élevée a pour conséquence une faible épaisseur de la couche euphotique : en moyenne 3,7m, d'après la formule de STRICKLAND qui doit conduire à une sous-estimation dans le cas d'eaux côtières diluées (cf. paragraphe II-B-2-

La variation de l'effet optique selon les espèces citées par ATKINS, JENKINS et WARREN (1954) n'est pas sensible à Gravelines. Comme à Roscoff (BOUTLER, CABIOCH et GRALL, 1974), la part que prend le phytoplancton dans l'extinction de la lumière, même lors des poussées importantes, est très faible.

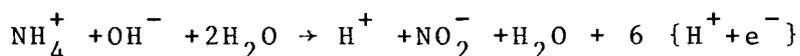
Les variations de l'éclairement conditionnent en partie la présence des espèces du phytoplancton, suivant que leur optimum lumineux est élevé ou non. Selon RAYMONT (1963) qui regroupe les résultats de plusieurs auteurs, *Thalassiosira nordenskioldii* possède un optimum d'éclairement inférieur à celui de *Thalassiosira gravida*, d'où sa présence printanière. Le genre *Chaetoceros*, plus abondant au printemps et en automne préfère un éclairement moyen. D'après RYTHER (1956), (in BOUGIS, 1974), l'éclairement maximal pour les Dinoflagellés est supérieur à celui que semble préférer les Diatomées, d'où sans doute leur plus forte densité à la fin du printemps.

5-4- pH

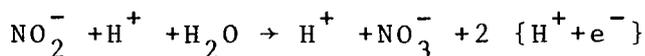
Les organismes vivants, par leur métabolisme, peuvent avoir une influence sur la valeur du pH. Il semblerait que la présence des *Phaeocystis* entraîne une augmentation considérable du pH. (jusqu'à plus de 8,5 en mai) (Fig. II.32) Au contraire, bien qu'il n'y ait pas eu d'apport important d'eau douce, le pH chute brusquement en juin. Ceci est à relier avec le développement massif de *Noctiluca miliaris*, dont les rejets métaboliques et la décomposition peuvent altérer le milieu.

Divers processus peuvent être à l'origine des variations du pH. Les apports d'eau douce par les précipitations et au niveau de l'Aa, relativement faibles en 1976-1977, paraissent peu intervenir au niveau du cycle annuel. Il peut y avoir augmentation du pH par absorption de CO₂ au cours de la photosynthèse, d'où peut-être l'élévation de pH en août et au printemps. Par contre, l'oxydation des ions ammonium en ions nitrates mène à la formation d'acide nitrique, d'où une chute du pH (GUNDERSEN et MOUNTAIN, 1973) :

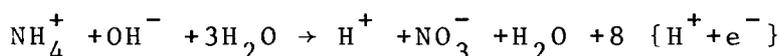
oxydation de l'ion ammonium :



oxydation de l'ion nitrite :



soit globalement :



Ceci peut expliquer partiellement la diminution de pH en hiver et en juin, période de reconstitution des stocks de sels nutritifs.

Il est difficile de déterminer la part de chacun de ces facteurs dans les variations du pH. Pourtant, il existe une relation linéaire positive entre le pH et le phytoplancton (Fig. III.44) :

$$\text{pH} = 7,869 + 0,116 \log (\text{nbre de } \varnothing + 1 / \text{cm}^3 \text{ de microplancton})$$

(Le calcul a été réalisé à partir des moyennes par campagne aux points M, L et C. Nous n'avons pas tenu compte de G.22 dont le pH très élevé semble difficilement explicable autrement que par un mauvais étalonnage du pH-mètre). Cette relation est significative à 99% ($r = 0,800$, pour 11 couples de valeurs). Les écarts à la courbe résultent de l'action des autres causes de variation de pH.

Le pH augmente donc régulièrement de janvier (G.18) à avril (G.21) : les quantités de microplancton (Fig. III.3.) et de chlorophylle (Fig. III.21) augmentent, d'où une photosynthèse accrue et l'élévation de pH progressive. En juin (G.23), la biomasse chlorophyllienne a diminué, le stock de sels nutritifs se reconstitue (Fig. III.35, III.38), et les *Noctiluca miliaris* sont nombreux : la chute du pH est alors brutale. En juillet (G.24) il diminue légèrement malgré la reprise de la croissance phytoplanctonique car le "bloom" de *Noctiluca* n'est pas terminé et le zooplancton réapparaît. En août (G.13), la photosynthèse est importante mais le pH augmente relativement faiblement ; la production a dû être assez faible pendant l'été ou plutôt l'augmentation de pH a été contrebalancée par la décomposition de nombreux débris terrestres apportés pendant la période estivale. C'est en automne (G.14 à G.17) qu'on enregistre les pH les plus bas : le phytoplancton est pauvre et les sels nutritifs réapparaissent. La relation entre le pH et le microplancton est visible pendant les campagnes d'août (G.13) et d'avril (G.21), quand la photosynthèse est la plus importante (cf. matrices de corrélations, tableaux III.24 à 30). En août, la relation n'est significative qu'à 95% ($r = 0,412$) ; en avril, alors que le nombre de cellules est plus élevé, elle est significative à 99% ($r = 0,655$). Les quelques relations que l'on observe par ailleurs entre le pH et la chlorophylle ou la production primaire sont négatives et résultent de la dilution des eaux douces en mer.

5-5 Oxygène dissous

La présence des populations planctoniques et du tripton dans le milieu marin est à l'origine de changements dans la concentration d'oxygène dissous dans l'eau. Le phytoplancton, par l'intermédiaire du processus de photosynthèse, produit de l'oxygène en même temps qu'il accroît sa matière organique. Au contraire, la dégradation des matières en suspension dans l'eau (particules organiques ou minérales, individus morts) et la respiration des organismes hétérotrophes sont responsables de sa consommation.

On n'observe pas de relation entre le taux d'oxygène dissous et la quantité de microplancton (Fig. III.45). Il y a cependant une oxygénation importante quand le nombre de cellules dépasse $5 \cdot 10^3 \varnothing / \text{cm}^3$ en 1974-1975 et $10^3 \varnothing / \text{cm}^3$ en 1976-1977. Ceci est particulièrement visible le 2 juillet 1975. Il est très rare qu'il existe à l'échelle d'une campagne une relation entre le taux d'oxygène dissous et le microplancton ou le nanoplancton (cf. matrices de corrélations, tableaux III.24 à III.30). C'est pourtant le cas en avril, période de

forte production phytoplanctonique . La relation oxygène dissous (% de saturation)-microplancton (log du nbre de cellules $+1/\text{cm}^3$) est significative à 99% ($r= 0,493$) ; la relation O_2 -nanoplancton l'est à 95% ($r= 0,439$) . Il existe parfois une relation entre l'oxygène dissous et la chlorophylle (novembre et février) ou la production primaire (juillet), mais elle est négative et résulte de la présence du gradient de dilution des eaux douces désaturées, et non de la production d'oxygène par photosynthèse .

L'absence de relation entre le taux d'oxygène dissous dans l'eau et le phytoplancton résulte de l'intervention de nombreux autres facteurs . L'un d'entre eux est l'agitation de l'eau : en février 1975 (G.III et IIIbis) et en janvier 1977 (G.I8) on remarque une sursaturation de l'eau supérieure à 110% malgré la pauvreté du phytoplancton ; l'eau était assez agitée pendant la période qui précédait ces campagnes (G.I8: Fig. II.11). D'autre part, l'oxygène est utilisé pour la régénération des sels nutritifs à partir des matières en décomposition, ce qui se produit plus particulièrement en automne (septembre :G.I4, octobre:G.I5, novembre:G.I6) et à un moindre degré en juin (G.23) . C'est en septembre, octobre, avril, juin et juillet qu'intervient la consommation d'oxygène par le zooplancton(*).

Dans le milieu marin de Gravelines, les apports d'eau désaturée au niveau de l'Aa et les échanges avec l'atmosphère influent beaucoup sur l'oxygénation de l'eau . De sorte qu'il est difficile de déterminer avec précision la part de chacun des facteurs qui entrent en jeu . L'importance des échanges d'oxygène avec l'extérieur et des arrivées de sels nutritifs dissous dans les eaux terrestres ne permet pas d'estimer (à partir de diagrammes A.O.U. (**)- sels nutritifs) le taux d'oxygène utilisé pour leur régénération . Il existe cependant au niveau annuel une relation linéaire négative (significative à 99%) entre le taux d'oxygène dissous et certains sels nutritifs (Fig. III.46) :

$$(1) \text{ oxygène dissous (\%saturation)} = 107,68 - 1,04 \text{ ammoniac } (\mu\text{atgN.NH}_4^+/1) r=0,39$$

$$(2) \text{ oxygène dissous (\%saturation)} = 107,85 - 0,25 \text{ azote total } (\mu\text{atgN.NH}_4^+ + \text{N.NO}_2^- + \text{N.NO}_3^-) r=0,25$$

$$(3) \text{ oxygène dissous (\%saturation)} = 107,37 - 6,92 \text{ phosphates } (\mu\text{atgP.PO}_4^{3-}/1) r=0,33$$

$$(4) \text{ oxygène dissous (\%saturation)} = 106,4 - 0,87 \text{ silicates } (\mu\text{atgSi-SiO}_3^-/1) r=0,37$$

Les coefficients de corrélation sont faibles, ce qui traduit l'influence des facteurs autres que les sels nutritifs dans la détermination du taux d'oxygène dissous dans l'eau de Gravelines .

(**) A.O.U. : Apparent oxygen utilization (REDFIELD, 1942, in RICHARDS, 1965) : $\text{A.O.U.} = \text{O}_2' - \text{O}_2$

O_2' = taux d'oxygène à saturation

O_2 = taux d'oxygène mesuré

(*) Les indications concernant les périodes d'abondance du zooplancton nous ont été fournies par le C.O.B.

5-6- Sels nutritifs

Pour assurer sa survie le phytoplancton n'a pas seulement besoin d'énergie lumineuse . La présence des sels nutritifs dissous dans l'eau lui est indispensable, témoin les expériences de nombreux auteurs qui ont déterminé les taux minima nécessaires à la croissance de plusieurs espèces . A partir d'observations faites dans le Golfe du Maine et en Manche, HARVEY (1950) déduit que la population phytoplanctonique est nettement plus abondante là où les teneurs en sels nutritifs sont plus élevées . Nous avons vu qu'à Gravelines le milieu peut être considéré comme eutrophe ; les concentrations de sels nutritifs que nous y avons relevé sont importantes (cf. chapitre II-B) ; le phytoplancton y est également abondant (cf. paragraphe II-C-2 et 3) .

a- Azote : ammoniac, nitrites, nitrates

L'azote est présent dans le milieu marin sous trois formes : ions ammonium (NH_4^+), nitrite (NO_2^-) et nitrate (NO_3^-). HARVEY (1940) a enrichi de l'eau de mer en azote en y ajoutant une égale quantité d'ammonium et de nitrates . Les analyses à intervalles réguliers montrent que les Diatomées utilisent de préférence l'azote ammoniacal avant de s'attaquer aux nitrates . Mais CORNER et DAVIES (1971) ont établi que les nitrates constituent la source majeure d'azote ; il en est ainsi à Gravelines :

Limites de variation de l'azote ($\mu\text{atg/l}$) :

	N- NH_4^+	N- NO_2^-	N- NO_3^-
en général selon CORNER et DAVIES (1971)	0,35 à 3,5	0,01 à 3,5	0,1 à 43
à Gravelines 1974-1975 1976-1977 (excepté st.Aa)	<0,1 à 9,2 (9,92?)	0,01 à 1,41 0,01 à 1,10	0,10 à 32,38 0,13 à 19,85

D'après les diagrammes de dispersion établis sur la durée de l'étude 1976-77, il existe entre l'ammoniac et le microplancton (Fig. III.47) et entre les nitrites et le microplancton (Fig. III.48) une relation linéaire négative significative à 99%:

$$\text{ammoniac}(\mu\text{atgN-NH}_4^+/\text{l})=10,686-2,740\log \text{microplancton}(\text{nbre de } \ell/\text{cm}^3)(r=-0,562)$$

$$\text{nitrites}(\mu\text{atgN-NO}_2^-/\text{l})=1,05-0,09\log \text{microplancton}(\text{nbre de } \ell/\text{cm}^3)(r=-0,51)$$

Si l'on fait le calcul sans tenir compte de la campagne d'avril (G.21) pendant laquelle la poussée de *Phaeocystis* semble ne pas avoir d'effet sur les taux d'ammoniac et de nitrites, les relations deviennent :

$$\text{ammoniac}(\mu\text{atgN-NH}_4^+/\text{l})=18,764-5,813\log \text{microplancton}(\text{nbre de } \ell/\text{cm}^3)(r=-0,710)$$

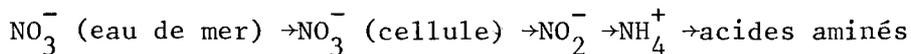
$$\text{nitrites}(\mu\text{atgN-NO}_2^-/\text{l})=1,47-0,51\log \text{microplancton}(\text{nbre de } \ell/\text{cm}^3)(r=-0,65)$$

On n'observe pas de telle relation pour les nitrates quand on considère l'ensemble des campagnes (Fig. III.49) . Mais il est possible d'établir des relations pour plusieurs groupes de campagnes correspondant à différentes phases du cycle :

- y_1 : août-septembre-octobre (G.I3,G.I4,G.I5)
nitrates = $8,66 - 2,02 \log$ microplancton ($r = -0,88$)
- y_2 : novembre à février (G.I6 à G.I9), période de reconstitution du stock:
nitrates = $7,01 \log$ microplancton $- 2,08$ ($r = 0,64$)
- y_3 : février-mars-avril (G.I9,G.20,G.2I), période de consommation accrue:
nitrates = $41,93 - 9,04 \log$ microplancton ($r = -0,95$)
- y_4 : mai-juin-juillet (G.22,G.23,G.24) :
nitrates = $11,57 - 3,19 \log$ microplancton ($r = -0,68$)

Il apparaît donc que la croissance du phytoplancton se traduit, plus ou moins nettement, par une diminution de l'azote sous différentes formes .

Le cycle d'incorporation de l'azote à l'intérieur des cellules à partir d'ions nitriques est le suivant :



Il en résulte que le phytoplancton utilise en premier lieu l'ammonium, puis les nitrites et enfin les nitrates . Ceci permet d'expliquer les variations de l'azote dans le milieu .

En août (G.I3) l'accroissement important du nombre de phytoplanctons entraîne la disparition de l'azote sous toutes ses formes (Nous ne disposons pas de valeurs d'ammoniac, mais il est très probable qu'étant donné le grand nombre de cellules le milieu soit très pauvre, sinon dépourvu, en ammoniac) . En septembre (G.I4) à la suite de la mort de toutes les cellules qui proliféraient en août, l'azote réapparaît . Les nitrites, qui se reconstituent plus vite que les nitrates, augmentent plus vite . En octobre (G.I5) intervient une nouvelle consommation qui se manifeste plus au niveau des nitrites que des nitrates . La quantité d'azote augmente à nouveau en novembre (G.I6), très rapidement pour l'ammoniac, moins rapidement pour les nitrites, et plus lentement pour les nitrates . A cette époque intervient la production de déchets azotés du métabolisme du zooplancton, essentiellement sous forme d'ammonium (*), d'où sa forte concentration dans le milieu . Pendant l'hiver l'évolution de l'azote varie selon sa forme . D'une part le phytoplancton consomme l'ammoniac, d'autre part ce dernier est transformé en nitrites, puis en nitrates, d'où sa chute rapide dès janvier (G.I7+G.I7') . Les nitrites se reconstituent d'abord à partir de l'ammoniac, puis se transforment en nitrates : ils augmentent légèrement début janvier, puis diminuent (G.I7', G.I8) . Les nitrates se reforment à partir des nitrites et ne sont pas utilisés : leur concentration s'élève progressivement jusqu'en février (G.I9) . Lors de la poussée printanière de phytoplancton (G.I9,G.20,G.2I) le taux d'ammoniac reste

(*) L'urée représente une autre forme d'excrétion d'azote par le zooplancton . D'après les travaux d'HERBLAND (1976) dans l'Atlantique tropical le phytoplancton semble être responsable de la majeure partie de la décomposition de l'urée, ce qui constitue une autre source d'azote non négligeable .

constant, celui des nitrites diminue légèrement ; c'est au niveau des nitrates que l'utilisation d'azote se fait le plus sentir . Sans doute la faible quantité d'azote ammoniacal conduit-elle les cellules à prélever l'azote sous forme de nitrites et ensuite sous forme de nitrates . En avril la faible quantité d'azote ammoniacal qui persiste résulte d'un apport constant par suite de l'abondance du zooplancton . A la fin du printemps la succession des importantes populations phytoplanctoniques a épuisé le milieu en azote : en mai (G.22), il n'y a plus d'ammoniac, presque plus de nitrites et de nitrates . En juin (G.23), alors que le phytoplancton est très pauvre et que le zooplancton réapparaît l'ammoniac retrouve sa valeur maximale . Les stocks de nitrates et de nitrites se reconstituent moins vite qu'en novembre, ce qui n'est pas le cas pour l'ammoniac dont un complément est apporté par l'excrétion du zooplancton . En juillet (G.24), quand la production reprend, l'azote disparaît à nouveau, préférentiellement, sous la forme ammoniac.

Afin de déterminer les rapports du phytoplancton avec l'ensemble des sels azotés, nous avons utilisé un modèle de régression multilinéaire . Les relations qui en résultent sont les suivantes :

- (1) $\log \text{microplancton} = -0,115 \text{ NH}_4^+ + 3,221 \quad r = -0,562$
 (2) $\log \text{microplancton} = -1,384 \text{ NO}_2^- + 3,589 \quad r = -0,591$
 (3) $\log \text{microplancton} = -0,042 \text{ NO}_3^- + 3,246 \quad r = -0,416$
 (4) $\log \text{microplancton} = -1,017 \text{ NO}_2^- - 0,067 \text{ NH}_4^+ + 3,617 \quad r = 0,653$
 (5) $\log \text{microplancton} = -0,875 \text{ NO}_2^- - 0,070 \text{ NH}_4^+ - 0,007 \text{ NO}_3^- + 3,610 \quad r = 0,655$

L'augmentation du pourcentage de variance entre (2) et (4) est significative, entre (4) et (5) elle ne l'est plus . Le microplancton est donc essentiellement lié à l'ammoniac et aux nitrites, il l'est beaucoup moins aux nitrates . Ce modèle n'est pas tout à fait exact puisqu'il ne tient pas compte des valeurs d'ammoniac des premières campagnes.

b-Phosphates

Le phosphore, deuxième élément entrant pour une grande part dans la composition de la matière organique phytoplanctonique, se trouve en mer essentiellement sous forme d'ions orthophosphates . La technique employée avec l'AutoAnalyzer Technicon dose les orthophosphates, mais utilise une réaction d'acidification, ce qui entraîne sans doute une hydrolyse partielle d'autres composés en proportion non déterminée . Dans les régions riches en matière organique comme Gravelines, les valeurs indiquées par le dosage comprennent certains produits organiques pour lesquels l'affinité du phytoplancton est encore mal connue . D'après SOLORZANO et STRICKLAND (1968) {in TREGUER et LE CORRE (1974)}, les polyphosphates qui pourraient être rejetés en mer par le phytoplancton seraient aussitôt réassimilés ; il est donc peu probable qu'il faille en tenir compte lors de l'estimation de la richesse en phosphates .

D'après le diagramme de dispersion (Fig. III.50) établi à partir de l'ensemble des données de 1976-1977, il n'y a pas de relation entre les phosphates et le microplancton . Le cycle du phosphore est à peu près le même que celui de l'azote . Il présente les particularités suivantes : les phosphates sont très abondants en août (G.I3) contrairement aux autres sels nutritifs, d'où un maximum en septembre (G.I4) que les autres n'atteignent pas. En hiver (G.I7,G.I8,G.I9) leur stock n'augmente que légèrement .

Les irrégularités du cycle du phosphore par rapport à celui de l'azote s'expliquent de plusieurs manières : leur recyclage au niveau des sédiments est très rapide; d'autre part il y a excrétion de phosphate minéral et de phosphore organique dissous par le zooplancton et les animaux marins . La régénération des phosphates consisterait en une simple libération de matériel protéique (en général le phosphore des composés organiques reste intégré dans un radical PO_4) . De plus, il existerait des phosphatases liées à la surface des phytoplanctontes et qui séparerait le radical phosphate, aussitôt assimilé et la partie organique {KUENZLER et PERRAS (1965), in BOUGIS (1974)} ; l'extrême rapidité de ce processus de reminéralisation du phosphore entraîne sans doute une sous-estimation de la quantité de ce sel disponible pour le phytoplancton .

c-Silicates

La silice représente jusqu'à 60% de la fraction minérale des Diatomées, constituant principal du phytoplancton {PARSONS, STEPHENS et STRICKLAND (1961), in BOUGIS (1974)} . Elles consomment environ 1g. de silice par gramme de carbone (ELSKENS, 1972) .

Contrairement à ce que nous avons observé en 1974-1975, les silicates diminuent quand le microplancton augmente (Fig. III.51) ; il n'y a pourtant pas de relation entre ces deux facteurs . Au printemps on observe une augmentation du taux de silicates, entre mars (G.20) et avril (G.21), contrairement à ceux des autres sels nutritifs : en avril la population phytoplanctonique est essentiellement représentée par des cellules du genre *Phaeocystis*, flagellés qui n'ont pas besoin de silicates pour assurer leur croissance . STANBURY (1931), (in COOPER, 1933), pensait que les silicates étaient assez rapidement remis en solution à partir des grains de sable par action dissolvante de l'eau de mer alcaline . Mais ARMSTRONG (1965) déduit de travaux plus récents que la dissolution des silicates est beaucoup plus lente . De ceci résulte leur augmentation entre septembre (G.I5) et octobre (G.I6), tandis que les concentrations des autres sels nutritifs sont en baisse . La régénération des silicates, qui se poursuit jusqu'en novembre, l'emporterait sur leur consommation par un phytoplancton relativement peu développé . En hiver (G.I7,G.I8,G.I9), les silicates restent stables : leur production est contrebalancée par un besoin plus important des cellules plus riches en silice .

D'après ELSKENS (1972), la source de silice dissoute en Mer du Nord correspondrait en plus grande partie à de la silice continuellement recyclée qu'aux apports des estuaires. Il n'est pas sûr que ce soit le cas à Gravelines où le taux de silicates généralement plus élevé en surface et les fortes teneurs à la station Aa en novembre et février (eau dessalée) (Fig.II.40,II.20) reflètent l'importance des apports de silicates dissous par les eaux continentales .

d-Rapports entre les sels nutritifs

Azote et phosphore entrent pour une bonne part dans la composition élémentaire du phytoplancton . COOPER (1938), après avoir corrigé le rapport établi par REDFIELD en 1934, estime que le rapport $\frac{\text{azote minéral}}{\text{phosphore minéral}}$ est à peu près constant en mer et voisin de 15 . D'après lui une valeur différente de ce rapport correspondrait à une "anomaly of the nitrate-phosphate ratio" . On retrouve ce rapport dans la composition du phytoplancton : ANTIA et coll.(1963), in CORNER (1971), ont relevé pour le plancton côtier un rapport variant de 13,5 à 16,5 . RICHARDS (1958), (in CARMACK et AAGAARD,1977), a intégré la silice dans ce rapport ; pour les eaux océaniques il devient : $\Delta N : \Delta Si : \Delta P = 16:16:1$.

De nombreux auteurs ont établi le rapport N/P de l'eau de mer . Il en découle que les valeurs obtenues s'écartent très souvent de celle de COOPER : BERLAND, BONIN et MAESTRINI (1974) ont observé au débouché du Rhône des rapports allant de 2,3 à 35 . CORNER et DAVIES (1971), faisant une synthèse à propos des régions côtières, relèvent fréquemment des rapports de 5 à 10. A Gravelines N/P varie de 1,02 à 40,55 en 1974-1975 (moyennes par campagne, ammoniac non pris en compte) . En 1976-1977 il est compris entre 0,57 et 13,15 lors des campagnes G.I3 à G.I6 (ammoniac non pris en compte) et 2,56 et 23,64 lors des autres campagnes (ammoniac compris) (moyennes par campagnes) .

<u>Rapport N/P à Gravelines</u>		(*) avec NH_4^+	
1975 mars	11,78	1976 août	0,57
avril	20,90	septembre	3,29
mai	{ 40,55	octobre	4,97
	{ 16,96	novembre	13,15-15,29*
juin	22,68	janvier	{ 23,64*
juillet	6,52		{ 23,03*
août	1,02	février	20,73*
octobre	3,66	mars	15,11*
décembre	20,63	avril	9,10*
		mai	2,56*
		juin	18,74*
		juillet	10,07*

De telles variations de ce rapport ne doivent pas toujours être néfastes pour le phytoplancton puisque beaucoup de travaux depuis ANTIA et Coll. ont montré que le rapport N/P peut être très différent de 15 dans la composition du phytoplancton : il dépend des espèces et de la qualité des sels nutritifs disponibles . KAIN et FOGG (1960) l'ont trouvé égal à 5,4 pour *Asterionella japonica*, 20,0 pour *Prorocentrum micans*, et 53 dans le cas d'*Isochrysis galbana* . D'après

STRICKLAND et coll.(1969), in BOUGIS (1974), N/P oscillerait entre 8,1 et 41,1 . HARVEY (1940) a fait des expériences sur de l'eau de mer, en utilisant des concentrations variées de nitrates et de phosphates ; il en déduit que les Diatomées utilisent 9 à 10,4 fois plus de nitrates que de phosphates . Ceci apparaît à Gravelines : c'est lors des poussées phyto-planctoniques que le rapport N/P est le plus faible .

Afin de définir l'état du milieu, nous avons tracé les diagrammes de dispersion des phosphates en fonction de l'azote total (Fig. III.52) et des phosphates en fonction des silicates (Fig. III.53). Du premier il se dégage trois relations significatives à 99% . La première correspond à la campagne d'août seule (G.13, excepté les niveaux 0 et 5m de M_I) :

$$PO_4^{3-} = 1,03(NO_2^- + NO_3^-) + 0,48 \quad r = 0,62$$

La deuxième a été établie à partir des données de septembre et octobre (G.14 et G.15) :

$$PO_4^{3-} = 0,38(NO_2^- + NO_3^-) - 0,48 \quad r = 0,80$$

La troisième est le résultat des calculs concernant les campagnes au cours desquelles l'ammoniac a été mesuré (G.16 à G.24) :

$$PO_4^{3-} = 0,03(NH_4^+ + NO_2^- + NO_3^-) + 0,33 \quad r = 0,63$$

Nous avons calculé l'équation de la relation qui existe entre les phosphates et les silicates, pour ces mêmes campagnes (G.16 à G.24) :

$$PO_4^{3-} = 0,41 SiO_3^- + 0,06 \quad r = 0,60 \text{ (relation significative à 99\%)}$$

A l'aide de ces droites nous pouvons déterminer les rapports entre les sels nutritifs dans le milieu marin de Gravelines, de novembre 1976 à juillet 1977 (G.16 à G.24): $\Delta N : \Delta Si : \Delta P = 31,5 : 16 : 1$. Les rapports établis par RICHARDS pour les eaux océaniques sont : $\Delta N : \Delta Si : \Delta P = 16 : 16 : 1$ et par CARMACK et AAGAARD pour une période d'up-welling dans le Benguela Current $\Delta N : \Delta Si : \Delta P = 11 : 10 : 1$. Ces auteurs n'ont pris pour l'azote que les valeurs d'azote nitrique . Le rapport calculé à Gravelines à partir des nitrates seuls pour les campagnes ci-dessus devient alors : $\Delta N : \Delta Si : \Delta P = 26,5 : 16 : 1$. On constate que le taux de renouvellement de l'azote est élevé .

6- Prélèvements à la digue de Dunkerque Ouest

Les prélèvements réalisés toutes les semaines à la digue de l'avant-port ouest de Dunkerque ont pour but de préciser, comme nous l'avons fait pour les paramètres physico-chimiques, les variations temporelles des paramètres biologiques . Nous n'y avons pas fait de mesure de production primaire .

6-I- Microplancton-Nanoplancton

La quantité de microplancton est plus faible à la station "digue" que dans l'ensemble de la masse d'eau (Fig. III.54) (tableau II.30) . Elle est très variable ; en hiver

(janvier, début février) les écarts à la courbe moyenne sont très réduits . La courbe conserve pourtant l'allure générale observée à partir des données des campagnes à la mer (excepté le maximum du mois d'août, non relevé à la digue : il n'y a pas eu d'étude systématique du microplancton lors de la première sortie "digue") . La réduction du nombre de phytoplanctons peut être attribuée à l'intense agitation de l'eau ; il est possible qu'une augmentation de la turbidité soit également en cause (le manque de mesure de transparence de l'eau à proximité de la digue ne permet pas de conclure sur ce point) .

Les variations du nanoplancton sont beaucoup plus régulières que celles du microplancton . Elles reflètent assez bien celles que nous avons observées au niveau de la radiale .

6-2- Pigments photosynthétiques

Malgré des variations assez irrégulières (Fig. III.55) le cycle annuel du taux de chlorophylle a est semblable à la station "digue" et dans la masse d'eau face au site : diminution en automne, légère reprise de la production au printemps, qui augmente ensuite très rapidement pour atteindre le maximum en mars-avril ; la biomasse chute à nouveau en juin . Comme nous venons de le voir dans le paragraphe précédent, le nombre de microplanctons est plus faible à la station "digue" que dans la masse d'eau . Pourtant, le taux de chlorophylle est parfois plus élevé à la station "digue" (tableau II.30) . Il dépasse même occasionnellement 25mg/l : les mouvements de l'eau remettent en suspension des Entéromorphes qui se sont détachés des caissons qu'elles colonisent . Des fragments d'algues sont aspirés en même temps que l'eau et sont retenus au niveau du filtre . C'est pourquoi, bien que le nombre de données soit réduit à la station "digue", le coefficient de la relation chlorophylle a-microplancton ($r = 0,57$) y est plus faible que pour l'ensemble de la zone d'étude (où $r = 0,74$) (cf. paragraphe II-C-3-I) . A la station "digue", cette relation est la suivante :

$$\text{chlorophylle a (mg/m}^3\text{)} = -12,873 + 3,255 \log \text{microplancton (nbre de } \varnothing/\text{cm}^3\text{)}$$

Les variations des phéopigments concordent avec celles que nous avons observées dans l'ensemble de la masse d'eau, pour la première partie du cycle (Fig. III.55) . Par contre au printemps, elles sont inverses . Les valeurs relevées sont parfois très supérieures à celles du point côtier . Les échantillons contiennent beaucoup plus de cellules et d'algues mortes au niveau de la digue qu'aux autres stations .

6-3- Indices de diversité

Sauf au mois de juin la courbe de variations de l'indice pigmentaire (Fig. III.55) présente une allure générale semblable à celle de la courbe que nous avons établie à partir des valeurs des points M, L et C . L'indice est généralement plus élevé à la station "digue" (tableau 30 *) ; ceci indique un mauvais état physiologique des cellules au voisinage immédiat de la digue . Les changements de l'indice de diversité

* de l'Annexe des données.

spécifique et de l'équitabilité à la station "digue" (Fig. III. 56), ne concordent pas avec ceux que nous avons relevé pour la masse d'eau. Les calculs ont été faits à partir d'un seul échantillon à la station "digue", à partir d'une trentaine d'échantillons pour l'ensemble des points M, L et C. Il en résulte un nombre d'espèces plus faible dans le premier cas, et donc une valeur plus élevée de l'équitabilité

6-4-Populations de Diatomées

La succession des populations de Diatomées est à peu près la même à la station "digue" (Fig. III.57 à III.59) qu'au niveau de la radiale (Fig. III.8 à III.10). On observe pourtant quelques différences : il n'y a pas de développement de *Chaetoceros sociale* (ou *radians*?) en novembre-décembre à la station "digue" ; le cycle de *Paralia sulcata* y est décalé dans le temps d'environ un mois ; le maximum de *Fragilaria* spp apparaît en novembre et non en janvier. D'autres différences interviennent au niveau de la dominance des espèces par rapport au nombre total de cellules de microplancton. Certaines espèces ont un pourcentage de dominance plus faible à la station "digue" : *Chaetoceros curvisetum* + *debile*, *Rhizosolenia delicatula*, *Nitzschia seriata*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Rhizosolenia pungens*. Par contre, d'autres espèces comme *Asterionella japonica* et *Fragilaria* spp. y ont souvent un pourcentage de dominance plus élevé, ce qui s'explique par leur tendance à se fixer sur un support. La poursuite des prélèvements à la station "digue" jusqu'au 19 août permet de préciser la succession des espèces jusqu'à cette date : *Asterionella japonica* et *Rhizosolenia shrubsolei* dominant en juillet ; en août, c'est le genre *Chaetoceros* (représenté par les petites espèces qui marquaient le développement de phytoplancton d'août), *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus* puis *Rhizosolenia stolterfothii*.

Concernant les autres constituants du microplancton, on remarque une abondance de cellules du genre *Scenedesmus* (plus de 50%) le 3 décembre, correspondant à une dessalure très nette (31%) (Fig. II.78). C'est le 1er et le 12 avril que nous avons relevé les nombres maxima de *Phaeocystis* sp. (9.100 ϕ le 1er, 6.700 ϕ le 12). Il semble donc que le "bloom" de *Phaeocystis* ait commencé plus tôt que nous ne l'avons décelé lors des campagnes en mer.

De cette étude réalisée à la digue de l'avant-port de Dunkerque, il ressort que l'on peut considérer comme à peu près valables les variations des paramètres physico-chimiques (à l'exception des matières en suspension, de l'ammoniac et des phosphates). Il n'en est pas toujours de même pour celles du phytoplancton, en particulier pour les pigments photosynthétiques et les indices de diversité. L'étude systématique du microplancton permet de préciser la succession des populations, bien que la dominance des espèces, comparée à celles de la masse d'eau, ne soit pas respectée. Il s'en dégage également l'un des traits du milieu marin de Gravelines son extrême variabilité dans le temps, qui est accrue ici par la position très côtière de la station "digue".

7 - Conclusion

L'étude écologique du site de Gravelines met en évidence un milieu côtier . Sa position géographique le soumet à l'action de courants importants, à laquelle s'ajoute celle des vents . Ces deux facteurs et la faible profondeur du milieu assurent l'homogénéité de la masse d'eau . Après avoir traversé des terres cultivables et des régions industrialisées, l'Aa, dont le débit est assez important, vient se jeter à la partie sud de la zone d'études . A Gravelines, comme dans le reste de la Mer du Nord, les apports telluriques ne sont pas à négliger, surtout en ce qui concerne les sels nutritifs . Cet apport conduit à un fort enrichissement du milieu, enrichissement qui permet à d'importantes populations phytoplanctoniques de se développer. La production de matière organique par le phytoplancton peut atteindre exceptionnellement (?) presque $100 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ (l'éclaircissement dans l'incubateur étant de 15 000 lux). Les problèmes de mesure de radioactivité pendant la période de plus forte production ne nous permettent pas d'estimer la production maximale moyenne.

L'étude systématique du microplancton, les dosages de pigments photosynthétiques (chlorophylle a essentiellement) l'estimation de la production primaire et les calculs des indices de diversité et de productivité nous ont permis de définir la composition des populations phytoplanctoniques et leur cycle, à partir des deux années de travaux . Comme dans beaucoup de milieux côtiers, ce sont les Diatomées qui dominent et sont responsables de la plus grande partie de la production phytoplanctonique . On peut diviser le cycle en 3 phases :

- phase printanière, qui débute en février-mars par une multiplication de petites cellules : *Skeletonema costatum* et *Thalassiosira levanderi* ; elle se poursuit avec la présence des genres *Thalassiosira* et *Chaetoceros* {*Ch. curvisetum* + *debile*, *Ch. sociale* (ou *radians*?)} . Le maximum de production se situe au moment où se développe le flagellé *Phaeocystis* sp. L'apparition d'un nombre accru de Dinoflagellés du genre *Gymnodinium* et l'augmentation de l'équitabilité annoncent la fin de la phase printanière qui se termine en juin-juillet par le développement massif de *Noctiluca miliaris* .

- phase estivale, marquée par la présence d'un grand nombre de cellules du genre *Rhizosolenia*, puis *Leptocylindrus danicus* . Elle se termine par un foisonnement de cellules, dont beaucoup appartiennent au genre *Chaetoceros*, et dont le nombre atteint $4 \cdot 10^3 \text{ } \varnothing/\text{cm}^3$ en août 1975 et $10^4 \varnothing/\text{cm}^3$ en août 1977 .

- phase hivernale, qui débute par une période un peu plus productive en octobre . Puis la productivité du phytoplancton est faible . Le microplancton alors peu abondant est très diversifié et représenté par des espèces qui préfèrent des eaux plus froides comme *Paralia sulcata*, *Fragilaria* spp., *Thassionema nitzschioides*, *Thalassiosira rotula* .

Les espèces suivantes peuvent être retenues pour définir l'évolution du milieu lors d'études ultérieures :

Asterionella japonica
Chaetoceros curvisetum + debile
Chaetoceros sociale (ou *radians*?)
Fragilaria spp.
Leptocylindrus danicus
Nitzschia delicatissima
Paralia sulcata
Rhizosolenia pungens
Rhizosolenia strubsolei
Rhizosolenia stolterfothii
Skeletonema costatum
Thalassionema nitzschioides
Thalassiosira decipiens
Thalassiosira levanderi
Thalassiosira nordenskioldii
Thalassiosira rotula
Ceratium spp.
Gymnodinium spp.
Noctiluca miliaris
Phaeocystis sp.

La distribution spatiale du phytoplancton reflète l'importance des sels nutritifs : comme ces derniers, la production primaire augmente quand on s'approche de la côte. On note au niveau annuel une diminution des sels nutritifs quand le nombre de microplanctontes s'élève. Des trois éléments, azote, phosphore et silice, c'est l'azote qui limite le plus la croissance du phytoplancton, mais c'est lui qui a le taux de renouvellement le plus rapide : l'équation $\Delta N : \Delta Si : \Delta P$ est à Gravelines 26,5 : 16 : 1 pour la période de novembre 1976 à 1977 (l'azote n'étant représenté que par les nitrates). La température, la densité et l'éclairement interviennent au niveau de la succession des espèces : l'augmentation de la température est favorable au développement de la biomasse phytoplanctonique, jusqu'à 23-24°C (KHALANSKI (1976), BROUARDEL et JOSEPH (1976)), si elle n'est pas contrecarrée par une déficience d'autres facteurs, tels que les sels nutritifs. Le pH ne paraît pas avoir d'influence sur la production bien que les variations résultant du métabolisme du plancton et de la régénération des sels nutritifs soient assez importantes. L'agitation de l'eau est à l'origine de la bonne oxygénation du milieu. Pendant les périodes de forte croissance phytoplanctonique le taux d'oxygène atteint ou dépasse 110 % de saturation. Au contraire, la dégradation des matières organiques et minérales et la respiration des animaux marins (zooplancton en particulier) l'abaissent à 90 % de saturation et moins. Les mouvements de l'eau, en même temps qu'ils limitent la croissance de certaines espèces comme *Skeletonema costatum*, maintiennent une turbidité élevée dans la colonne d'eau. L'extinction rapide de la lumière ne semble pourtant pas constituer un facteur limitant de la croissance phytoplanctonique. La remise en suspension des éléments déposés sur le fond, particulièrement à la station M, peu provoquer un enrichissement en chlorophylle au voisinage du substrat.

Le nombre des facteurs qui interagissent dans le milieu et dont résulte le cycle phytoplanctonique est grand . Il est difficile de déterminer précisément quel est le rôle de chacun d'eux . Encore n'avons nous pas pris en compte des facteurs tels que les bactéries, vitamines ou métaux lourds . Il ressort pourtant de ces études que le milieu côtier de Gravelines, très influencé par la présence du continent a une productivité élevée à l'échelon primaire, ce qui est le cas général en Mer du Nord côtière . Ce sont surtout les sels nutritifs qui conditionnent la présence du phytoplancton, la température et l'éclairement intervenant plutôt au niveau de la succession des populations .

CHAPITRE II D

ZOOPLANCTON

par

Olivier ARNAL :

- biomasse (poids sec, poids des matières organiques), et composition en carbone et azote organiques du zooplancton total.

Geneviève LE FEVRE-LEHOERFF :

- généralités : composition spécifique du zooplancton - sa diversité - cycle annuel à Gravelines,
- Holoplancton - Copépodes - Mysidacés - Cladocères - Appendiculaires.

France TOULARASTEL :

- Méroplancton : larves d'Annélides - Cnidaires - Décapodes,
- Holoplancton : Chaetognathes, Cténaïres.

avec la collaboration technique de

- Agnès LABBE
- Françoise NICOLAUD
- Jean-Yves QUINTIN

II - D - ZOOPLANCTON

I - METHODOLOGIE1 - Récolte des échantillons

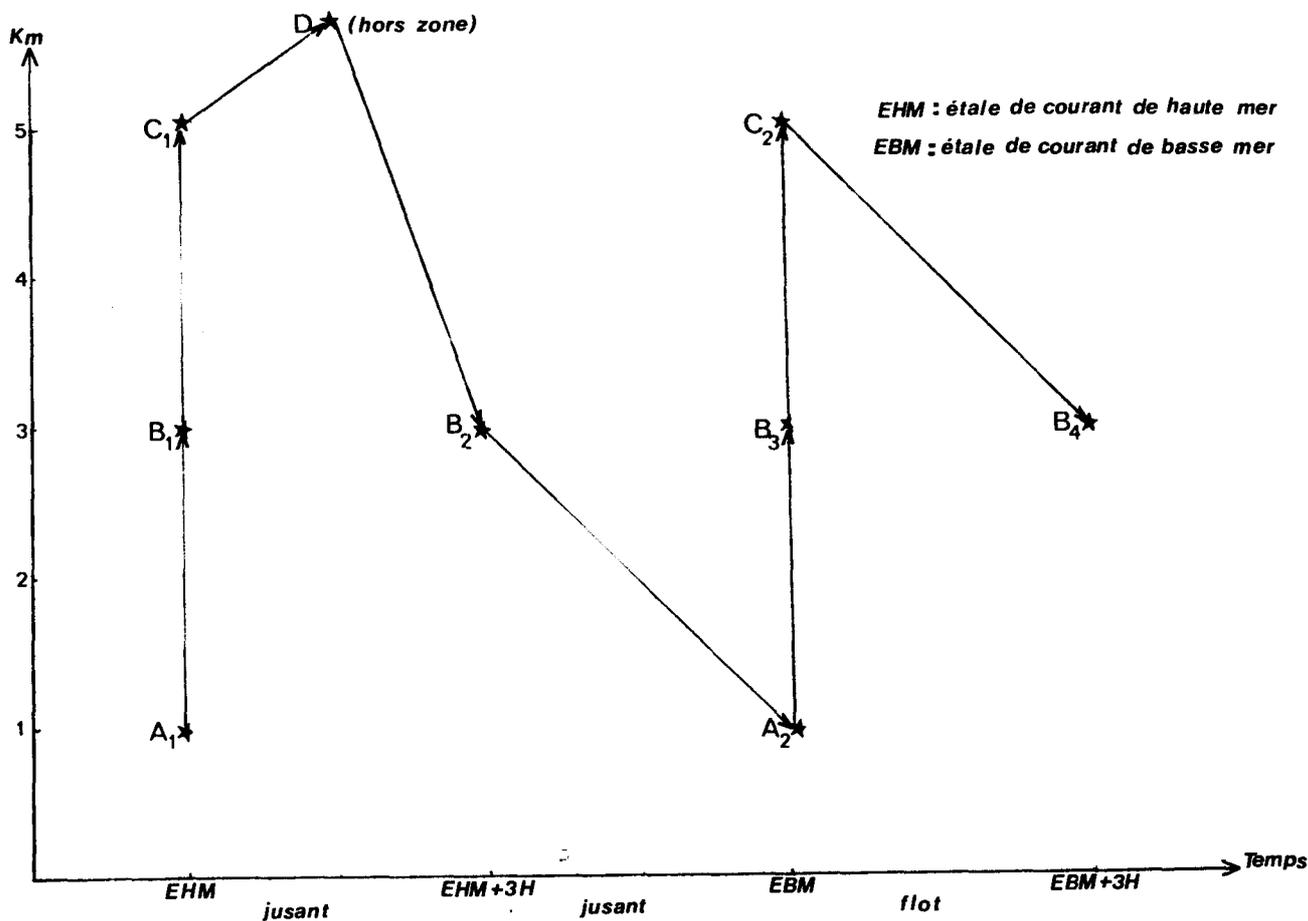
La stratégie de l'échantillonnage a été modifiée par rapport à celle utilisée en 1974-1975. Elle a été établie pour mieux répondre aux objectifs poursuivis compte tenu des caractéristiques du site et de l'expérience acquise au cours de la première année d'étude.

1.1- Choix des stations

Le nombre de points est considérablement réduit ; nous en avons choisi quatre (au lieu des 15 points en 1974-1975) qui devraient nous permettre de répondre aux préoccupations suivantes :

- a) Pour mettre en évidence un éventuel gradient d'abondance qualitatif et quantitatif entre la côte et le large, 3 points sont situés au droit du site sur une même radiale, à 0,5 milles (A), 1,5 milles (B) et 2 milles (C) de la côte. Les 3 points (A, B, C) de cette radiale sont échantillonnés aux deux étales successives de courant de haute mer (EHM) et de basse mer (EBM). où les conditions hydrologiques stables devraient favoriser les comparaisons entre ces points.
- b) Un point (D) situé à l'ouest de la radiale, à 1,5 milles de la côte, et en dehors de la zone influencée par la tache thermique prévue a été choisi comme référence écologique en prévision d'un éventuel suivi de l'impact thermique.
- c) D'autre part, l'étude de la variabilité du zooplancton présent dans les masses d'eaux qui défilent devant le site a été envisagée en échantillonnant le point médian de la radiale au cours d'un cycle de marée complet, toutes les 3 heures.

Il y a donc au total neuf stations échantillonnées selon le programme de base suivant :



Port de référence : DUNKERQUE.

Les étales de courant ou renverses se situent 2 heures avant la haute mer (EHM) et 4 heures après la basse mer (EBM), le courant de flot dure environ cinq heures et le jusant sept heures.

1.2- Types de prélèvements

Nous avons utilisé des filets WP2 (normes internationales, UNESCO, 1968) de vide de mailles 200 μ et 80 μ , pourvus d'un collecteur et d'un fluxmètre à hélice (marque TSURUMI) fixé solidement sur l'ouverture (de surface 0,25 m²). Nous avons donc connaissance du flux d'eau réellement filtrée par le filet.

Les filets 200 μ sont utilisés pour l'étude quantitative du zooplancton (comptage), ainsi que pour la mesure des paramètres de la biomasse. Les filets 80 μ recueillant les stades juvéniles de certaines espèces sont utilisés pour l'étude (par comptage) de leur démographie (ponte, croissance, taux de renouvellement...). Les coups de filets sont effectués verticalement, du fond vers la surface. Pour certaines stations, des séries de 5 prélèvements successifs effectués de manière identique (replicats) ont été réalisés dans la perspective de préciser la variabilité de l'échantillonnage.

La répartition et le nombre des échantillons prélevés à chaque mission s'organisaient de la façon suivante :

STATIONS	D Hors zone	B1 EHM	B3 EBM	A1, C1, A2, C2, B2, B4
coup de filet 200 μ				
- pour comptage	5	5	5	1
- pour biomasse	2	2	2	0
Coup de filet 80 μ	5	5	0	0

Sur la digue ouest de l'avant-port de DUNKERQUE, des prélèvements à la pompe ont été effectués chaque semaine. L'eau de mer pompée directement était filtrée sur soie 200 μ . Cette opération n'a pas donné de résultat intéressant, les échantillons récoltés étant trop chargés en matières en suspension ce qui rend leur observation particulièrement difficile.

1.3- Stockage des échantillons

A bord, les prélèvements destinés au comptage des espèces 200 μ et 80 μ sont tous formolés à 5%. Ceux prévus pour l'étude de la biomasse sont filtrés sur soie de 100 μ et congelés aussitôt.

1.4- Calendrier des missions

Les campagnes de prélèvements ont eu lieu tous les mois selon le calendrier suivant :

Date	Mission	Nombre total d'échantillons
20/08/76	G.13	24
20/09/76	G.14	25
18/10/76	G.15	25
18/11/76	G.16	25
17/12/76	G.17	7
07/01/77	G.17	15
17/01/77	G.18	35
15/02/77	G.19	33
19/03/77	G.20	17
12/04/77	G.21	15
14/05/77	G.22	11
09/06/77	G.23	31

2 - Analyse des échantillons au Laboratoire

2.1- Fractionnement en vue du comptage

Les échantillons formolés, destinés au comptage systématique, sont auparavant fractionnés en sous-échantillons par la méthode de la "boîte de MOTODA" (MOTODA, 1959).

Les fractions à compter sont observées dans des cuves de DOLLFUS, sous loupe binoculaire.

2.2- Comptage

Le comptage est effectué selon la méthode de FRONTIER (1972), modifiée et simplifiée.

Selon cet auteur, une bonne estimation de l'abondance d'une espèce dans l'échantillon est obtenue si au moins cent individus de cette espèce ont été comptés dans la fraction observée.

On en déduit que la fraction à compter sera d'autant plus petite que l'espèce est plus abondante. En particulier, dans le cas d'espèces très rares, il faudra normalement les compter dans la totalité de l'échantillon.

En pratique, il faut trouver un compromis qui nous a amené à adopter la méthode suivante :

- Pour quelques espèces très abondantes, la fraction donnée sera petite (elle est estimée à vue rapidement pour chaque échantillon) de sorte que nous puissions y compter au moins cent individus.
- Pour les espèces moins abondantes, la fraction sera d'autant plus grande que le nombre d'individus comptés pourra être suffisant.
- Enfin, pour les espèces rares, l'examen de la totalité de l'échantillon est nécessaire. Il faut remarquer que dans ce cas, seuls peuvent être comptés les individus de grande taille. En effet, lorsque les espèces sont rares et de petite taille, elles ne peuvent être distinguées tant la densité en individus du zooplancton est grande dans nos échantillons.

2.3- Difficultés relatives au comptage

Certains individus sont déterminés au niveau de l'espèce, d'autres au niveau du genre, d'autres enfin de façon moins approfondie (familles, groupes, classes) selon leurs importances quantitatives.

Par exemple, les Paracalanidés et les Pseudocalanidés (Copépodes Calanoïdes) qui rassemblent des espèces d'écologie différente, ne peuvent être différenciés rapidement au cours du comptage à la loupe binoculaire. Dans ce cas, nous comptons l'ensemble des individus des deux familles, puis nous prélevons au hasard 30 à 40 individus que nous déterminerons plus précisément au microscope en notant le sex-ratio et l'état de maturité des femelles. Les proportions sont extrapolées au niveau du comptage de l'ensemble des deux familles.

2.4- Mesures des biomasses

Les échantillons prévus pour l'étude de ce paramètre sont stockés au congélateur, après filtration à bord sur "soie" de 100 μ prépesée. La perte des échantillons prélevés de février à juillet 1977 lors du transport par camion frigorifique de BOULOGNE à BREST nous a obligé à étudier la biomasse à partir des échantillons formolés destinés au comptage. Nous avons pu recalculer le poids sec et le poids de matière organique entre échantillons formolés et congelés sur les périodes allant d'août à décembre 1976. Cependant, nous n'avons pu mesurer les poids de carbone et d'azote organiques pour la période allant de février à juillet 1977.

a) Poids sec

Les filtres porteurs de la matière planctonique retenue sont deshydratés à l'étuve, dans les conditions standard : 60° C. pendant 48 heures. Ils sont ensuite pesés, après refroidissement dans un dessiccateur.

Le poids sec de la matière planctonique seule est obtenu par différence entre le poids sec total et celui du filtre, pesé avant la filtration (précision de lecture de $\pm 0,1$ mg).

b) Poids des cendres et de la matière organique totale

- Poids des cendres

Après la mesure du poids sec, la matière planctonique séchée est séparée de son filtre (précision de lecture de $\pm 0,1$ mg).

Elle est alors déposée dans des creusets préalablement pesés. L'ensemble est de nouveau pesé de façon à connaître le poids de matière planctonique séchée réellement déposés dans les creusets.

Ceux-ci sont passés au four pour y subir une incinération à 600° C. pendant 48 heures. Afin d'éviter les projections de matières dans le four, nous avons monté la température progressivement par paliers de 50°, toutes les heures.

- Poids de la matière organique

Il est égal au poids sec diminué du poids de cendres, la matière organique ayant été brûlée au cours de l'incinération. Il représente l'essentiel de la biomasse du zooplancton dans la mesure où les échantillons sont prélevés avec un filet WP₂ de vide de maille de 200 µ ; bien qu'en toute rigueur le phytoplancton, lorsqu'il est en forte abondance, peut également être prélevé en période de blooms, (cas des *Phaeocystis* en avril-mai).

c) Dosages du carbone et de l'azote organique

C'est pour s'affranchir de l'influence des matières minérales en suspension dans l'eau que nous avons entrepris l'analyse directe du carbone (C) et de l'azote (N) organiques.

Divers auteurs ont en effet montré l'existence de corrélations liant les conditions écophysiologiques et les variations de la teneur et de la composition en C et N de diverses espèces du zooplancton (OMORI, 1969).

La méthode de dosage utilise le principe de la chromatographie en phase gazeuse. Après la mesure de leur poids sec, les échantillons sont broyés et homogénéisés au mortier. Une fraction de cet homogénat est prélevée puis pesée à l'électrobalance CAHN (précision de mesure de ± 1 µg), avant d'être introduite dans le microanalyseur (C.H.N. 185 B Autoanalyser "HEWLETT-PACKARD").

Par combustion en présence d'un oxydant (dioxyde de manganèse) mis en excès, la matière organique contenue dans l'échantillon est détruite et les gaz libérés (CO₂, NO₂, H₂O ...) sont entraînés par un courant permanent d'hélium.

L'appareil produit un enregistrement graphique présentant des pics dont les aires sont proportionnelles aux quantités de C et N présentes dans l'échantillon à doser.

La manipulation comporte donc nécessairement un étalonnage préalable avec une substance organique de composition connue (cyclohexanone, 2.4 dinitrophénylhydrazone) dosée pour différentes quantités initiales (précision de mesure de $\pm 1 \mu\text{g}$).

II - RESULTATS

1 - Liste faunistique

CNIDAIRES

Hydrozoaires

- . *Sarsia eximia* Allmann, 1871
- . *Sarsia prolifera* Forbes, 1848
- . *Sarsia tubulosa* Sars, 1835
- . *Sarsia gemmifera* Forbes, 1848
- . *Ectopleura dumortieri* Hartlaub, 1907
- . *Hybocodon prolifer* Hartlaub, 1907
- . Actinula (larve)
- . *Zanclaea costata* Allman, 1871
- . *Rathkea octopunctata* Browne, 1896
- . *Laodiciea undulata* Forbes & Goodsir
- . *Obelia* sp. Mayer, 1910
- . *Phialidium hemisphaericum* Leuckart, 1760
- . *Eucheilota maculata* Harlaub, 1897
- . *Eirene viridula* Peron & Lesueur

Scyphozoaires

- . Ephyryula (larve)

Anthozoaires

- . Cerinula (larve)

CTENAIRES

- . *Pleurobrachia pileus* Müller, 1776
- . *Beroe cucumis* Fabricius, 1780

NEMERTES

- . Pilidium (larve)

CHAETOGNATHES

- . *Sagitta setosa* Müller, 1847
- . *Sagitta elegans* Verril, 1873

ANNELIDES (larves)

- Aphroditidés . *Harmothoe* sp. Kinberg
- Phyllodocidés . *Phyllodoce* sp. Saint Joseph
- Syllidés . *Autolytus* sp. Saint Joseph
- Nereidés -
- Nephtydés . *Nephtys* sp.
- Spionidés . *Scolelepis ciliata* Kerferstein, 1862
- . *Scolelepis fuliginosa* Claparède, 1870
- . *Nerine* sp. Mesnil
- . *Spio* sp. Fabricius
- . *Pigospio* sp. Claparède
- . *Spiophanes bombyx* Claparède , 1870
- . *Polydora ciliata* Johnston, 1838
- . *Polydora coeca* Oersted, 1843
- . *Polydora ligni* Webster
- . *Polydora pulchra* Carazzi

- Magélonidés
- . *Magelona papillicornis* Müller, 1858

- Térébellidés
- . *Lanice conchilega* Pallas, 1766

- Amphicténéidés
- . *Lagis koréni* Malmgren, 1866

CUMACES

CLADOCERES

Polyphénéidés

- . *Daphnia* sp.
- . *Bosmina maritima* Müller (137 A)
- . *Evadne* sp. Lovén
- . *Podon* sp. Lilljeborg
- . *Penilia avirostris* Dana

COPEPODES

Calanoides

- . *Calanus helgolandicus* Claus, 1863
- . *Mecynocera clausi* Thompson, 1888
- . *Paracalanus parvus* Claus, 1863
- . *Pseudocalanus minutus* Kröyer, 19842
(= *Pseudocalanus elongatus* Boeck, 1872)
- . *Clausocalanus* sp. Giesbrecht, 1888
- . *Stephos minor* Scott, 1892
- . *Stephos* sp. Scott, 1892
- . *Temora longicornis* Müller, 1792
- . *Eurytemora hirundooides* Nordquist, 1792
- . *Centropages typicus* Kröyer, 1849
- . *Centropages hamatus* Lilljeborg, 1853
- . *Isias clavipes* Böeck, 1864
- . *Pseudocyclops* sp. Brady, 1872
- . *Anomalocera patersoni* Templeton, 1837
- . *Labidocera wollastoni* Lublock, 1857
- . *Parapontella brevicornis* Lublock, 1857
- . *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889
- . *Acartia discaudata* Giesbrecht, 1881

Cyclopoïdes

- . *Oithona* sp. Baird, 1843
- . *Euryte* sp.
- . *Cyclopoide* nd

Harpacticoides

- . *Oncaea* sp. Philippi, 1843
- . *Euterpina acutifrons* Dana
- . *Corycaeus* sp. Dana, 1849
- . *Clytemnestra* Dana, 1852
- . Peltidiidés

CIRRIPEDES

- . Nauplius (larve)
- . Cypris (larve)

MYSIDACES

- . *Gastrosaccus normani* G O Sars, 1877
- . *Gastrosaccus sanctus* Van Beneden, 1861
- . *Gastrosaccus spinifer* Goës, 1864
- . *Hemimysis lamornae* Couch, 1856
- . *Schistomysis ornata* G O Sars, 1864
- . *Schistomysis spiritus* Norman, 1860
- . *Paramysis arenosa* G O Sars, 1877
- . *Mesopodopsis slabberi* Van Beneden, 1861
- . *Acanthomysis longicornis* Milne-Edwardes, 1837

AMPHOPODES gammariens

DECAPODES (larves)

- Caridés
 - . *Crangon crangon* Fabricius
 - . Autres caridés
- Thalassinidés
 - . *Upogebia deltaura* Leach
- Paguridés
- Galathéidés
- Porcellanidés
- Brachyours
 - . *Ebalia* sp.
 - . *Pinnotheres pisum* Linné, 1767

MOLLUSQUES

- Pontes divers
- Pontes de *Littorina*
- Gastéropodes
- Bivalves

PHORONIDIENS

BRYOZOAIRES

- Cyphonautes (larves)

ECHINODERMES

Holothurides, larve "Auricularia"
 Echinides, larve "Pluteus"
 Stellérides, larve "Bipinnaria"
 larve "Brachiolaria"
 Ophiurides, larve "Ophiopluteus"

TUNICIERS

Appendiculaires

. *Oikopleura dioica* Fol, 1872

TELEOSTEENS oeufs et alevins

2 - Nombre total d'individus et principaux taxons.

Dans son ensemble, le zooplancton est caractérisé par le nombre total des individus de toutes les espèces qui le composent. Nous l'exprimons par unité de volume : $N/10 \text{ m}^3$.

Pour chaque prélèvement N est calculé après observation à la loupe, et comptage des taxons. Indépendamment des espèces rencontrées, il exprime donc avant tout l'abondance numérique du zooplancton, sans tenir compte de la diversité spécifique.

2.1- Variations saisonnières de N

Pour réduire l'amplitude des variations de N obtenu pour chaque prélèvement, nous utilisons son transformé $\log(N+1)$. Cette transformation stabilise les variances. Le nombre total d'individus du zooplancton (prélèvement de maille 200μ) présente un cycle annuel (fig. IV.1) en 1976-1977 identique dans son ensemble à celui observé en 1974-1975.

Il présente deux périodes extrêmes et des variations secondaires :

- l'hiver (décembre-janvier) est caractérisé par une abondance faible, (1.500 individus) dans des eaux de $5-6^\circ \text{ C}$. C'est le minimum annuel.
- la fin du printemps, en juin, correspond aux maxima d'abondance, 100 fois plus élevées qu'en hiver.

Nous comptons près de 700.000 individus début juin 1975 dans des eaux de 13°-14° C. et 150.000 individus fin juin 1977 dans des eaux de 17° C.

- en février, N augmente avec la température, et correspond aux arrivées successives de larves du méroplancton. C'est une période de production organique intense.
- en mars, N présente un pic suivi d'une baisse rapide, qui correspond à une transition dans la composition faunistique. Notons que cette diminution de N semble être en retard puisqu'elle apparaît en mai 1977 au lieu d'avril 1975.
- Durant tout l'été, le nombre total d'individus est élevé et stable, les eaux sont à une température maximale annuelle (17° - 20° C.).
- L'automne enfin, correspond à l'appauvrissement progressif à partir de novembre, du zooplancton.

Ce cycle d'un type classique, est comparable à ceux obtenus sur d'autres sites. Cependant le nombre total d'individus du zooplancton est plus élevé à GRAVELINES qu'à PALUEL et FLAMANVILLE, indépendamment de sa composition faunistique et les amplitudes de ses variations saisonnières y sont plus grandes.

La question reste donc de connaître les principaux taxons dont les pourcentages influent directement sur le nombre total.

2.2- Pourcentages et principaux taxons (Tableau 1 et Fig. IV.2)

Le nombre total d'individus est constitué d'août 1976 à juillet 1977 d'un nombre limité d'espèces, appartenant soit au méroplancton (plancton temporaire), soit à l'holoplancton (plancton permanent) dont l'effectif est supérieur à 1% de N.

Août 1976

Le méroplancton est très abondant et constitué de larves cyphonautes de bryozoaires (22%), de larves d'*Ophiuridés* (14,5%) et de larves de *Lanice* (6,5%). Les copépodes cyclopoïdes (holoplancton) sont également très abondants (26%).

Septembre 1976

Les copépodes cyclopoïdes sont dominants (21%). Les larves cyphonautes (16%) diminuent en importance, tandis que les copépodes calanoides *Paracalanus parvus* (12%), *Acartia clausi* (11%) et le copépode harpacticoides *Euterpina acutifrons* (11%) deviennent caractéristiques du zooplancton ; c'est la fin du méroplancton. Nous observons donc une assez grande diversité spécifique.

Octobre 1976

Le zooplancton est constitué principalement d'espèces holoplanctoniques. Les copépodes *Acartia clausi* (17,2%), *Paracalanus parvus* (19,6%) et les cyclopoïdes (13,5%) sont les plus abondants. A noter, une poussée de larves de cirripèdes (7,1%).

Novembre 1976

Du méroplancton, ne restent plus que *Lanice* (2,5%) les larves de bryozoaires (2,9%) et de cirripèdes (1,9%) soit moins de 8% de l'effectif total du zooplancton.

Seul l'holoplancton subsiste : *Euterpina acutifrons* domine (23%) suivi de *Acartia clausi* (13,1%) et *Paracalanus parvus* (11,6%). L'appendiculaire *Oikopleura dioica* atteint 22%.

Décembre 1976

Au début de l'hiver, nous voyons *Temora longicornis* (21,0%) et *Pseudocalanus minutus* (13%) dominer et prendre le relais de *Acartia clausi* (8%), *Paracalanus parvus* (> 10%), qui diminuent ainsi que *Euterpina acutifrons* (> 10%), le méroplancton concerne moins de 5% de N.

Janvier 1977

Le zooplancton est dominé par les copépodes holoplanctoniques ; *Temora longicornis* (27,6%) et *Pseudocalanus minutus* (21,4%). La diversité spécifique est faible puisque ces deux espèces constituent près de 50% de N.

Février 1977

Nous assistons dès la fin de janvier à l'apparition très rapide de larves de cirripèdes. C'est le premier contingent de larves méroplanctoniques de l'année. Elles constituent près de 38% du nombre total d'individus. Par ailleurs, l'holoplancton est dominé toujours par *Temora longicornis* (41%) le plus abondant des copépodes ; les copépodes harpacticoides disparaissent ce qui diminue ainsi la diversité spécifique.

Mars 1977

A partir de cette époque, nous voyons apparaître successivement des contingents de larves méroplanctoniques (30%). Après les cirripèdes (11,2%) ce sont les larves d'annelides avec *Lanice conchilega* (15,3%) espèce de grande taille et *Polydora ciliata* (4,4%). *Temora longicornis* est l'espèce dominante (51,6%) au moment d'une forte poussée phytoplanctonique.

Avril 1977

Le copépode *Temora longicornis* constitue plus de 55% du zooplancton, suivi de *Centropages hamatus* (11%) et *Acartia clausi* (9%). Le méroplancton est peu abondant (cirripèdes : 6,3%), la diversité spécifique est donc faible.

Mai 1977

La part due au méroplancton augmente à nouveau (20%). Les larves d'annelides dominent avec *Lanice conchilega* (15,4%) tandis qu'apparaissent des larves de bivalves (2%) et des ophioplutei (1,9%). L'holoplancton est dominant avec *Temora longicornis* surtout (32,3%). Le nombre d'espèces abondantes est plus élevé qu'en avril.

Juin 1977

L'espèce *Lanice conchilega* (18,8%) constitue l'essentiel du méroplancton. Pour le reste, *Temora longicornis* (53%) domine encore le zooplancton, mais déjà les copépodes *Centropages hamatus* (9,6%), *Acartia clausi* (6,5%) et *Pseudocalanus minutus* (4,7%) vont le supplanter.

Juillet 1977

Le zooplancton au début de l'été est caractérisé par une bonne diversité spécifique des copépodes principalement *Temora longicornis* (37,6%), *Centropages hamatus* (25,7%), *Acartia clausi* (13,8%), et *Pseudocalanus minutus* (12,6%).

Cet accroissement de plusieurs espèces de copépodes fait disparaître l'importance relative des autres espèces et particulièrement du méroplancton qui existe toujours, constitué principalement de larves de bryozoaires (cyphonautes) et d'échinodermes (Plutei).

A GRAVELINES, nous observons donc un assez faible nombre d'espèces et la grande importance du copépode *Temora longicornis* qui domine dans le nombre total d'individus de février à juin à plus de 50%.

2.3- Répartition géographique du nombre total d'individus (fig. IV.3).

Au point médian de la radiale côte/large, le nombre total d'individus ne varie pas de façon significative entre les deux étales de courants, de sorte que nous ne voyons pas de cycle de N lié à la marée.

Aux trois points de cette radiale, nous observons des différences significatives entre le point côtier (A) et les deux autres points situés plus au large (B, C). Tout d'abord N est beaucoup moins stable à la côte, mais surtout il est plus faible d'août à février et plutôt plus élevé de mars à juillet qu'aux stations plus au large.

Notons que ceci n'apparaît qu'à l'étale de haute mer. A l'étale de basse mer, la station côtière n'est pas significativement différente des deux autres stations de la radiale.

Il apparaît donc nécessaire de consulter les paramètres hydrologiques et de détailler les espèces observées à ces stations afin d'évaluer les causes de ce phénomène.

3 - Biomasse du zooplancton

Composition chimique globale (matière organique) et élémentaire (carbone et azote organiques).

3.1- Poids sec

Le poids sec du zooplancton (mg/m³) a été mesuré pour chaque campagne à GRAVELINES.

a) Variations saisonnières du poids sec moyen (fig. IV.4).

Elevé en été à partir de mai et jusqu'en octobre, le poids sec atteint son maximum en juin 1977 avec 250 mg/m³ tandis qu'en hiver, il est minimal, particulièrement en décembre où nous mesurons moins de 20 mg/m³, soit 8% de la valeur maximale de juin. Le poids sec est intermédiaire aux époques de transitions, c'est-à-dire en novembre 1976 (80 mg/m³) et dès février 1977 (60 mg/m³).

En moyenne, les valeurs du poids sec à GRAVELINES ne sont pas éloignées de celles trouvées sur d'autres sites de la Manche ; elles sont cependant relativement plus élevées et présentent des variations saisonnières d'ampli-

b) Variations du poids sec entre les stations (fig.4).

En 1974-1975, nous avons montré l'existence d'un gradient côte/large caractérisé par un poids sec nettement plus élevé (environ deux fois plus) en bordure côtière (station 6), que plus au large (station 11). En 1976-1977, il est sensiblement plus élevé à l'étale de haute mer qu'à celle de basse mer, sans que cette différence soit significative.

Le poids sec ne varie pratiquement pas au cours du cycle de marée, mais il est par contre plus élevé à la côte qu'au large. Il importe donc, dès lors, de connaître sa teneur en matières organiques pour éliminer la part d'influence due aux matières inorganiques en suspension dans l'eau.

3.2- Matières organiques

Les matières organiques s'expriment en teneur du poids sec après combustion de celui-ci.

a) Teneur en matières organiques (fig. IV.5)

Variations saisonnières

En 1976-1977, le taux moyen de matières organiques contenues dans le poids sec est de 65% alors qu'il n'était que de 42% en 1974-1975. Cette différence s'explique par le fait qu'en 1974-1975 le tiers des stations échantillonnées étaient côtières et caractérisées par une teneur faible (moins de 30%), tandis qu'en 1976-1977, seule la station médiane de la radiale est échantillonnée

Il n'y a pas de cycle annuel net de la teneur en matières organiques bien que dans l'ensemble ce paramètre varie en sens inverse du poids sec. Les teneurs observées à GRAVELINES sont en moyenne plus faibles que celles mesurées par certains auteurs. Les valeurs mesurées sont généralement supérieures à 70%, le plus souvent comprises entre 75% et 85% (CURL, 1962 ; LE BORGNE, 1975).

Distribution géographique

En 1974-1975, la teneur en matières organiques était plus élevée au large (station 11) qu'à la côte (station 6), les eaux côtières étant comme nous l'avons vu plus chargées en matières minérales (sables, sédiments...) que les eaux du large, plus "propres".

En 1976-1977, ce taux de matières organiques ne varie pas significativement entre les deux étales de courants de haute et basse mer. Il y a donc une assez bonne stabilité au cours de la marée de la teneur en matières organiques.

b) Poids de matières organiques (fig.IV.6)

Il est calculé à partir du poids sec compte tenu de la teneur en matières organiques.

Variations saisonnières

Du fait de la relative stabilité dans le temps de sa teneur en poids sec, le poids de matières organiques présente un cycle annuel du même type que celui du poids sec avec des amplitudes plus atténuées. Un maximum en juin : 160 mg/m³ en 77 et 230 mg/m³ en 75 ce qui représente une différence moins marquée que celle du poids sec entre les deux années d'étude. Une augmentation liée à une production globale de matières organiques dès fin janvier 1977, (45 mg/m³ en février 1977) et surtout dès fin avril. Un minimum hivernal de l'ordre de 20 mg/m³ en janvier 1977, soit environ 9% du maximum de juin. Cette mesure apparaît donc comme une meilleure estimation de la biomasse que le poids sec, car elle élimine l'influence non négligeable des particules minérales en suspension dans les eaux, et stabilise les variations du poids sec. Les valeurs de biomasse exprimées en poids de matières organiques sont à GRAVELINES supérieures à celles mesurées sur d'autres sites de la Manche (PALUEL, FLAMANVILLE).

Répartition géographique de la matière organique :

En juin 1975 le poids de matières organiques mesuré est beaucoup plus important à la côte (point 6), jusqu'à 4 fois plus, qu'au large (points 10 et 11). Ce gradient côte/large est identique à celui observé pour le poids sec, bien que pondéré par les teneurs en matières organiques plus faibles à la côte. Néanmoins, il semble que la production secondaire soit plus importante dans la frange côtière. En 1977, nous ne remarquons pas de différence significative entre deux étales successives de courant.

Comme le poids sec, le poids de matières organiques est assez stable au cours du cycle de marée, mais il présente un gradient côte/large plus marqué.

c) Relation entre le poids de matières organiques et le poids sec (fig. IV.7)

En 1974-1975, pour les 15 stations échantillonnées, nous obtenons la relation

$$\text{Poids sec} \approx 2,5 \times \text{Poids de matières organiques}$$

tandis qu'en 1976-1977, à partir d'échantillons formolés prélevés au point médian, la relation devient :

$$\text{Poids sec} = 1,55 \times \text{poids de matières organiques.}$$

Cette différence peut être attribuée principalement à un changement de la stratégie d'échantillonnage entre les deux années d'étude.

3.3- Composition chimique élémentaire en Carbone (C) et en Azote (N) organiques du zooplancton.

a) Teneurs en pourcentages du poids sec (fig. IV.8 et IV.9).

Nous mesurons en moyenne sur l'année 1976-1977, 25% de Carbone et 4,4% d'Azote organiques contenus dans le poids sec. En 1974-1975, nous trouvons respectivement 20% et 3,3%. Ces valeurs sont assez stables au cours d'une année ; elles fluctuent entre 20 et 30% de Carbone organique et varient en sens inverse du poids sec. Divers auteurs ont trouvé des valeurs allant de 25% à 40% avec un optimum vers 30-35% (LE BORGNE, 1975) pour des prélèvements réalisés au large d'ABIDJAN. Dans le cas des eaux côtières encore peu étudiées, nous trouvons des valeurs très voisines sur les sites de PALUEL et de FLAMANVILLE.

Répartition géographique :

Les taux de Carbone et d'Azote organiques sont plus élevés à la côte (station 6) qu'au large (stations 10 et 11). C'est ce que nous avons observé en 1974-1975. En 1976, nous ne voyons pas de différence significative entre les deux étales de courant. Les taux de Carbone et d'Azote organiques sont donc stables dans le temps, mais présentent dans l'espace une abondance côtière qui rappelle celle du nombre total d'individus du zooplancton.

b) Poids de Carbone et d'Azote organiques (fig. IV.10).

Pour les deux années étudiées, les poids de Carbone et d'Azote organiques présentent des cycles saisonniers très voisins entre eux, et avec celui du poids de la matière organique totale. Nous trouvons également un poids de Carbone maximal en juin (150 mg/m³) et minimal en hiver (moins de 20 mg/m³, soit près de 13% du maximum de juin), une augmentation dès la fin de janvier jusqu'en juin, puis une baisse continue jusqu'en octobre. Ce cycle présente des amplitudes moins grandes que celui du poids de matières organiques. Comme les autres paramètres de la biomasse, le poids de Carbone organique semble plus élevé à GRAVELINES qu'à PALUEL et FLAMANVILLE au niveau de l'avancement actuel de nos travaux.

Répartition géographique (fig. IV.10 et IV.11)

En 1974-1975, le poids de Carbone organique est plus élevé à la côte (station 6) qu'au large (stations 10 et 11), mais ce gradient est cependant moins marqué que celui du poids de matière organique totale. Le rôle de la rivière Aa semble ici être non négligeable. En effet, à la station 4 située à son débouché, nous observons plus de 300 mg/m³ de Carbone organique, soit près de 6 fois plus qu'au large (station 14) en juin 1975. Il semblerait que la zone très proche de la côte, influencée par les eaux de l'Aa soit caractérisée par une productivité secondaire plus importante qu'au large.

Relation entre le poids de Carbone organique et le poids sec (Fig. IV.12)

Bien que le poids de Carbone organique soit calculé à partir du poids sec multiplié par la teneur, il nous a semblé intéressant pour des raisons pratiques d'établir la relation entre ces deux paramètres.

Pour 16 observations de juillet 1976 à janvier 1977, nous trouvons la relation suivante :

$$(C.) \text{ org. (mg/m}^3) = 0,19. \text{ Poids sec} - 2,31 \quad \text{avec } r = 0,92.$$

Il apparaît donc que le poids de Carbone organique est plus étroitement corrélié au poids sec que le poids de matières organiques.

c) Etude du rapport C/N

Le rapport C/N traduit d'une certaine manière la composition chimique élémentaire à un moment donné du zooplancton. Il peut correspondre à un état physiologique ou à une population planctonique donnée.

Variations saisonnières : (fig. IV.13 et IV.14).

Il n'apparaît pas de cycle saisonnier net de C/N. Ce rapport peut varier plus entre les stations d'une même campagne qu'entre campagnes différentes. Compris entre 5 et 10, il reste donc assez stable, ce qui le rend particulièrement intéressant pour caractériser la composition chimique du zooplancton à GRAVELINES. La valeur moyenne annuelle est de 5,88 en 1974-1975 et de 5,86 en 1976-1977. Ce rapport est compris entre 5 et 6 de mars à septembre en période d'accroissement d'abondance ; en période hivernale pauvre, ce rapport C/N peut atteindre des valeurs plus élevées (entre 8 et 10).

Dans l'ensemble, les valeurs obtenues correspondent à celles obtenues par nous-mêmes à PALUEL et à FLAMANVILLE (Manche) ; elles sont cependant légèrement supérieures à GRAVELINES. Pour des stations du large, divers auteurs ont trouvé des valeurs légèrement plus faibles du rapport C/N, entre 4 et 6 pour l'upwelling marocain (BOUCHER, SAMAIN, 1974) et 4,6 pour les eaux oligotrophes du large d'ABIDJAN (LE BORGNE, 1975).

Répartition géographique du rapport C/N :

En 1974-1975, le rapport C/N présente une dispersion entre stations plus ou moins grande selon la saison. En période d'abondance de juin, la dispersion est faible tandis qu'elle est plus grande en hiver. Dans l'ensemble, il apparaît que C/N est plus faible dans la frange littorale de mars à mai qu'au large, et plus élevé de juillet à octobre. En 1976-1977, il n'y a pas de différence significative de C/N entre 2 étales successives de courant.

Le rapport C/N présente donc une bonne stabilité dans le temps et dans l'espace. Il caractérise le zooplancton, son état physiologique et sa composition chimique élémentaire.

3.4- Conclusion

La biomasse du zooplancton a été mesurée à GRAVELINES du point de vue global (poids sec), et de sa composition chimique (poids de matière organique, de Carbone et d'Azote organiques). Les prélèvements réalisés nous ont permis d'obtenir un certain nombre de résultats dont l'intérêt suggère de les détailler davantage au niveau spécifique et géographique à l'avenir.

Nous distinguons principalement : (fig. IV.15)

- une période hivernale, pauvre, avec peu d'espèces et de faible production. Cette dernière correspond principalement au maintien des populations (essentiellement des copépodes) existantes.
- une période printanière, caractérisée par une forte production organique, à commencer par les Cirripèdes dès fin janvier. La biomasse augmente progressivement avec les arrivées successives de larves du méroplancton.

- une période estivale, de biomasse élevée, à partir de mai avec un maximum en juin correspondant à un très grand nombre d'individus méroplanctoniques et holoplanctoniques, succédant au bloom printanier du phytoplancton.

Comme nous l'avons vu en 1974-1975, la biomasse zooplanctonique semble plus élevée dans la zone de la frange littorale, particulièrement entre le débouché de l'Aa et la digue ouest de l'avant-port de DUNKERQUE.

Les poids de matière organique et surtout de Carbone organique constituent ainsi de bonnes estimations de la biomasse. Ils représentent en outre la fraction assimilable par les échelons supérieurs du réseau alimentaire.

D'autre part, Carbone et Azote étant liés par une relation constante, il semble important de s'attacher à leur analyse dans la mesure où ils caractérisent la composition spécifique et un certain état physiologique du zooplancton, au sein de l'écosystème. De ces deux aspects, il ressort que la mesure du poids sec et l'analyse de la composition élémentaire en Carbone et Azote organiques sont indispensables quantitativement et qualitativement pour évaluer l'impact thermique au niveau de la production secondaire pélagique.

4 - Variations quantitatives des principales espèces zooplanctoniques

4.1- Méropplancton

a) Introduction

On appelle méropplancton ou plancton temporaire une grande partie du zooplancton composée d'animaux dont la plus grande période de la vie se passe sur le fond, sous forme vagile ou sédentaire. Ainsi, seuls les oeufs, larves ou phases sexuées à vocation d'essaimage de nombreux organismes de la faune benthique vivent librement dans l'eau de mer. C'est le cas des crustacés décapodes et de nombreux vers, hydrides, échinodermes, etc...

Le méropplancton présente finalement un double intérêt à la fois comme nourriture et prédateur dans la chaîne alimentaire pélagique, et comme maillon d'une chaîne biologique qui assure la survie et le renouvellement des peuplements des fonds et de l'estran.

Ainsi, on peut concevoir qu'un "traumatisme" (en l'occurrence un choc thermique) s'il peut avoir des effets directs sur l'holoplancton en tuant des

organismes ou en favorisant la prolifération d'autres pourrait avoir des répercussions importantes en agissant directement sur le méroplancton et provoquant indirectement des changements dans la composition de la faune du fond. Nous citerons seulement à ce propos l'intérêt de nombreux crustacés qui servent de nourriture aux poissons plats et celui de vers tubicoles qui, en fixant les sédiments, jouent un rôle dans la configuration géomorphologique du littoral (voir *Polydora ciliata*).

b) Larves d'annélides

Les larves d'annélides représentent une partie importante du zooplancton. Elles correspondent à des adultes qui vivent le plus souvent sur le fond et qui constituent, eux, une bonne partie de la nourriture des crustacés et poissons de fond.

On sait que les émissions de larvès se font dès le premier réchauffement printanier qui, de façon plus ou moins directe, agit sur la maturation sexuelle des adultes (BODO, 1963 ; GUERIN, 1970).

Nous donnerons les résultats des observations sur le cycle du zooplancton à GRAVELINES pour la 2ème phase de l'étude (août 1976 à juin 1977) et nous ferons ensuite la comparaison avec les résultats de l'année précédente.

Nous avons recensés des larves d'annélides de 14 genres différents dont six appartiennent à la famille des Spionidés. Parmi les larves inventoriées la première année, deux espèces sont absentes lors de la 2ème phase : *Polydora coeca* et *Polydora ligni*.

Certaines larves sont déterminées avec précision jusqu'au niveau de l'espèce, exemple 4 espèces du genre *Polydora* (voir liste), pour d'autres, on ne peut donner que le genre, exemple *Nephtys*, pour d'autres encore, nous nous arrêtons au niveau de la famille, exemple Aphroditidés, la différenciation exigeant des examens plus approfondis relève alors du spécialiste et dépasse le cadre de cet "état de référence".

Variations saisonnières :

La courbe représentative des variations saisonnières des larves d'annélides (fig. IV.16) montre une période d'abondance en automne 1976 et en juin 1977. En fait, cette courbe suit sensiblement le même profil que celles qui figurent les variations des larves du térébellidé *Lanice* et celle des spionidés étant donné que ce sont de loin les plus nombreuses. Toutes les autres larves, nephtydés, phyllodocidés, aphroditidés sont en nombre nettement inférieur.

La figure IV.16 représente donc les courbes des variations saisonnières du nombre total de larves d'annélides, des larves de spionidés et de celles de *Lanice conchilega*.

Lanice conchilega (Térébellidés) : les larves de cette espèce sont facilement reconnaissables : logées dans un fourreau transparent ouvert aux extrémités, elles présentent une bonne flottabilité et une défense (relative) vis-à-vis des petits prédateurs. Ainsi, bien adaptées à la vie planctonique, les larves peuvent être disséminées par les courants loin de leur lieu d'origine.

Les adultes sont des vers tubicoles qui peuplent tous les sables à tous les niveaux (GLACON, 1975).

Les larves de *Lanice conchilega* sont présentes dans tous les échantillons de zooplancton prélevés lors de la 2ème phase d'étude ; leur nombre moyen par campagne varie d'une dizaine à 9.600 par 10 m³. On en voit beaucoup en automne, juqu'en décembre 1976, puis de nouveau dès le mois de mars et jusqu'en été, le pic d'abondance se situe en juin.

La courbe des variations saisonnières quantitatives de ces larves (fig. IV.18) a la même allure que celle établie l'année précédente mis à part les quantités enregistrées en octobre et novembre qui sont nettement plus fortes lors de la 2ème phase. On peut attribuer cela aux fortes chaleurs de l'été 1976 et à la température de l'eau encore à 10° fin novembre (l'on verra à ce propos d'autres exemples).

SPIONIDES : les larves des annélides de cette famille sont toutes typiquement planctoniques ; il s'agit de larves armées de grandes soies (ce qui leur assurent flottabilité et défense contre les prédateurs). De bonnes études ont été faites sur la systématique de ces larves (HANNERZ, 1956) ce qui nous permet une détermination à l'espèce dans beaucoup de cas. De plus, la détermination le plus souvent basée sur la forme des chromatophores et les yeux reste possible après la fixation au formol et les mauvais traitements tels que le transport et le fractionnement. Les larves sont émises en très grande quantité.

Polydora spp. : les larves de ce genre possèdent des chromatophores noirs (mélanophores) très caractéristiques qui permettent la détermination de l'espèce. Nous avons retrouvé à GRAVELINES *Polydora ciliata* abondante au printemps et *P. pulchra* seulement en été et en petit nombre. Les larves de

c) Cnidaires

Les cnidaires sont représentés dans le zooplancton de GRAVELINES par des hydroméduses et des larves de cérianthaires.

La courbe des variations saisonnières du nombre total de cnidaires (fig.IV.23) montre un maximum en été et en automne 1976, et un pic assez marqué en février. En été il s'agit d'hydroméduses, en février, il s'agit exclusivement des larves "cerinula" qui correspondent aux cérianthaires des fonds sableux *Cerianthus loyidi*.

On observe un palier au printemps puis une chute non expliquée qui ne correspond à aucune observation précédente tant à GRAVELINES qu'aux autres sites : partout où l'on a étudié les hydroméduses en Manche, on a vu une phase maximale entre mai et août.

En 1974-75, on observait bien le même pic dû au "Cerinula" en hiver et un maximum d'hydroméduses en juin.

Espèces observées (voir liste faunistique)

Les espèces observées lors de la 2ème phase d'étude sont les mêmes que celles inventoriées en 1974-1975, mais leur nombre est toujours très inférieur. Les plus communes sont *Obelia* et *Phialidium* présentes de mars à novembre. Les autres sont réparties de façon plus précises dans l'année et souvent selon la température de l'eau.

Sarsia tubulosa : c'est l'espèce la plus "hivernale". On la trouve dans des eaux de moins de 15° en hiver et jusqu'en mars (eau à 8°). Cette période de présence correspond à la fois aux basses températures et aux basses salinités (34‰).

Hybocodon prolifer : espèce présente aussi dans les eaux froides. On la rencontre tant que la température est inférieure à 14°, sa période de "prolifération" (reproduction asexuée par bourgeonnement, suivie de reproduction sexuée) a lieu au mois de mai au moment où la température est entre 10° et 11°. Des observations précises ont été faites sur plusieurs sites et sur plusieurs années (KRAMP, 1927, AURICH, 1957, BODO, 1963), toutes concordent parfaitement en ce qui concerne le cycle saisonnier de cette espèce (voir rapports précédents).

Sarsia gemmifera et *Ectopleura dumortieri* : ce sont deux espèces estivales présentes de juin à septembre lorsque la température de l'eau se situe entre 15° et 20°.

Eucheilota maculata : c'est l'espèce la plus nettement estivale. On en observe quelques beaux spécimens en août et septembre quand l'eau est respectivement à 20° et 17°.

N.B. :

Dans les prélèvements de 1974-1975, l'espèce *Rathkea octopunctata* était la plus abondante. Nous en observons très peu en 1976. Ceci s'explique du fait que les stations étudiées ne sont pas exactement les mêmes lors des 2 cycles d'étude. En 1974, on étudiait plusieurs points proches de la côte dont un au débouché de la rivière Aa, où *Rathkea octopunctata* était abondante.

Il s'avère finalement que l'effectif des cnidaires recensés en 1976-1977 est très faible et que l'absence en juin et juillet est quasi "anormale". Nous retiendrons trois espèces intéressantes à suivre en priorité, *Hybocodon prolifer*, sensible à l'élévation de température, *Rathkea octopunctata*, qui supporte la dessalure, *Eucheilota maculata*, présente dans des eaux dont la température dépasse 17°.

Il faut retenir que les cnidaires, s'ils ne sont pas "intéressants" du point de vue biomasse en temps que nourriture des poissons par exemple, sont eux-mêmes des carnassiers prédateurs très importants et que la prolifération de tels organismes peut provoquer des déséquilibres dans la composition du zooplancton.

D'un autre point de vue, il faut savoir qu'il s'agit pour la plupart de la phase libre sexuée de polypes fixés qui, sous forme d'arbuscules plus ou moins fournis, peuvent obstruer des canalisations.

d) Larves de décapodes (fig. IV.24)

La courbe des variations saisonnières des larves de décapodes montre un plateau de faible quantité d'août à octobre, un minimum de novembre à janvier, et deux pics successifs en avril et en juin.

En été et en automne on trouve des larves de caridés (essentiellement des crangonidés) des thalassinides, des porcellanidés ; en hiver, il reste quelques crangonidés et les premières larves de brachyoures.

En février, la moyenne commence à augmenter régulièrement jusqu'en juin. D'abord il s'agit de larves de paguridés, puis en mars et avril de zoés de brachyoures très diverses (que nous ne déterminons pas plus précisément). Le pic de juin correspond aux larves de brachyoures, de crangonidés et aux premières porcellanides ; c'est le moment où la diversité spécifique est la plus grande.

e) Larves de cirripèdes (Fig. IV.25)

Ces crustacés vivent à l'état adulte fixés sur les substrats durs (roches, digues, épaves, ouvrages...) à faible profondeur. Eléments des salissures marines, ils se nourrissent principalement en filtrant l'eau. Les adultes fixés libèrent des oeufs qui donneront une larve nageuse *Nauplius*, puis par mues successives, une larve *Cypris* dernier stade planctonique avant la fixation sur un support adéquat. Nous avons recueilli des larves *Nauplii* et *Cypris* dès la fin de janvier 1975 et 1977.

Variations saisonnières :

Le cycle annuel des cirripèdes est caractéristique et bien net. Nous observons trois pics d'abondances élevées : le premier en mars pour les larves *Nauplii* et en avril pour le stade *Cypris* correspondant. Ce pic, le plus important, correspond à l'espèce *Balanus balanoides* que nous avons observée à PALUEL et FLAMANVILLE. Elle apparaît dès fin janvier alors que les eaux sont très froides (5-7°). (CRISP, 1959) note que la ponte ne peut avoir lieu si la température des eaux dépasse le seuil de 10° C.; (ce qui pourrait bien être le cas à l'intérieur de la tache thermique).

D'après BARNES (1963), les oeufs se développent en 30-40 jours (à 7°-8° C.) et il faut autant de temps pour que la larve *Nauplius* se transforme en larve *Cypris* ; ceci correspond à nos observations.

Les larves de *Balanus balanoides* représentent en nombre d'individus 40% du zooplancton total de février. Nous les voyons disparaître en avril, ce qui pourrait signifier qu'elles se fixent à cette époque de l'année sur les substrats.

Un 2ème pic d'abondance s'observe en été, particulièrement en juin, s'étend jusqu'à août et regroupe probablement plusieurs espèces dont *Balanus crenatus* (avril-mai, HECQ J.H., 1975), *Chthamalus sp.* (juin), et *Balanus perforatus*. Nous n'avons cependant pas différencié ces espèces au niveau de nos comptages. Ces espèces se reproduisent dans des eaux plus chaudes (12° C.). En septembre, on observe un 3ème pic de *Nauplii* correspondant à l'espèce *Elminius modestus*, qui émet ses larves dans des eaux chaudes (✓/8°C.).

Fin décembre correspond au minimum d'abondance, des larves de cirripèdes (moins de 6 individus par 10 m3). Enfin nous observons en 1974-1975 une abondance plus grande à la côte, peut être favorisée par la digue de l'avant-port de DUNKERQUE, où peuvent se fixer les balanes.

f) Larves de mollusques (Fig. IV.26)

- mollusques lamelibranches :

Nous n'avons pas différencié les espèces au cours du comptage. Abondantes dès avril et jusqu'en septembre, ils présentent un pic d'abondance maximale en mai 77 (eaux de 12° C. où nous trouvons plus de 10.000 individus par 10 m3. Il pourrait s'agir de veligères de moules (*Mytilus edulis*) cultivées entre Wimereux et Boulogne.

N'oublions pas non plus la présence probable de larves de *Tellina fabula* et *Abra alba* dont les adultes ont été trouvés dans le substrat sur le site.*

Janvier et février sont les mois les plus pauvres en larves de bivalves (eaux de 5-7°C.). Comme les cirripèdes, les bivalves peuvent se fixer sur des substrats durs immergés, et constituer des salissures marines. Ils présentent également une abondance côtière significative.

- mollusques gastéropodes :

Nous trouvons 2 pics d'abondances bien distincts : le premier en mai dans des eaux de plus de 10° C. correspond aux littorines (*Littorina littorea*) le second en octobre (14° C.). Bien que nous n'ayons pas différencié d'espèces au cours du comptage, il pourrait exister des larves d'*Hydrobia sp.** Par contre, nous n'observons pas de gradient côte/large pour ces larves.

* Etude écologique du site de GRAVELINES, EDF-CNEXO, 1976

g) Larves d'Echinodermes (Fig. IV.27)

Nous trouvons dans le zooplancton à GRAVELINES des larves d'ophiures, d'oursins et d'étoiles de mer provenant d'adultes benthiques.

Au cours de l'année, nous pouvons observer 3 périodes caractéristiques :

- dès mars 1975, mais seulement en avril 1976, un contingent de larves de stellérides ; tout d'abord des larves jeunes, "bipinnaria" en mars, puis des larves plus âgées, "brachiolaria" en avril-mai 1975 et 1976.
- En mai, un pic d'abondance de larves d'échinodermes où l'on trouve en majorité des ophioplutei et des larves de stelléridés, mais aussi des échinoplutei.
- En août, un maximum annuel, essentiellement dû aux ophioplutei.

Nous trouvons donc à GRAVELINES surtout des larves d'ophiuridés, d'avril à octobre avec un maximum en août. A cette époque elles sont quantitativement les plus abondantes dans nos échantillons et sont donc caractéristiques du zooplancton d'août. Il peut s'agir des espèces rencontrées sur le site, telles *Ophiura albida**, *Ophiothrix fragilis* (HECQ J.H. 1975) et surtout *Ophiura texturata** observées dans le domaine benthique. Leurs larves se développent dans des eaux plutôt chaudes, puis disparaissent du plancton vers août. C'est à cette date qu'elles pourraient coloniser le domaine benthique.

Puis, par ordre d'abondance décroissante, viennent les larves de stellérides, qui sont les premières à arriver au printemps. Elles correspondent à l'espèce *Asterias rubens* dont les oeufs seraient émis dans des eaux de 8° C. et plus. Les larves sont présentes jusqu'en juin, puis disparaissent.

Enfin, les larves échinopluteus d'échinidés sont moins représentées à GRAVELINES. On ne les trouve qu'en avril et mai et disparaissent en juin. Il pourrait s'agir des 3 espèces répertoriées par ailleurs dans le domaine benthique qui sont *Echinocardium cordatum*, *Echinocyanus pusillus*, *Psammechinus miliaris**, très peu nombreuses sur le site. Il semble, d'autre part, qu'il y ait plus de larves d'échinodermes au large qu'à la côte.

* cf. Etude écologique de projet, site GRAVELINES, CNEOX EDF, 1976

Nous observons à GRAVELINES des larves "cyphonautes" de bryozoaires durant toute l'année. C'est en décembre-janvier qu'il y en a le moins. Le maximum se situe en août (eaux de 20° C.). Il devrait correspondre à l'espèce *Electra pilosa** observée dans la macrofaune benthique, en particulier à la station 12 proche de la digue.

En avril-mai (eaux de 9° C.), il y a une poussée de larves cyphonautes moins importante qui pourrait bien être des *Alcyonidium* sp.* dont quelques colonies ont également été observées dans la macrofaune benthique. Les larves cyphonautes dominent quantitativement le zooplancton en août 1976. (21%). Elles pourraient être apportées sur le site par les courants depuis les zones rocheuses où elles se fixent généralement.

i) Oeufs et larves de poissons (Fig. IV.29)

Nous avons tenté de comparer nos observations (maille de nos filets = 200 μ) aux résultats obtenus par l'ISTPM. A GRAVELINES, nous trouvons des oeufs de poissons dès le mois de février et jusqu'en août. Le sprat (*Sprattus sprattus*) est le plus abondant. Il émet ses oeufs dès février (eaux de 7° C.) ; nous les voyons dans nos échantillons jusqu'en juillet ; ils donnent naissance à des alevins qui apparaissent dès le mois de mars.

C'est en mai 1975 et en mars 1976 que nous trouvons le maximum d'oeufs (environ 50 oeufs/10 m³). Il est possible que le retard en 1975 soit lié au refroidissement des eaux en avril qui pourrait avoir un effet inhibiteur sur le processus dès la ponte, ainsi que sur le développement normal des oeufs.

En mars, les oeufs que nous observons correspondraient à ceux de la sole (données ISTPM). Nous les retrouvons jusqu'en juin dans nos échantillons. Fin mars-début avril (eaux de 8° C.), nous trouvons également des oeufs qui pourraient être ceux de maquereaux d'après les données de l'ISTPM ; ceux-ci ne sont pas nombreux et disparaissent rapidement dès le mois de juin.

Enfin, en juin, nous trouvons un contingent d'oeufs d'anchois, (données précisées par l'ISTPM) dans des eaux à 14° C. et plus. Nous trouvons généralement plus d'oeufs et d'alevins au large qu'à la côte, bien que cela ne soit pas significatif.

* cf. Etude écologique de projet.

Si les oeufs et les alevins sont très sensibles à la température du milieu, ils le sont également à la nourriture disponible. Les alevins sont généralement planctonophages. Ils se nourrissent de copépodes, de mysidacées et d'appendiculaires qui constituent une part importante de la biomasse zooplanctonique.

4.2.- Holoplancton

a) Introduction

L'holoplancton, appelé aussi plancton permanent, est constitué d'organismes dont le cycle biologique complet se déroule sous forme planctonique. Cette fraction du plancton est constamment sous la dépendance des conditions hydrologiques de la région étudiée, sous la dépendance aussi des pollutions diverses et des modifications du milieu. Aussi l'holoplancton va-t-il "intégrer" les changements qui peuvent se produire dans l'environnement. Dans le cas où les organismes se multiplient à un rythme rapide (par exemple on verra que certains copépodes présentent cinq générations par an), les modifications qui peuvent se manifester dans le métabolisme des individus vont très rapidement avoir un effet "cumulatif" d'une génération à l'autre : accumulation et concentration de polluants dans les organismes, diminution de la fertilité, augmentation du degré de parasitisme.

Les effets nocifs éventuels ne sont pas toujours facilement décelables et peuvent être délicats à mettre en évidence. En effet, une aire donnée peut avoir une production zooplanctonique diminuée et une fertilité amoindrie sans que le phénomène soit immédiatement perceptible par l'observation des récoltes de plancton : si une production locale est en diminution, le phénomène peut être masqué par un apport extérieur d'organismes, c'est-à-dire que le stock est renouvelé par des populations étrangères véhiculées par d'autres masses d'eau. L'estimation de la biomasse totale du plancton à un instant donné sur une aire donnée est un élément facile à connaître, mais ce qui est beaucoup plus complexe est l'estimation de la production secondaire qui dépend de la dynamique de toutes les espèces et qui se définit comme la production de matière organique réalisée par les organismes hétérotrophes, tirant leur énergie finalement de la production primaire.

Les organismes hétérotrophes sont soit herbivores (se nourrissant de phytoplancton) soit carnivores, se nourrissant des herbivores ou d'autres carni-

vores. La dynamique de l'ensemble de l'écosystème va dépendre du nombre de générations par unité de temps (par exemple l'année) de chaque espèce, de sa fertilité (nombre d'oeufs pondus ou d'embryons produits par chaque femelle), de sa durée de vie et aussi du rendement nutritionnel des proies pour les prédateurs.

Il est actuellement impossible d'estimer la production secondaire à GRAVELINES après deux années d'étude et de connaître la valeur nutritive du zooplancton pour les échelons supérieurs de la chaîne alimentaire (poissons). Un tel bilan aurait demandé une étude de plus longue durée (au moins quatre années).

En deux années d'étude quels sont les principaux résultats obtenus ?

On a fait une estimation la plus précise possible des espèces caractéristiques du site, l'évaluation quantitative de la biomasse totale du zooplancton et non de la biomasse de chaque espèce. Les variations quantitatives saisonnières des principales espèces ont été suivies. De plus, les périodes de ponte et de reproduction ont été notées pour le maximum d'espèces. Si la dynamique des populations n'a pu être entreprise pour l'ensemble de l'écosystème, elle a été abordée essentiellement au cours de la deuxième année d'étude pour trois espèces de copépodes (*Temora longicornis*, *Centropages hamatus* et *Acartia clausi*), des premiers résultats ayant déjà été obtenus sur une seule espèce : *Temora longicornis* au cours de la première année.

La dynamique de *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* et *Acartia clausi* dépend des conditions d'environnement des facteurs physiques et des possibilités de nutrition. Aussi ces trois espèces seront-elles étudiées ultérieurement sur le même site, mais aussi sur d'autres sites : PALUEL, FLAMANVILLE, PENLY ou règnent d'autres conditions d'existence, ce qui pourrait permettre de mieux comprendre les relations existant entre la production de ces espèces et les facteurs d'environnements.

RAPPEL DES RESULTATS ACQUIS AU COURS DU 1er CYCLE D'ETUDE (1974-1975)

A GRAVELINES CONCERNANT L'HOLOPLANCTON :

I - Composition spécifique de l'holoplancton à GRAVELINES

L'holoplancton se compose à Gravelines de trois groupes principaux :

- a) Les crustacés holoplanctoniques appartenant à trois ensembles : les copépodes, les mysidacés, les cladocères. Ce sont des organismes qui

jouent un grand rôle dans l'alimentation des poissons très riches en protéines. Les copépodes émettent des oeufs libres ou incubent leurs oeufs dans des sacs ovigères. Les Mysidacés et les Cladocères incubent leurs embryons et émettent des jeunes.

- a) Les appendiculaires constituent une part importante également de la nourriture de certains poissons. Par exemple les poissons plats se nourrissent d'appendiculaires d'Amphipodes, de Mysidacés, d'Annélides.
- c) Les Chaetognathes. Contrairement aux deux groupes précédents qui sont, du moins dans les eaux côtières (c'est-à-dire celles que l'on étudie ici), des herbivores ou des omnivores, les chaetognathes constituent le plancton carnivore.

II - Les principales caractéristiques du cycle annuel (Fig. IV.30)

Le cycle biologique de l'holoplancton a permis au cours de la première année d'étude de faire un premier classement des espèces selon leurs affinités pour les eaux chaudes ou froides, et aussi selon leur régime alimentaire.

On a distingué :

1.- Les herbivores "cryophiles"

Ils se développent tôt dans l'année, se nourrissant du phytoplancton peu abondants de fin d'hiver (exemple *Pseudocalanus minutus*).

2.- Les herbivores des mers tempérées ou à affinités froides qui commencent à se développer ou accélèrent leur développement quand le bloom phytoplanc-tonique de printemps s'est bien amorcé. (*Temora longicornis*, *Centropages hamatus*).

3.- Les carnivores de printemps tels que les Ctenaires (*Pleurobrachia pileus*) se développent alors ensuite se nourrissant sur le stock de copépodes herbivores printaniers.

4.- En début d'été, les carnivores sont abondants, mais la prédation est telle que les herbivores deviennent rares. C'est en juillet que l'on observe une nette diminution quantitative du zooplancton herbivore. Pendant cette période, on constate une forte mortalité des organismes du zooplancton et il se produit donc une reminéralisation, et un enrichissement du milieu en sels nutritifs.

5.- A la fin de l'été, les températures sont élevées, le stock de sels nutritifs se trouve suffisant pour favoriser un deuxième bloom phytoplanctonique (début septembre). Ce nouvel apport de cellules végétales favorise la multiplication et la reproduction de copépodes omnivores ou de copépodes herbivores "thermophiles" (tels que *Euterpina acutifrons* et *Paracalanus parvus*). La période de ponte est conditionnée essentiellement par la température, mais la fertilité et le maintien ou le bon développement des populations sont dépendants des disponibilités en nourriture.

6.- Les carnivores d'automne et d'hiver sont essentiellement les chaetognathes qui vont se nourrir aux dépens des copépodes, mais aussi les copépodes carnivores peu nombreux dans les eaux côtières : les *Oikopleura*, et les mysidacés, subsistent bien également en fin de saison.

Au cours de la deuxième année d'étude, les caractéristiques décrites au cours du 1er cycle ont été retrouvées. Les principales espèces dominantes et leurs périodes de reproduction sont semblables sur les deux années.

III - Faible diversité

Le nombre d'espèces recensées à GRAVELINES est très faible, tant en méroplancton qu'en holoplancton. Cette faible diversité est le reflet des conditions du milieu. Les écarts thermiques et halins annuels sont très prononcés. Il se produit dans cette région de Manche Orientale ce qui se passe dans des zones à forts contrastes hydrologiques comme les estuaires par exemple : le nombre d'espèces est faible (voir plus loin l'annexe introduisant le suivi). Ces espèces résistent aux forts gradients de températures et salinités. L'étude de la diversité a été étudiée particulièrement sur les copépodes et les résultats obtenus seront discutés plus loin.

LE DEUXIEME CYCLE ANNUEL A GRAVELINES - COMPARAISON DES DEUX ANNEES -
NOUVEAUX RESULTATS :

Nous verrons successivement :

- Les Crustacés holoplanctoniques ;
- Les Appendiculaires ;
- Les Chaetognathes.

I - Les crustacés holoplanctoniques :

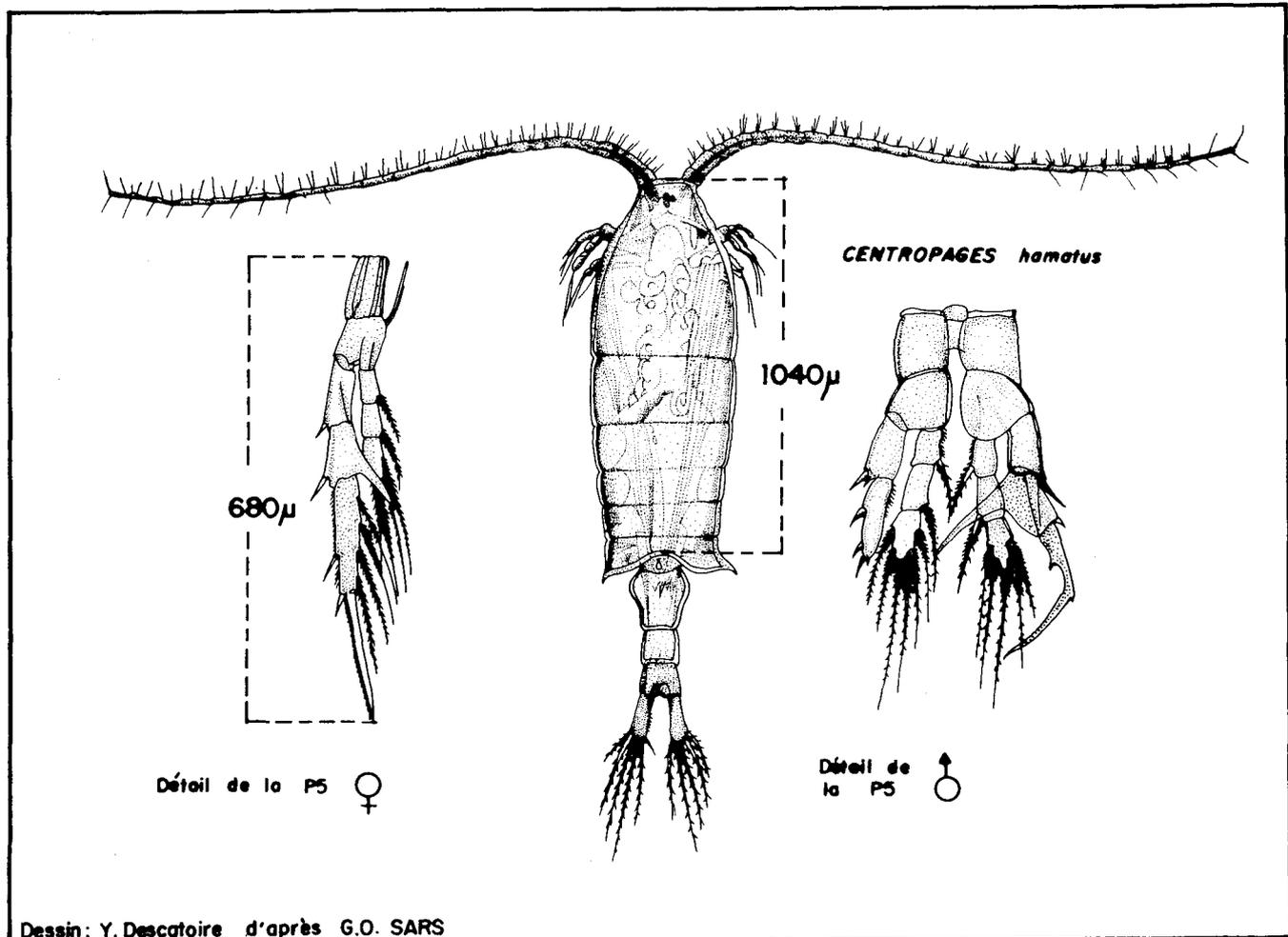
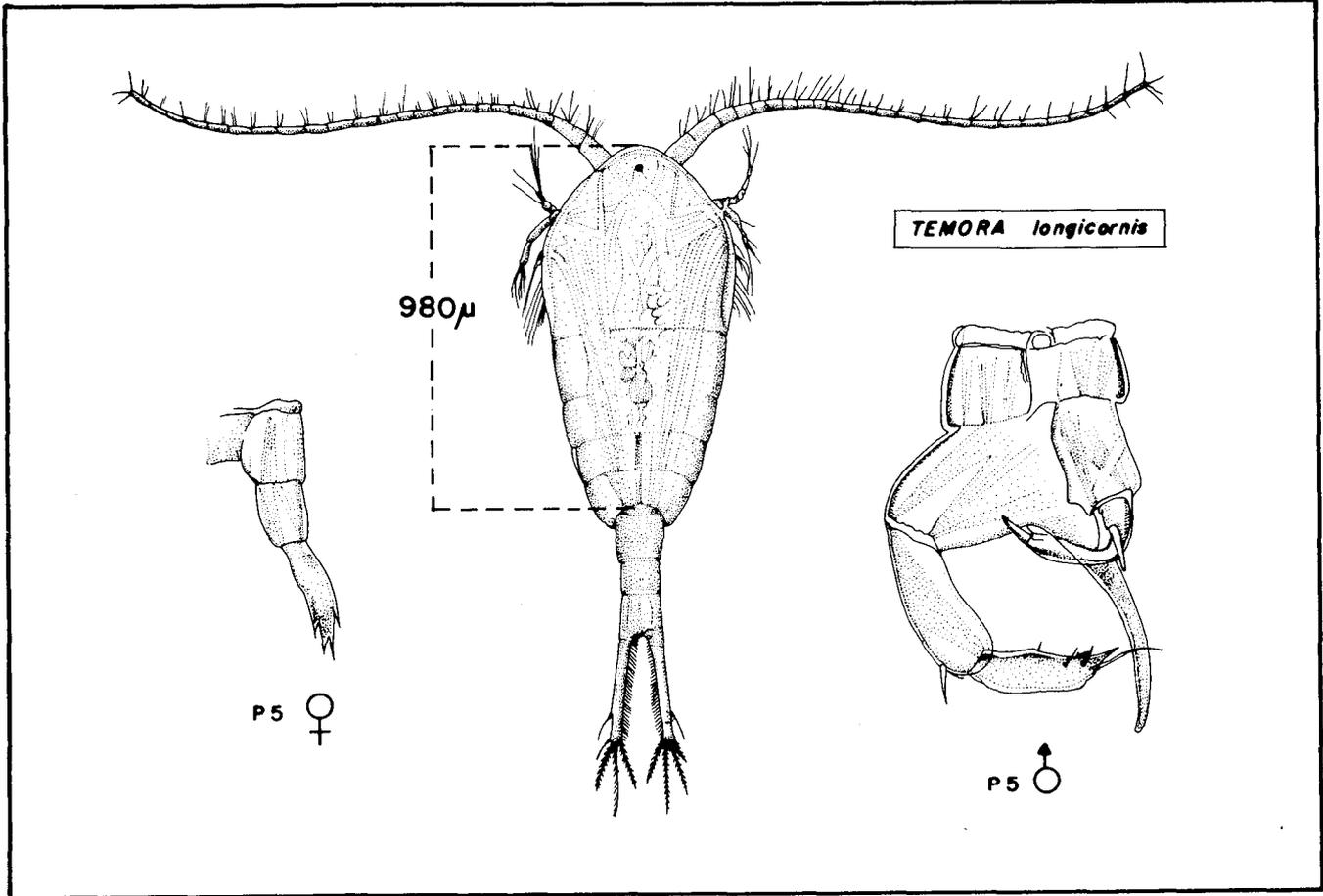
- A) Les Copépodes
- B) Les Mysidacés
- C) Les Cladocères

A) Les Copépodes

Ces crustacés de taille moyenne constituent un des groupes dominants parmi les crustacés planctoniques et parmi le zooplancton d'une façon générale, ceci dans toutes les mers du globe.

A.1. Pourcentage des Copépodes dans les récoltes

La proportion moyenne des copépodes la première année à GRAVELINES a varié de 48% à 94% du total des individus récoltés. Les faibles pourcentages correspondent le plus souvent aux périodes d'émissions massives de larves de formes benthiques (arrivée de larves de crustacés cirripèdes ou de larve d'annélides). Au cours de la deuxième année, les pourcentages varient entre 36% et 91%, résultats assez proches de ceux de la première année. Les 6 copépodes retenus pour une étude quantitative suivie, sont cinq copépodes calanoides *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia clausi*, *Pseudocalanus minutus*, *Paracalanus parvus* et un copépode harpacticoïde *Euterpina acutifrons* : les calanoides sont des copépodes pélagiques, les harpacticoïdes au contraire sont des copépodes le plus souvent benthiques ou bien mauvais nageurs. Ces 6 espèces sont suivies quantitativement tant du point de vue de leurs variations saisonnières que du point de vue de leur distribution géographique. Des données bibliographiques sont déjà connues pour la Manche par les anglo-saxons principalement (DIGBY, 1950, BERNER 1962, COLEBROOK, JOHN and BROWN, 1961).



D'autres espèces sont intéressantes sur le site : elles sont signalées à certaines saisons par exemple : *Isias clavipes*, *Anomalocera pattersoni* et *Labidocera wollastoni* à présence essentiellement estivale dont les cycles sont liés aux températures élevées. D'autres espèces ont leur distribution liée aux salinités. Exemple : *Acartia discaudata* est une espèce d'eaux saumâtres.

A.2. Succession de la dominance des espèces au cours de l'année

Les 2 figures IV.31 et IV.32 représentent la succession de dominance de 6 espèces de copépodes au cours des deux cycles. Le pourcentage est calculé pour chaque espèce par rapport à l'ensemble des copépodes. Pour les deux années les espèces se succèdent de la même manière.

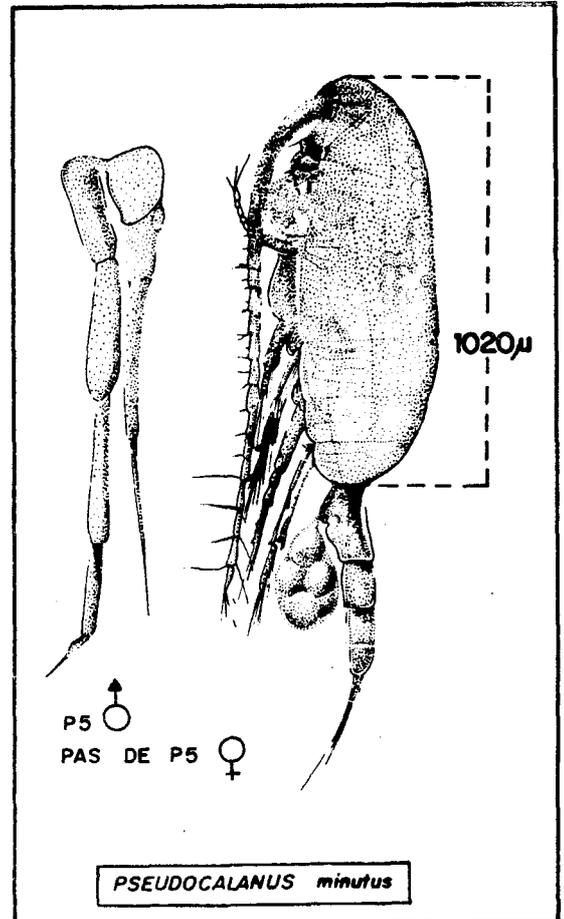
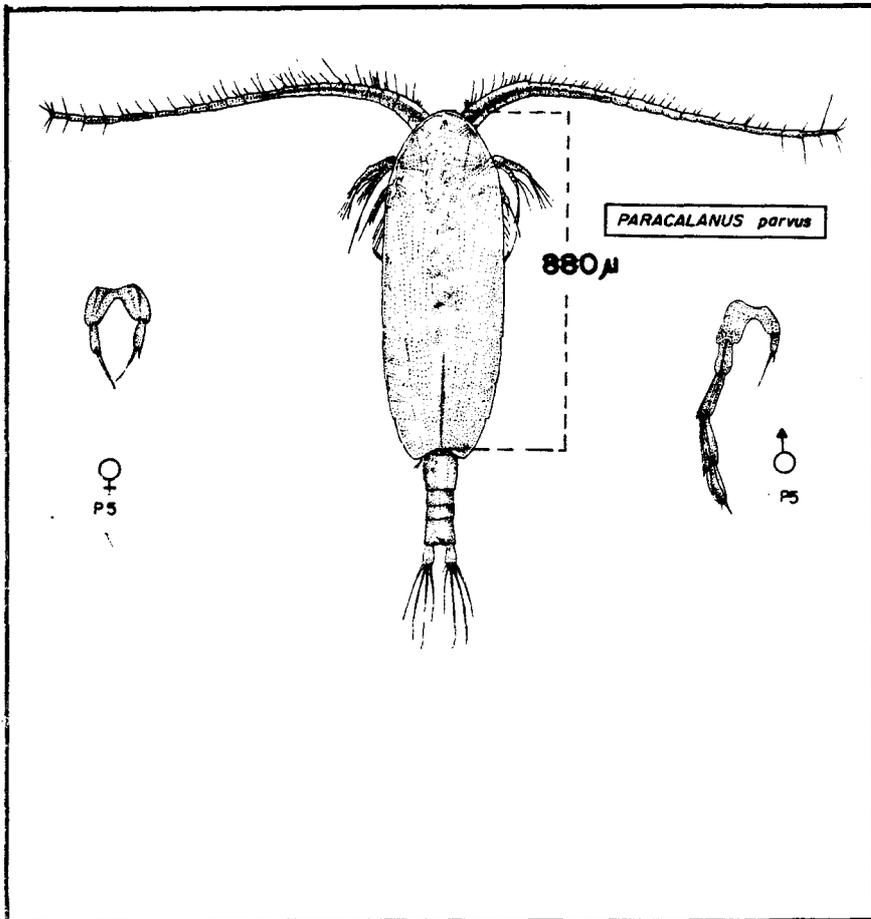
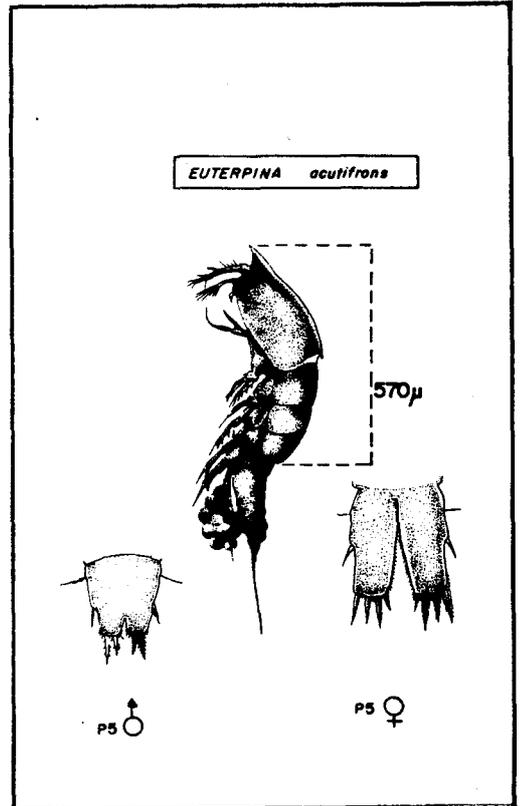
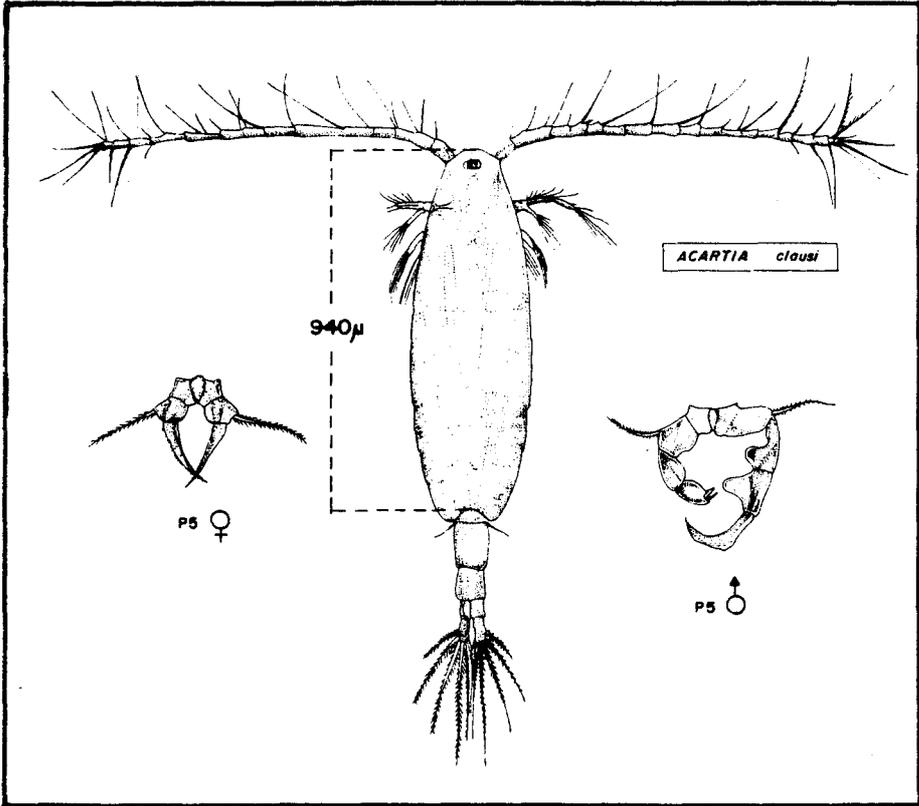
Pseudocalanus minutus est (en pourcentage) négligeable par rapport à d'autres copépodes. Cependant la précocité de sa période de reproduction mérite d'être signalée car elle commence début janvier.

Temora longicornis est l'espèce dominante de fin d'hiver et de printemps jusqu'en juin. C'est l'espèce qui est la plus importante à GRAVELINES et sa dominance n'est jamais négligeable même dans la période où son abondance diminue (août, décembre). Cette espèce peut représenter 70% des copépodes en juin 1975 et 80% en mars 1977. C'est le copépode le plus intéressant à étudier à GRAVELINES.

Centropages hamatus devient dominant pour l'ensemble des copépodes en juillet quand l'importance de *Temora* diminue. Il se maintient en été et est une espèce à suivre avec attention à GRAVELINES.

La quatrième espèce essentielle est *Euterpina acutifrons* (elle peut atteindre 40 à 60% des copépodes), représentative avec *Paracalanus parvus* de l'automne et du début de l'hiver.

Quant à la 6ème espèce étudiée *Acartia clausi*, elle n'est jamais dominante à GRAVELINES, mais son étude permet de comparer sa dynamique au niveau de GRAVELINES avec celle que l'on suivra plus au sud : à PALUEL et à FLAMANVILLE. A GRAVELINES, *Acartia clausi* ne dépasse jamais 20 à 30% des copépodes. Il semble qu'au cours de l'année 1975, un été plus chaud a permis la prolifération des espèces thermophiles (*Euterpina* atteignant en septembre 1975 60% de l'effectif des copépodes).



A.3. Diversité des copépodes

La notion de diversité ne fait pas toujours l'accord des écologistes et elle ne revêt pas toujours la même signification pour tous. On utilise de nombreux indices pour la mesurer dans un écosystème. Elle s'exprime le plus souvent par rapport à l'espèce : on parle de diversité spécifique. Les indices existants sont multiples. La diversité peut se définir par "S", le nombre d'espèces existant dans une récolte : c'est la richesse spécifique. Il est nécessaire cependant de connaître non seulement le nombre d'espèces mais aussi la répartition des espèces à l'intérieur de l'ensemble des organismes.

On emploie quelquefois pour apprécier la diversité spécifique la mesure de la dominance "D" (proportion des espèces). Cette façon d'aborder le problème de la diversité a été appliquée sur l'ensemble des taxons présents dans les échantillons.

L'indice de diversité utilisé pour l'ensemble des copépodes est l'indice de Shannon H' (SHANNON, 1948), dérivé de la théorie de l'information. Il fait intervenir la proportion de chaque espèce à l'intérieur de l'échantillon.

$$H' = - \sum_{i=1}^{i=s} p_i \log_2 p_i$$

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i = effectif de la i ème espèce

N = effectif total.

H' est exprimé en bits par individus (b/i).

Si l'échantillon n'est pas trop petit, H' est relativement indépendant de la taille de l'échantillon. L'indice de Shannon a été calculé pour les copépodes étudiés au niveau spécifique.

Sur la figure IV.33 on a représenté la variation saisonnière moyenne de l'indice de diversité spécifique des copépodes pour les deux années d'étude. On remarque 3 maxima au cours du 1er cycle : l'un en février, un autre en avril, le troisième en octobre. Pour la deuxième année, le premier maximum se situe en janvier, le deuxième en mai, une remontée

s'amorce en juillet. Les courbes des deux années ont sensiblement la même forme quoique n'étant pas superposables.

Les maxima et minima de chaque courbe ont une signification différente selon la saison. En effet, on remarque :

- 1°) Que l'indice de diversité élevé en décembre correspond à une période où les abondances (ou effectifs) sont faibles pour peu d'espèces. D'où un indice de diversité relativement élevé, mais c'est l'époque d'une grande pauvreté hivernale (biomasses faibles).
- 2°) Une diminution rapide de l'indice de diversité se produit soit en février, soit en mars. C'est la fin de l'hiver et à ce moment quelques espèces seulement profitent du début de la poussée phytoplanctonique. Ces espèces sont peu nombreuses, mais peuvent être abondantes (biomasses moyennes).
- 3°) Au printemps, la diversité croît rapidement. Ce moment correspond à la multiplication, et à la reproduction simultanée d'un bon nombre d'espèces herbivores. Aussi, une diversité assez élevée ici indique la présence de nombreuses espèces chacune ayant une biomasse élevée.
- 4°) Au mois de juin, l'indice de diversité est très faible, la biomasse et l'abondance des copépodes est très forte. En fin de printemps, une seule espèce domine l'ensemble du système, c'est *Temora longicornis*. Son abondance est telle qu'elle éclipse toutes les autres espèces.
- 5°) Au début de l'été, le nombre d'espèces augmente, la diversité indique l'état d'un écosystème qui atteint une maturité avancée. Le nombre d'espèces est en augmentation tandis que la biomasse est peu élevée.

A GRAVELINES, on ne trouve pas au cours de l'année biologique l'évolution classique schématisée par un état peu diversifié avec un indice faible au début du printemps ou en fin d'hiver puis par un système plus diversifié en fin d'été (évolution vers le climax). En fait, des changements très rapides se produisent tant dans le nombre d'espèces que dans leurs abondances. Le système subit des "à coup". L'équilibre du

milieu est instable, soumis aux fortes variations climatiques et par conséquent hydrologiques, et aux fluctuations concomitantes de quelques espèces dont dépend la biomasse totale. Ce premier résultat déjà noté au cours du premier cycle d'étude est confirmé au cours du deuxième cycle, à savoir qu'un très petit nombre d'espèces (de copépodes en particulier) conditionne toute la dynamique de l'écosystème planctonique. Ceci signifie que l'équilibre de cet écosystème dépend donc dans son ensemble de la dynamique propre de ces quelques espèces et par conséquent, de leur comportement vis-à-vis des perturbations qui peuvent advenir devant la centrale.

On admet généralement que les espèces adaptées aux milieux fortement "stressés" (comme les estuaires par exemple) sont très résistantes. Souvent, ce sont des espèces euryhalines et eurythermes. On admet aussi que les espèces des milieux où la diversité est grande sont des espèces moins résistantes aux variations des conditions de milieu. On serait donc tenté de conclure que les espèces vivant à GRAVELINES étant déjà adaptées aux fortes variations des conditions d'environnement seront des espèces résistantes au moment des perturbations provoquées par le fonctionnement de la centrale (élévation de température, desoxygénation consécutive à la dégradation des organismes morts). Cette conclusion serait imprudemment optimiste, car elle ne tiendrait pas compte des limites de résistance des espèces, des conditions "léthales" et des conditions "critiques" qui perturbent le métabolisme des individus. En effet, si une espèce peut réagir à une augmentation de température par exemple par une accélération des fonctions métaboliques, le phénomène peut paraître tout d'abord bénéfique (accélération de la reproduction, etc...). Cependant, il faut se souvenir aussi que l'effet inverse se produit si on continue à augmenter le même facteur (ici température). On atteint très rapidement la température léthale et la mortalité peut être brutalement massive. On ne peut donc prévoir les conséquences de perturbations environnantes que si on connaît les limites de tolérance et de résistance des espèces. Ces limites ne sont pas connues actuellement. Si les quelques espèces dont dépend l'ensemble de la production secondaire sont atteintes, il semble difficile d'affirmer que le remplacement par d'autres espèces se fera.

A.4. Variations temporelles d'abondance. Reproduction des principales espèces.
Croissance. Les relations entre le métabolisme et les facteurs du milieu.

A.4.1. Variations temporelles d'abondance

Au cours de la première année d'étude à GRAVELINES, les variations quantitatives saisonnières ont déjà été étudiées pour les principales espèces. Aussi, au cours du deuxième cycle d'étude, ce chapitre n'offre-t-il qu'un intérêt mineur, destiné cependant à confronter les deux cycles de variations. Sur la figure IV.34 on a représenté les variations simultanées du nombre total d'individus, du total des copépodes, du copépode *Temora longicornis* et de la concentration en chlorophylle a.

On remarque :

- 1°) Que les copépodes forment un groupe important du zooplancton par le nombre des individus qu'ils représentent. Il ne faudrait cependant pas conclure que c'est l'essentiel de la biomasse, car il existe des groupes comme les Chaetognathes et les Mysidacés dont les organismes sont peu abondants mais de poids relativement élevé.
- 2°) Que le copépode *Temora longicornis* présente une variation d'abondance qui conditionne celle de l'ensemble des individus pendant une grande partie de l'année
- 3°) Que la reproduction des copépodes est fortement dépendante de la quantité de chlorophylle qui représente très approximativement la richesse en phytoplancton.

On remarque aussi que les maxima et minima de chlorophylle ne se produisent pas au même moment de l'année pour les deux cycles. Ces variations sont très dépendantes des facteurs climatiques bien différents au cours des deux années. L'été 1975 a été plus chaud que l'été 1977, l'hiver 1974-1975 plus froid que l'hiver 1976-1977 (fig. IV.35). Ceci entraîne un décalage des poussées phytoplanctoniques. La poussée phytoplanctonique du printemps 1975 a été plus tardive que celle de 1977, ce qui a entraîné par conséquent la reproduction des copépodes herbivores et particulièrement de *Temora longicornis*, plus tôt en 1977 qu'en 1975.

Quel que soit le moment de la poussée de phytoplancton, il y a toujours un décalage tout au cours de l'année d'au moins un mois entre le maximum de chlorophylle et le maximum des copépodes. Au printemps, la poussée phytoplanctonique favorise le développement rapide des copépodes et leur reproduction. Il arrive cependant un moment où les populations des copépodes qui se sont reproduites sont tellement abondantes que le stock de phytoplancton diminue, la consommation du phytoplancton par les copépodes herbivores étant supérieure à la production de phytoplancton. Ceci est particulièrement net au cours du 1er cycle quand *Temora longicornis* devient très abondant. Ensuite quand les populations de copépodes herbivores diminuent en nombre (mort naturelle ou prédation en fin de printemps), on remarque une nouvelle remontée du stock de phytoplancton, qui entraîne à son tour une reproduction des copépodes et ainsi de suite. En résumé, il y a une bonne corrélation entre le nombre de copépodes herbivores et la quantité de chlorophylle présente à la mission précédente. La mise en évidence d'une corrélation du type :

$$N \text{ (copépodes) au temps } t = f \text{ (chlorophylle a) au temps } t-1$$

a été tentée. Le coefficient de corrélation n'est pas significatif pour toute l'année. Les résultats obtenus par l'interprétation des courbes de la figure IV.34 donnent de meilleurs renseignements. Il faut remarquer que les missions étant espacées d'au moins un mois, le phénomène ne peut être mieux interprété dans son détail.

- Variations saisonnières quantitatives des principales espèces de copépodes (fig. IV.34 à IV.42).

. TEMORA LONGICORNIS

Les variations saisonnières quantitatives de *Temora longicornis* (fig. IV.34) montrent un seul maximum printanier en juin 1975 tandis qu'en 1977 il y a deux maxima : l'un en mars, l'autre en juillet (ou août). Pour les deux années il faut remarquer que le refroidissement climatique du mois d'avril a joué un rôle dans l'arrêt ou le ralentissement de la reproduction des individus. Nous avons déjà noté précédemment que le cycle de *Temora* a été précoce plus tôt en

1977 qu'en 1975, cela est vraisemblablement dû à l'hiver doux 1976-1977, et explique un maximum dès mars 1977. Le refroidissement brutal de printemps a ralenti la reproduction. Celle-ci a repris en juin, et même en juillet 1977. On remarque de plus que si une température trop basse ralentit la reproduction, des températures "trop" élevées ne sont pas favorables au maintien de cette espèce boréale à GRAVELINES l'été. Les étés 1975, et surtout 1976 ont été particulièrement chauds, et nous observons une chute de l'abondance de *Temora* à partir de juillet 1975 jusqu'en septembre 1975, et de plus, une abondance très faible de l'espèce au moment des premiers prélèvements de plancton du deuxième cycle (fin août 1976) après un été particulièrement chaud. Il est tout à fait dommage que nous n'ayons aucune idée du comportement de *Temora* pendant l'été 1976, ceci étant dû à l'arrêt (malheureux) des prélèvements pendant six mois entre les deux cycles.

. CENTROPAGES HAMATUS (Fig. IV.36)

Les variations d'abondance de cette espèce suivent sensiblement les mêmes règles que celles de *Temora longicornis*. Elle se développe pendant la période printanière et atteint son maximum en fin de printemps ou début d'été.

On peut faire 3 remarques :

- 1°) Son abondance est inférieure sur le site de GRAVELINES à celle de *Temora longicornis*, si on considère une moyenne sur l'ensemble de l'année.
- 2°) Que *Centropages hamatus* résiste mieux que *Temora longicornis* à des températures élevées et peut, en été, au mois de juillet, devenir plus abondant que lui.
- 3°) Que ses fluctuations d'abondance au cours de l'année sont de moins grande amplitude que celles de *Temora longicornis*.

. ACARTIA CLAUSI (Fig. IV.37)

C'est une espèce à suivre puisqu'elle est présente toute l'année à GRAVELINES. Ainsi qu'il a déjà été précisé au cours du 1er cycle d'étude, *Acartia clausi* présente deux maxima d'abondance. L'un en

avril ou mai, l'autre à l'automne en septembre ou octobre selon l'année, ces deux maxima correspondent aux deux poussées phytoplanktoniques. Cette espèce est présente dans bien des régions, aussi diverses que la Mer Noire (PETIPA, 1959), la Manche Occidentale (RAZOULS, 1963). C'est une espèce à très large distribution géographique. Elle semble tolérante à une large gamme de températures et de salinité. C'est le type du copépode côtier eurytherme et euryhalin également fréquent dans les estuaires (JEFFRIES, 1967). A GRAVELINES, c'est une espèce plus intéressante par sa permanence plutôt que par son abondance. Elle ne dépasse pas 30% de l'ensemble des copépodes, mais peut être étudiée toute l'année avec des effectifs jamais négligeables.

. *PSEUDOCALANUS MINUTUS* (Fig. IV.38)

Cette espèce n'a qu'un maximum annuel. C'est une espèce dont la reproduction se fait aux basses températures. Son minimum d'abondance se situe entre les mois d'octobre et de novembre selon les années, et sa reproduction s'amorce en hiver dès le mois de janvier. On observe des femelles ovigères (fig. IV.38). C'est un copépode très abondant dans les eaux tempérées froides. Cependant sur le site de GRAVELINES il n'est pas dominant comme en Manche Occidentale. En Manche Orientale et à GRAVELINES en particulier, cette espèce ne supporte pas les fortes températures de l'été. Au cours du 1er cycle d'étude, on remarque sa diminution brutale pendant l'été chaud 1975, tandis que son abondance reste élevée pendant l'été beaucoup plus froid de 1977. L'intérêt principal du suivi de cette espèce sera de connaître sa réaction aux variations de température de l'eau. D'après certains auteurs (CARTER, 1965), *Pseudocalanus minutus* est une espèce qui peut supporter des conditions subarctiques. Cependant, des élevages ont montré que cette espèce atteindrait sa température létale à 20° environ en Manche. Je pense que si l'espèce cryophile *Pseudocalanus minutus* est une espèce de moindre importance en Manche Orientale (de latitude plus élevée) qu'en Manche Occidentale, cela vient peut-être de sa mauvaise résistance aux températures d'été des eaux côtières de la Manche Orientale. Les maxima d'été y sont beaucoup plus élevés qu'en Manche Occidentale (A GRAVELINES, les températures estivales peuvent atteindre et même dépasser 20° tandis qu'à FLAMANVILLE, elles ne dépassent guère 16°).

. *PARACALANUS PARVUS* (Fig. IV.39).

Cette espèce possède une large distribution géographique mondiale puisqu'elle est abondante dans le plancton néritique de Côte d'Ivoire (BINET, 1977). A GRAVELINES, cette espèce n'est jamais dominante. Cependant, elle est relativement abondante en automne depuis le mois de septembre jusqu'en décembre. Son minimum annuel se produit en février. Cette espèce a des ressemblances morphologiques avec l'espèce *Pseudocalanus*, mais il est important de les distinguer au cours des comptages, car elles ont des cycles biologiques très différents et des variations quantitatives contraires. *Paracalanus* est un copépode plus côtier que *Pseudocalanus*. Cette constatation avait déjà été faite lors de précédentes études en Manche Occidentale (Rivière de Morlaix par G. LE FEVRE-LEHOËRFF, 1972).

. *EUTERPINA ACUTIFRONS* (Fig. IV.40 et IV.41).

Ce copépode harpacticoïde présente à GRAVELINES des variations saisonnières très semblables à celles de *Paracalanus parvus*. Ces deux copépodes ont en commun leur affinité très côtière d'une part, et leur période de reproduction d'autre part. *Euterpina acutifrons* présente une vaste répartition géographique dans les eaux très côtières "chaudes" puisqu'elle est abondante en Côte d'Ivoire (BINET, 1977), en Méditerranée (BERNARD, 1963). C'est une espèce dont la reproduction peut se faire entre 8 et 25° environ. Des élevages (HAQ, 1972, NEUNES and PANGOLINI, 1965) ont montré que la ponte est fortement stimulée quand la température s'élève au-dessus de 16° jusqu'à 20°. La température létale serait de 30°. Le temps de maturation des femelles et la durée d'une génération sont fonction de la température. HAQ (1972) montre que le temps de maturation d'une femelle varie de 8 jours à 1 jour quand la température passe de 10° à 20°, la durée d'une génération variant alors de 53 jours à 10° à 8 jours à 20° (fig. IV.41). On sait que la température de l'eau peut atteindre 20° en fin de période estivale (fin août-début septembre) à GRAVELINES. Le rythme de reproduction d'une génération tous les 8 jours ne peut évidemment pas être mis en évidence si les missions sont mensuelles.

On constate cependant une bonne corrélation entre l'abondance des femelles ovigères et les fortes températures. La reproduction se poursuit pendant l'automne à un rythme plus lent. L'espèce, omnivore,

s'accommode en fin d'automne d'une nourriture mixte animale et végétale. Ceci lui permet certainement de subsister jusqu'en décembre, mieux que les espèces strictement herbivores.

. *ONCAEA* sp. (Fig. IV.42).

Cette espèce ne présente jamais d'effectif important. Elle est présente cependant toute l'année. Les valeurs trouvées pour les deux cycles d'étude ne sont guère comparables, et il semble difficile de généraliser un cycle biologique moyen à partir des données. La période d'abondance maximale semble se situer cependant entre juillet et août. Les femelles ovigères sont présentes presque toute l'année et la dynamique de population d'une telle espèce semble encore plus difficile à suivre que pour *Euterpina*. Le rythme de reproduction est certainement complexe. La reproduction s'effectue semble-t-il toute l'année, et il ne paraît pas possible, avec les moyens dont on dispose, de conclure quant au nombre de générations d'une telle espèce.

A.4.2. Dynamique de population de trois espèces de copépodes :

Temora longicornis, *Centropages hamatus* et *Acartia clausi*.

La dynamique d'un écosystème n'est pas facile à cerner dans sa totalité. Il y a peu de méthodes pour aborder le problème de la production globale et du renouvellement des populations dans leur totalité. La dynamique de 3 espèces choisies dans ce système ne prétend pas résumer les caractéristiques de l'ensemble. D'autres études plus globales doivent être menées parallèlement. Trois espèces de copépodes ont été étudiées pendant le deuxième cycle d'étude pour déterminer leur taux de renouvellement, leur nombre de générations par an, leur vitesse de croissance. Des corrélations ont pu être établies entre les temps de développement ou les croissances des individus, et différents facteurs : du milieu (température, chlorophylle).

Les copépodes sont des crustacés qui présentent en général plusieurs générations par an. Chaque génération peut être définie comme un ensemble d'individus nés en même temps (DAJOZ 1974) ou issus d'une même période de ponte (BINET, 1977).

Les copépodes émettent leurs oeufs libres dans l'eau. De l'oeuf fécondé il sort un "nauplius". La croissance d'un tel crustacé se fait par mue. Le nauplius mue en "métanauplius", puis en "copépodite". Quand le crustacé mue d'un stade larvaire au suivant, son ancienne carapace est rejetée et une nouvelle, plus grande est formée. La croissance est discontinue. Chaque nouveau stade larvaire présente des appendices nouveaux et l'animal n'est complet que lorsqu'il a atteint le stade adulte. Dans l'étude présente, les stades les plus jeunes n'ont pas été étudiés pour des raisons techniques évidentes. Les oeufs et les nauplii sont très petits et demandent une récolte spéciale. Les plus jeunes stades étudiés sont les copépodites 1 appelés C_1 . Il existe cinq stades larvaires copépodites désignés par C_1 , C_2 , C_3 , C_4 et C_5 . Après le stade C_5 , la mue suivante donne l'adulte appelé C_6 . Dans cette étude les sexes ne sont pas distingués pour les copépodites C_1 à C_5 . Par contre, pour les adultes C_6 , on distingue les femelles (C_6 o) et les mâles (C_6 o).

Pour estimer le nombre de générations par an, il existe plusieurs méthodes d'études. Les auteurs ayant déjà étudiés les successions de générations de certaines espèces ont mis au point ces méthodes. Citons les travaux de GAUDY (1972), RAZOULS (1972), BINET (1977).

En résumé les principales méthodes utilisées pour définir les successions de générations se classent ainsi (BINET, 1977) :

1°) Méthode de la distribution des longueurs

Pour un même "stade" (stade juvénile ou adulte), il existe plusieurs modes. Chaque mode doit correspondre à une génération.

2°) Evolution du sex-ratio au cours de l'année.

Le sex-ratio, c'est-à-dire le rapport existant entre le nombre de mâles et de femelles présents ensemble, varie selon les phases du cycle de reproduction.

3°) Méthode des maxima numériques de la population totale.4°) Evolution de la composition en stades copépodites.

Au chapitre précédent la troisième méthode a déjà été appliquée ; elle a permis dès maintenant de connaître les principales périodes de reproduction de chaque espèce. Les trois autres méthodes (1, 2, 4) vont être exploitées ici :

- A 421 Stades copépodites
- A 422 Méthode de la distribution des longueurs
- A 423 Evolution du sex-ratio.

A.4.2.1. L'évolution de la composition en stades copépodites

(Fig. IV.43 à IV.56)

- a) *Temora longicornis* avait déjà été étudié au cours du premier cycle entre février 1975 et juin 1975. L'étude, plus complète d'août 76 à juillet 77, a permis de connaître le nombre de générations pour une année complète.

Les histogrammes de distribution des stades copépodites pour chaque mission ont montré pour le 1er cycle (fig. IV.43) qu'une première ponte a eu lieu avant la première mission de février 1975 puisque le nombre de C_1 est important en février. La ponte se prolonge jusqu'en mars et une autre période de ponte apparaît entre le 13 et le 19 avril, une troisième période se situe en mai.

Au cours du 1er cycle d'étude, 3 reproductions (R1, R2, R3) avaient été mises en évidence entre février et juin, le cycle complet de l'année n'ayant pas été étudié. La figure IV.47 montre pour l'année 1975 l'évolution numérique des différents stades au cours de la période février-juin.

Remarque : le refroidissement climatique d'avril 1975 avait arrêté la production de jeunes.

Au cours du deuxième cycle (fig. IV.44 à IV.46 et IV.48) l'examen de la composition en stades copépodites de la population met en évidence cinq périodes de pontes :

- 1.- en septembre 1976 (R5)
- 2.- au début janvier 1977 (R1)
- 3.- à la mi-février (R2)
- 4.- en avril (R3)
- 5.- en juillet (R4)

Les variations quantitatives des différents stades montrent également les pics d'abondances des "C₁" correspondant aux cinq générations. La maille temporelle des prélèvements n'est pas suffisamment "serrée" pour que nous puissions, à la lecture de ces variations, déduire la durée du développement et l'intervalle de temps qui s'écoule entre le maximum des C₁ et le maximum des adultes correspondants.

b) *Centropages hamatus*. L'espèce n'a pu être étudiée au cours de l'année 1975. Elle présente pour le cycle 1976-1977 cinq générations, comme *Temora longicornis*. Les figures IV.49 à IV.52 montrent :

- 1.- une reproduction à la fin septembre (reproduction R4) ;
- 2.- Une reproduction en novembre (reproduction R5) ;
- 3.- Une reproduction en janvier-février (R1)
- 4.- Une reproduction en mars (R2)
- 5.- Une reproduction en juillet (R3).

c) *Acartia clausi*

Pour *Acartia clausi*, 4 générations ont pu être mises en évidence (fig. IV.53 à IV.56).

- 1.- Une génération en octobre (R4)
- 2.- Une génération en janvier (R1)
- 3.- Une génération en avril (R2)
- 4.- Une génération en juillet (R3)

Remarque : pour les deux copépodes *Centropages hamatus* et *Acartia clausi*, le dépouillement n'a pas été fait pour les missions de GRAVELINES 21 et 22. L'information complémentaire a été apportée par les variations quantitatives globales exposées plus haut (fig. IV.36 et IV.37).

A.4.2.2. La méthode de la distribution des longueurs

a) Introduction

Depuis longtemps, on sait que les fonctions métaboliques, et en particulier la croissance sont stimulées par l'augmentation de température. Une espèce donnée d'un sexe donné sera plus grande si elle a grandi dans une mer froide que dans une mer chaude, le développement étant plus rapide aux fortes températures. Les copépodes grandissent à chaque mue. Pour une espèce donnée, les copépodes des mers septentrionales sont plus grands que ceux des mers chaudes. Les études de variations de taille des adultes en fonction des températures ambiantes ont été entreprises depuis le début du siècle. GRAN (1902) fut le premier à constater ce phénomène en Norvège. Les mêmes résultats ont été signalés en Mer du Nord par ADLER et JESPERSEN (1920) pour *Temora longicornis* et *Pseudocalanus minutus*. C'est RAZOULS et GUINNESS (1973) qui nous rappellent cet historique préliminaire à l'étude des variations dimensionnelles de *Temora stylifera* et *Centropages typicus* en Méditerranée. DEEVEY (1960) a montré que la longueur du copépode *Centropages typicus* dépend de deux facteurs : le facteur température et le facteur trophique. Selon DEEVEY (1960), ce sont les facteurs température et nourriture qui influencent les variations de taille. Ses études montrent les effets relatifs des deux facteurs. En résumé, pour cet auteur, la longueur dépend d'autant plus de la température que l'écart thermique annuel Δt est plus important. La température joue un moindre rôle si ce Δt est faible, et alors le facteur nourriture (représenté par le phytoplancton présent) joue un rôle important pendant le développement. HARRIS et PAFFENHOFER (1976) ont insisté également sur l'action de la concentration en nourriture sur le développement des individus et leur croissance (exemple : sur *Temora longicornis*).

D'autre part, MORAITOU-APOSTOLOPOULOU (1975), étudiant les longueurs de trois copépodes, conclue que la longueur est fonction de 3 facteurs :

- 1) la température ;
- 2) la densité en nourriture ou phytoplancton ;
- 3) la densité des individus.

La longueur croît quand la température diminue, quand l'abondance de phytoplancton augmente et quand le nombre d'individus diminue. L'action des deux derniers facteurs sont liés indirectement car on sait que lorsque le nombre d'individus augmente, le broutage (grazing) fait diminuer l'abondance en phytoplancton et, indirectement, la longueur diminue.

Il faut rappeler aussi les travaux de Mac LAREN et nombreux collaborateurs sur les copépodes. Mac LAREN, dès 1965, montre les relations entre les tailles des individus, leur vitesse de développement et leur fécondité avec la température. Ce sont des paramètres de la productivité. Il applique sur l'espèce *Pseudocalanus minutus* les fonctions générales de BELEHRADEK (1957).

$$V \text{ ou } S = a (T - \mathcal{L})^b$$

(taux de fonction métabolique.)

T étant la température.

Ce qui peut être intéressant, c'est que d'après Mac LAREN (1969) le coefficient \mathcal{L} serait un indicateur de "l'adaptation" à la température et dépend de la température et de l'environnement.

Des études ultérieures de LOCH et Mc LAREN (1970) montrent que si μ désigne la longueur du céphalothorax d'un copépode (Ex : *Pseudocalanus*) on peut définir une fonction de la forme :

$$\mu \text{ Céphalothorax} = a (T - \mathcal{L})^b$$

T étant la température

a, \mathcal{L} , b des constantes.

b) Etude des longueurs des céphalothorax de 3 espèces.

Variations saisonnières moyennes (fig. IV.57 à IV.60)

Les différents stades juvéniles C₁ à C₅ et les adultes mâles et femelles ont été mesurés. Seule la mesure du céphalothorax a été retenue comme paramètre à suivre. La longueur totale et la largeur n'ont pas été mesurées. Les résultats sont exprimés en microns (μ) et la précision de la mesure est de 20 μ .

Temora longicornis présente des variations saisonnières moyennes de longueur d'assez grande amplitude puisque les femelles prélevées en été (juillet-août) ont un céphalothorax de 800 μ environ tandis que ceux des échantillons de mars peuvent atteindre 1.200 μ . Les générations nées en automne ou en hiver croissent dans des eaux plus froides que les générations de printemps et d'été, et globalement on retrouve les résultats généraux exposés plus haut pour l'ensemble de l'année. Les générations d'hiver sont plus grandes que les générations d'été. Cependant les irrégularités des courbes amènent quelques remarques.

1°) Le minimum thermique annuel a eu lieu fin janvier 1977 pour le 2ème cycle d'étude. Or, les maxima de longueurs sont visibles en février pour les stades les plus jeunes, en février ou en mars pour les adultes.

2°) On remarque, de plus, que globalement il existe 4 à 5 maxima (visibles essentiellement pour les juvéniles) (fig. IV.58).

L'interprétation des courbes peut se comprendre comme suit :

Le facteur température est un facteur essentiel qui conditionne en très grande partie la croissance des individus, et donc la taille définitive de l'adulte. Mais d'autres facteurs jouent et, en particulier, le facteur nutritif (voir bibliographie précédente). Aussi les valeurs maximales des longueurs correspondent-elles aux générations ayant grandi au moment du bloom phytoplanctonique de février-mars (maximum de chlorophylle).

Après ce bloom phytoplanctonique de printemps, la concentration en nourriture diminue très rapidement par broutage. La densité des *Temora* qui se nourrissent est très importante en avril-mai, et le phytoplancton devient rare. Parallèlement, la température augmente. A cette époque, plusieurs facteurs agissent dans le même sens et la génération (R3) est nettement moins grande. Les différents maxima de la courbe correspondent aux arrivées de générations nouvelles. En comparant les résultats avec ceux obtenus au chapitre précédent : évolution de la composition en stades copépodites, on retrouve très globalement les mêmes résultats par une deuxième méthode.

Temora longicornis présente cinq générations :

- la première en janvier (R1)
- la deuxième en février (R2)
- la troisième en avril (R3)
- la quatrième en juillet (R4)
- la cinquième en septembre (R5)

Remarque :

L'examen des courbes montre également une augmentation de longueur en juillet, alors que les températures continuent à augmenter entre juin et août. Cette nouvelle génération (R4) plus grande a effectué sa croissance dans un milieu plus riche en phytoplancton (fig. IV.36) en juillet.

Remarquons enfin qu'il existe un certain décalage des courbes entre les juvéniles et les adultes correspondant mais le phénomène n'est pas toujours bien évident. La génération R4 visible sur les courbes C₂, C₃, C₄ n'apparaît pas sur les courbes C₆ adultes qui auraient présenté une augmentation plus tard.

Centropages hamatus

L'évolution des longueurs des stades de *Centropages hamatus* est également significative, mais le nombre de générations n'apparaît pas avec évidence (fig. IV.59).

Les plus grandes longueurs apparaissent à la mission de mars, et correspondent à l'arrivée de la deuxième génération (R2). Comme pour *Temora longicornis*, les individus qui ont grandi en février-mars sont plus grands que les individus de janvier (température minimale). La concentration élevée en phytoplancton en mars est, semble-t-il, le principal facteur qui a favorisé la poussée de grands individus. Entre mars et juin, le broutage intense du phytoplancton par les herbivores se produit (la concentration en chlorophylle est faible en juin). L'augmentation de la concentration en chlorophylle en juillet favorise la croissance de la troisième génération.

Acartia clausi

Pour l'espèce *Acartia clausi* (fig. IV.60), on remarque également que les longueurs de la deuxième génération sont plus grandes que celles de la première génération. Pour *Acartia clausi* on peut remarquer que l'amplitude annuelle des variations dimensionnelles est moindre que celle existant pour *Temora longicornis* ou *Centropages hamatus*, ce qui montre que les différentes espèces ne réagissent pas avec la même sensibilité aux variations des conditions environnantes, et en particulier au facteur température.

- c) Relations calculées entre la longueur du céphalothorax et la température (Fig. IV.61 à IV.63).

Les coefficients de corrélation entre les longueurs moyennes et les températures moyennes par mission ont été calculés.

Résultats :

- 1°) Le coefficient de corrélation entre la longueur et la température est d'autant plus élevé que le stade est plus âgé, ce qui est prévisible puisque l'effet du facteur se maintient pendant une plus longue durée (la durée de développement).
- 2°) Les trois espèces ne réagissant pas de la même manière, et les coefficients de corrélations sont beaucoup moins significatifs pour *Acartia clausi* que pour *Centropages hamatus* et *Temora longicornis*. Ceci peut être intéressant pour définir la sensibilité d'une espèce aux variations de température. Si on reprend la formule de BELEHRADEK (1935) appliquée aux variations de longueur des copépodes, elle s'écrit :

$$y = a (T - \mathcal{L})^b$$

où \mathcal{L} serait d'après Mac LAREN (1970) un indicateur de "l'adaptation à la température".

A partir de données morphologiques, il peut être intéressant de déduire quelques caractéristiques des espèces concernant leur adaptabilité à des conditions nouvelles du milieu et des variations de température.

Soit r_n le coefficient de corrélation entre la longueur moyenne d'un stade n et la température, et soit $y_n = ax + b$ la droite de régression pour le même stade n . Ceci pour l'ensemble des valeurs annuelles.

Soit y = longueur (en μ) et x = température (en degrés).

Temora longicornis

Droite de régression	Coefficient de corrélation	Degré de signification
$y_1 = - 2,64 x + 378$	$r_1 = - 0,51$	n.s
$y_2 = - 4,29 x + 440$	$r_2 = - 0,50$	n.s
$y_3 = - 4,85 x + 557$	$r_3 = - 0,50$	n.s
$y_4 = - 6,66 x + 680$	$r_4 = - 0,51$	n.s
$y_5 = -10,50 x + 844$	$r_5 = - 0,70$	s (P = 0,99)
$y_6 \sigma = -15,09 x + 1044$	$r_6 \sigma = - 0,78$	s (P = 0,99)
$y_6 \varphi = -22,79 x + 1219$	$r_6 \varphi = - 0,89$	s (P = 0,99)

Remarque : la pente de la droite a est d'autant plus grande que le stade est âgé. De plus, les femelles présentent des valeurs de corrélations plus élevées que les mâles.

Centropages hamatus

$y_1 = -0,28 x + 343$	$r_1 = 0,04$	n.s
$y_2 = -1,66 x + 426$	$r_2 = -0,20$	n.s
$y_3 = -2,25 x + 522$	$r_3 = -0,17$	n.s
$y_4 = -8,57 x + 733$	$r_4 = -0,62$	s (P = 0,95)
$y_5 = -16,25 x + 971$	$r_5 = -0,72$	s (P = 0,95)
$y_6 \sigma = -21,06 x + 1164$	$r_6 \sigma = -0,83$	s (P = 0,99)
$y_6 \varphi = -11,39 x + 1105$	$r_6 \varphi = -0,59$	s (P = 0,95)

Pour *Centropages hamatus*, la corrélation négative est plus forte pour les mâles que pour les femelles.

Acartia clausi

y1 =	- 0,18 x + 371	r1 =	- 0,12	n.s
y2 =	- 0,82 x + 454	r2 =	- 0,17	n.s
y3 =	- 5,87 x + 607	r3 =	- 0,68	s (P = 0,95)
y4 =	- 5,41 x + 711	r4 =	- 0,44	n.s
y5 =	- 7,18 x + 822	r5 =	- 0,83	s (P = 0,99)
y6 ♂ =	- 3,77 x + 871	r6 ♂ =	- 0,37	n.s
y6 ♀ =	- 3,03 x + 884	r6 ♀ =	- 0,22	n.s

Pour *Acartia clausi*, les coefficients de corrélations sont beaucoup moins significatifs.

En résumé, d'une façon générale, les espèces étudiées sont plus ou moins sensibles aux variations de température. Cette sensibilité se marque par la modification des fonctions métaboliques, et en particulier par les variations dans la vitesse de croissance des individus. Il en résulte les différences observées sur les tailles des adultes et des jeunes. Ces longueurs sont dépendantes non seulement de la température, mais aussi de la concentration en nourriture du milieu dans lequel les organismes ont grandi.

- d) Distribution des fréquences de taille au cours du cycle annuel.
(Fig. IV.64 à IV.70).

L'évolution annuelle des longueurs moyennes a été décrite plus haut. Au cours d'une seule mission, on recueille jusqu'à 10 échantillons avec le filet fin (80 μ de vide de maille) destinés aux mesures de longueurs (5 échantillons au point médian de la radiale, 5 au point hors tache). Dans chaque échantillon, 10 à 50 individus d'une même espèce sont mesurés, le nombre dépend de la saison et de l'abondance de cette espèce à une saison donnée. Pour une mission, on mesure donc 100 à 500 individus de chaque espèce. Le nombre de mesures pour chaque stade dépend de la fréquence de chaque stade dans l'échantillon. Les résultats des mesures ont été rapportés à un nombre constant (100 par exemple) et exprimés en fréquence.

Les figures IV.64 à IV.70 représentent la distribution des fréquences de taille de chaque stade au cours du cycle annuel. Les courbes sont

unimodales pour les stades jeunes, tandis que pour les stades âgés et les adultes plus particulièrement, les courbes présentent plusieurs modes correspondant à la présence simultanée de plusieurs générations.

Cette présence simultanée pourraient permettre si les missions étaient plus rapprochées dans le temps, de connaître la durée de vie d'un adulte d'une génération. Cette précision ne peut être donnée pour GRAVELINES car les missions sont mensuelles. Cependant, on peut déjà remarquer que les stocks d'adultes très petits ou très grands, faciles à noter, disparaissent après deux à trois mois de vie en moyenne. Les femelles d'une même génération peuvent se reproduire plusieurs fois.

e) Croissance de *Temora longicornis* (fig. IV.71 et IV.72).

Il n'a pas été possible de suivre la croissance de chaque génération de *Temora*, mais on peut estimer une croissance moyenne (et approchée). Une étude de la croissance de chaque génération devrait compléter cette étude au cours des prochaines années. La vitesse de croissance en fonction de la température devrait pouvoir être déterminée dans une étude plus poussée.

A.4.2.3. La méthode de l'évolution du sex-ratio au cours du cycle annuel
(Fig. IV.73).

Pour 5 espèces de copépodes : *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia clausi*, *Pseudocalanus minutus*, *Paracalanus parvus*, les proportions de mâles et de femelles ont été calculées sur les adultes au cours du cycle annuel. Les résultats sont partiels pour deux espèces. Cependant, quelques résultats intéressants ont pu être retrouvés par cette méthode qui complète les autres. Comme GAUDY (1972) l'avait bien décrit dans ses publications, il se trouve que le rapport entre le nombre de mâles et le nombre de femelles varie au cours de l'année selon l'état de reproduction des populations. On constate avant les périodes de reproduction un nombre de mâles très important par rapport à la moyenne, tandis qu'après une reproduction le nombre de mâles est très faible. La lecture des variations du sex-ratio $\frac{N \sigma^7}{N \text{♀}}$ permet donc de cerner la période de reproduction : il y a eu reproduction quand on constate une chute brutale du nombre de mâles

par rapport aux femelles dans une population. En appliquant cette méthode, on a retrouvé pour *Temora longicornis* 5 périodes de reproduction correspondant bien à celles décrites plus haut. Pour *Acartia clausi* et *Centropages hamatus*, le cycle est incomplet, mais les résultats obtenus par cette méthode correspondent bien aux résultats précédents.

Pour *Pseudocalanus minutus*, on trouve 4 périodes de reproduction, et pour *Paracalanus parvus*, 5 périodes.

Remarque :

Aucune des méthodes utilisées en dynamique de populations n'est complètement satisfaisante, mais les 4 préconisées par BINET (1977) et GAUDY (1972) sont utilisables et se complètent pour définir les périodes de reproduction et le nombre de générations par an.

A.4.3. Relations entre l'abondance d'une espèce et les facteurs hydrologiques (Exemple : *Isias clavipes*).

Deux facteurs : la température et la concentration en chlorophylle conditionnent très largement le développement des copépodes herbivores, leur reproduction, leur croissance et leur fertilité.

Un autre facteur dont l'action semble importante également est la salinité. La répartition dépend des conditions hydrologiques. Une représentation possible de l'abondance d'une espèce en fonction des deux facteurs température et salinité est le diagramme de BARY (1963), graphique couramment appelé T.S.P. : Température-Salinité-Plancton.

Pour chaque prélèvement d'un échantillon, la température moyenne et la salinité moyenne à la station sont notées. Au point correspondant du graphique, on relève la densité d'une espèce (N/10 m³). L'ensemble des courbes d'isodensités permet de repérer la zone d'abondance maximale. Cette représentation a été utilisée pour plusieurs espèces, *Isias clavipes* par exemple (Fig. IV.74). Une température élevée et une salinité voisine de 34‰ sont favorables à cette espèce. Ceci rejoint les résultats déjà trouvés en Manche Occidentale en Rivière de MORLAIX (G. LE FEVRE-LEHÖERFF, 1972). Il est possible de généraliser le type de représentation graphique qui permet de préciser les conditions optimales d'abondance d'une espèce en fonction de deux facteurs.

A.5. Variations spatiales des espèces

a). Gradient côte-large

Il faut définir l'échelle d'étude si on veut étudier les variations dans l'espace d'une espèce et sa distribution géographique : échelle mondiale, océanique, régionale etc. Dans le cas de l'étude sur le site de GRAVELINES toutes les stations à l'échelle de la Manche sont des stations côtières, et le plancton dans son ensemble est un plancton néritique, par opposition au plancton océanique. Cependant devant le site de la centrale, 3 stations ont été choisies plus ou moins proches de la côte et appelées : station côtière, station "médiane", station "large", la plus éloignée n'étant pas à plus de 3 miles de la plus côtière. Dans cette étroite bande côtière étudiée, nous avons essayé de savoir si des différences quantitatives et qualitatives étaient significatives entre les stations. Les résultats ne sont pas très nets. Tandis que les variations temporelles assez fines ont pu être mises en évidence, les variations spatiales n'ont pas été toutes interprêtées. Les gradients côte/large (fig. IV.75 à IV.80) ne sont pas stables d'une mission à l'autre pour une même espèce, et peu de différences apparaissent entre les stations pour l'instant. Il faut cependant s'abstenir de généraliser maintenant, car la mise en évidence de différences significatives aurait demandé un traitement plus poussé des résultats, ce qui pourra être fait ultérieurement.

On peut dire dès maintenant que peu d'espèces présentent des gradients nets entre la zone très côtière et la zone plus au large. Cependant *Euterpina acutifrons* et *Acartia clausi* semblent plus abondants aux stations très côtières, tandis que *Pseudocalanus minutus* et *Temora longicornis* présentent un gradient inverse (dans la zone étudiée évidemment, ce qui ne veut pas dire que *Temora* ne diminue pas quand les stations sont encore plus éloignées de la côte).

Le gradient côte/large n'est pas stable entre la haute mer et la basse mer, et de plus, nous n'avons pas pour l'instant mis en évidence de différences significatives au point médian au cours du cycle de marée. La station hors tache thermique est une station dont les caractéristiques sont proches de celles du large dans la composition du plancton et dans son abondance.

b) Microrépartition du zooplancton

Appelée très souvent microdistribution, la façon dont les organismes sont disséminés ou dispersés en une station donnée a été étudiée de façon très approfondie par FRONTIER (1969, 1971, 1973), WIEBE (1972), WIEBE et HOLLAND (1968), BINET (1977). Dans son article de 1973, FRONTIER donne quelques précisions importantes sur le vocabulaire employé dans les études de dispersion du zooplancton. Pour lui :

1/ La répartition se rapporte aux variations d'abondance dans l'espace ou dans le temps, des images qui caractérisent l'influence des facteurs ambiants sur les peuplements. Les répartitions écologiques (ou "patterns" pour les auteurs anglo-saxons) se traduisent par des gradients : c'est dans cet esprit que nous avons parlé de gradients au paragraphe précédent.

2/ La dispersion désigne la façon dont les organismes sont disséminés dans l'habitat.

3/ La distribution est utilisée au sens statistique du terme.

On peut dire que les organismes du plancton peuvent présenter des dispersions suivant 3 types :

- Si les organismes sont dispersés au hasard, leurs distributions suivront une loi de Poisson : dans ce cas, le rapport $\frac{\sigma^2}{m} = 1$ (variance/moyenne).
- Si les organismes ne sont pas dispersés au hasard mais s'attirent, on dit qu'il y a une "surdispersion". Dans ce cas, le rapport variance/moyenne $\frac{\sigma^2}{m} > 1$.
- Si les organismes présentent une tendance à se repousser, ils sont disposés régulièrement dans l'espace, dans ce cas $\frac{\sigma^2}{m} < 1$. On dit qu'il y a "sous dispersion".

Il semble d'après les auteurs précédents ayant étudié les problèmes, qu'un phénomène très général observé est la surdispersion du zooplancton. Les organismes ont souvent tendance à former des "essaims", mais ces derniers sont de tailles très variables : depuis le décimètre (CASSIE, 1959) jusqu'à une dizaine de kilomètres (CUSHING and TUNGATE, 1963).

La microrépartition n'a pas été étudiée de façon approfondie au cours de ce travail, mais l'exploitation de données déjà recueillies permettra prochainement de mieux comprendre ce sujet. Des séries de prélèvements répétés (ou Replicats) ayant été effectués 3 fois par missions, seront exploitées ultérieurement. Les figures IV.81 à IV.84 représentent pour le cas de l'ensemble des copépodes, la variation quantitative qui peut se produire entre un échantillon et un autre à quelques minutes d'intervalles en un même point. Les 5 prélèvements sont notés 1, 2, 3, 4, 5 ceci trois fois par mission au point hors zone (HZ), au point médian à haute mer (M EHM) et à basse mer (M EBM). Pour chacune des séries de 5 mesures la moyenne et l'écart-type ont été calculés et représentés. Un résultat général apparaît pour l'ensemble de l'année. Il n'y a pas plus de différences quantitatives entre les stations qu'entre les différents prélèvements d'une même station à quelques exceptions près (par exemple, pour GRAVELINES 24, on observe que tous les prélèvements du point "M" à basse mer sont quantitativement inférieurs aux prélèvements à haute mer). Pour chaque espèce jugée intéressante, une étude globale de sa microrépartition peut être poursuivie ultérieurement.

- Conclusion

Au cours de la deuxième année d'étude sur le site de GRAVELINES, les principales caractéristiques générales de la biologie des copépodes ont été retrouvées. Ce groupe forme une biomasse zooplanctonique essentielle pour la nutrition des carnivores. Cependant, les variations d'abondance saisonnière des principales espèces ne sont pas identiques sur les deux années d'étude. Les différences qui peuvent apparaître sont cependant essentiellement des décalages des courbes. Leurs maxima et minima plus ou moins précoces selon les années, dépendent essentiellement des facteurs climatiques différents sur les 2 cycles. L'amplitude des variations thermiques par exemple a été plus importante au cours du 2ème cycle. Les minima thermiques ont été plus bas pendant l'hiver 1974-1975 que pendant l'hiver 1976-1977. Le démarrage de poussée phytoplanctonique s'est produit plus tôt en 1977 qu'en 1975 et consécutivement celui des copépodes herbivores.

Pour les deux cycles nous avons observé une diversité faible, l'amplitude des variations étant plus accentuée au cours du deuxième cycle. Quelques espèces conditionnent l'équilibre de l'écosystème et il semble donc qu'une surveillance s'impose sur ce milieu dont le devenir dépend de la survie d'un nombre restreint d'espèces.

Au cours de la deuxième année d'étude, les résultats nouveaux ont concerné la dynamique de populations de trois espèces choisies pour leur importance dans les eaux de la Manche. Leur sensibilité aux variations naturelles de température au cours du cycle annuel est reflétée par leur croissance et leur rythme de reproduction.

Plusieurs méthodes ont été utilisées simultanément pour connaître le nombre de générations des espèces au cours de l'année. C'est une approche intéressante pour l'estimation de la production annuelle de chaque espèce. Les variations spatiales : répartition et microrépartition ont été étudiées de façon moins approfondie. Au cours des prochaines années, ce sujet doit être mieux compris.

B) Les Mysidacés

Sur les fonds côtiers, ce groupe de crustacés holoplanctoniques forme une biomasse importante surtout le long des côtes sableuses et dans les estuaires où ils trouvent un substrat riche en matière organique. Ce sont des filtreurs et certaines espèces vivent en banc de grande importance dans les anses où se forment des dépôts détritiques.

Les espèces recensées à GRAVELINES sont peu nombreuses, mais chacune peut représenter une biomasse importante. Les 5 espèces les plus fréquentes à GRAVELINES sont : *Schistomysis spiritus*, la plus abondante, *Mesopodopsis slabberi*, *Schistomysis ornata*, *Gastrosaccus sanctus* et *Gastrosaccus spinifer*.

Schistomysis spiritus :

Elle est abondante sur les fonds sableux. On note deux maxima : l'un en janvier-février, l'autre en juin-juillet (fig. IV.85, IV.86). Les femelles embryonnées sont très abondantes en janvier et février.

Schistomysis ornata :

Egalement abondante, présente son maximum de densité entre décembre et mars. Les femelles embryonnées sont surtout abondantes en janvier.

Mesopodopsis slabberi :

C'est une espèce très euryhaline, très abondante dans les estuaires. Dans la région côtière de GRAVELINES, son maximum d'abondance dépend de sa période de reproduction, et aussi de l'apport d'eaux douces venues de l'Aa. Aussi est-il normal de trouver une assez grande quantité de *Mesopodopsis* aux stations côtières après les périodes de forte pluviosité, stations à faible salinité en septembre-octobre, et aussi au printemps : mars pour le 2ème cycle, avril-mai pour le 1er cycle.

Deux autres espèces *Gastrosaccus sanctus* et *Gastrosaccus spinifer* se rencontrent aussi très régulièrement en faible quantité à GRAVELINES. *Gastrosaccus sanctus* semble atteindre son maximum en mai ou juin tandis que *Gastrosaccus spinifer* n'est abondante qu'en été de juin à août.

Les résultats concernant les périodes d'abondance de *Schistomysis spiritus* et *Mesopodopsis slabberi* semblent bien correspondre avec les résultats trouvés par l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes sur le même site de GRAVELINES en 1976 et 1977. En 1976, les périodes d'abondance maximales se situeraient en février 1976 pour *Schistomysis spiritus*. Ceci est un complément d'information pour une période où nous n'avons pas de prélèvement. Toujours d'après l'I.S.T.P.M. pour cette même année 1976, *Mesopodopsis slabberi* atteindrait son maximum en mai, ce qui correspondrait à l'apport des eaux de l'Aa au moment des fortes précipitations d'avril 1976.

Les données de l'Institut des Pêches sont en accord avec les nôtres :

Schistomysis spiritus :

Espèce la plus abondante, présente son maximum aux environs du mois de février (avec les femelles embryonnées). Un autre moment d'abondance moins grande étant fin août début septembre.

Mesopodopsis slabberi :

Très liée aux dessalures, présente son maximum entre mars et mai selon les années, corrélativement aux précipitations de printemps variables selon les années. Le deuxième maximum se produisant à l'automne (octobre).

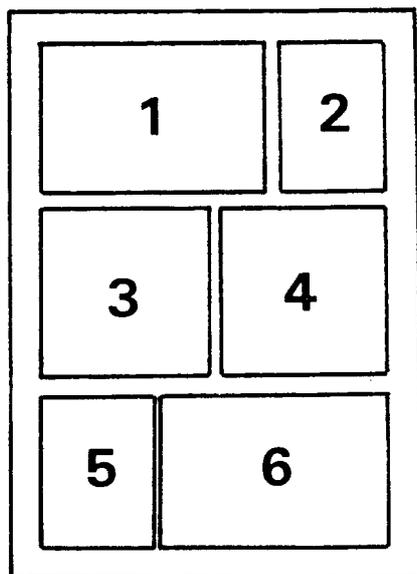
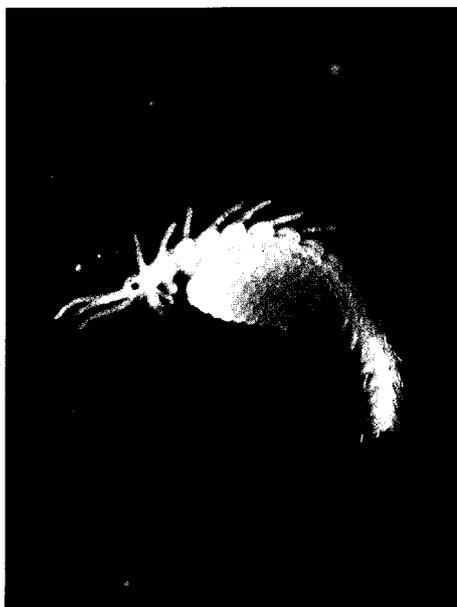
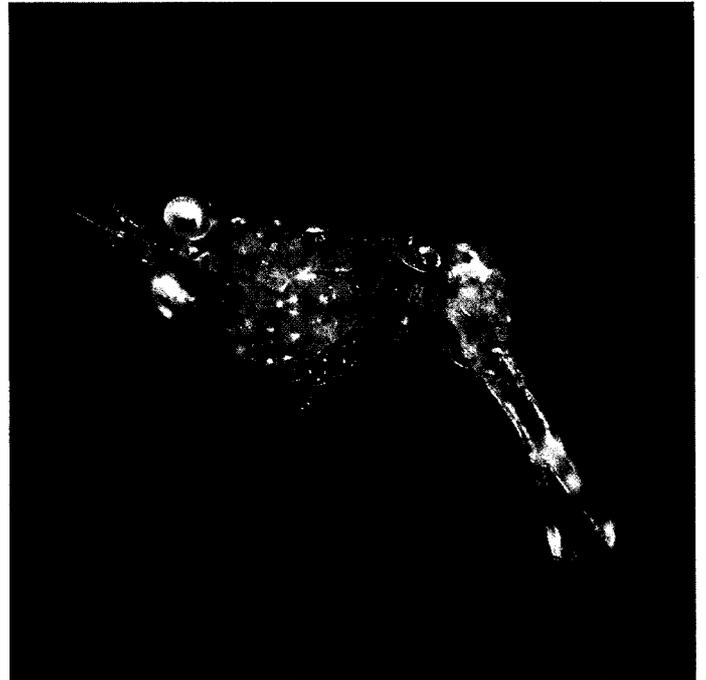
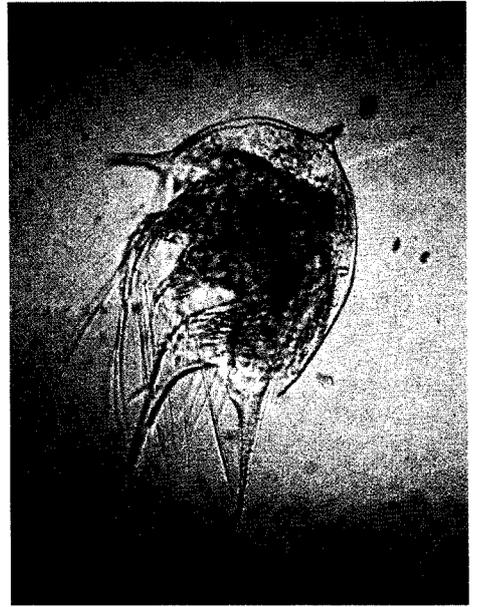
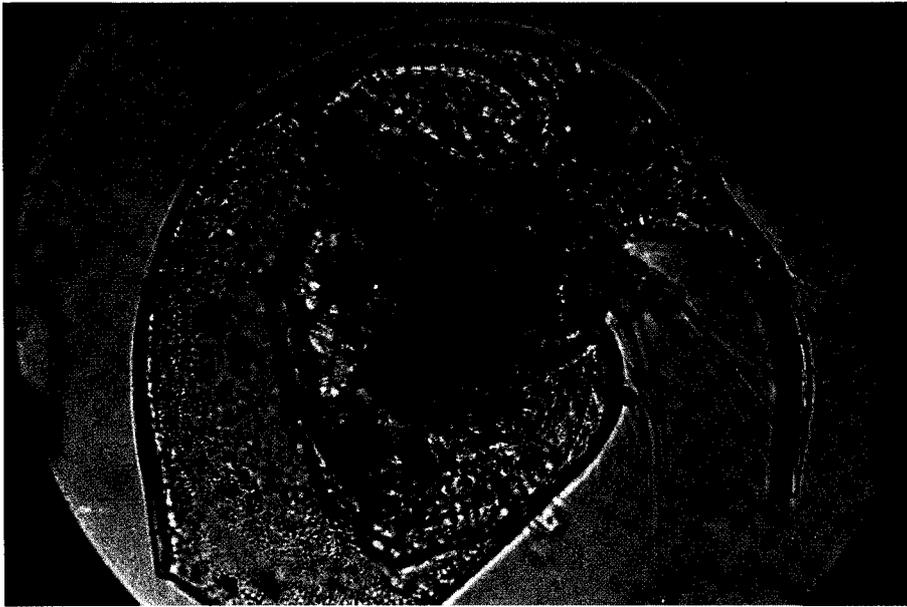


PLANCHE 11

QUELQUES ORGANISMES DU ZOOPLANCTON DE GRAVELINES

- 1- Cladocère : *Bosmina* sp.
- 2- Larve de Crustacés Cirripèdes : stade Nauplius
- 3- Cnidaire : *Hybocodon prolifer*
- 4- Larve de Crustacés Caridae
- 5- Annélide Polychète : *Autolytus prolifer* ♀ (ovigère)
- 6- Crustacés Mysidacés : *Schistomysis spiritus* ♀ (embryonnée)



Photos : 1, 3 et 6 © G. Le Fèvre-Lehoërf

Photos : 2, 4 et 5 © J. Le Fèvre

C) Les Cladocères

Aucune espèce nouvelle n'a été trouvée à GRAVELINES au cours du deuxième cycle d'étude. Les Cladocères sont des crustacés holoplanctoniques peu abondants à GRAVELINES. Ces crustacés incubent leurs embryons. Beaucoup de Cladocères ont leur origine dans les eaux douces et l'on trouve aux stations côtières de GRAVELINES, des Daphnies en petit nombre au moment des fortes dessalures de fin d'hiver. Les 4 genres de Cladocères répertoriés au cours du premier cycle se rencontrent également au 2ème cycle et sont : *Podon*, *Evadne*, *Bosmina*, *Daphnia*.

II - Les Appendiculaires (Fig. IV.87)

Ils sont représentés par l'espèce *Oikopleura dioica* que nous trouvons durant toute l'année à GRAVELINES. L'abondance est minimale en avril 1975 et en février 1977 et correspond à plus de 60 individus par 10 m³ et à des eaux froides (7° C.) ; elle est maximale en été, de juin à août dans des eaux plutôt chaudes (12°5 à 19° C.) et en juillet 1977 (16° C. où l'on atteint près de 6.000 individus, soit 100 fois plus qu'en février 1977. La production de cette espèce qui s'effectue à la fin du printemps dans des eaux déjà réchauffées (plus de 8° C.) semble être comme tout le cycle annuel en relation étroite avec celui de la température. On trouve pour la période allant de septembre 1974 à décembre 1975 un coefficient de corrélation $r = + 0,80$ liant ces deux paramètres. Nous n'observons pas de gradient côte/large significatif, bien que cette espèce ait une tendance côtière recherchant les eaux plutôt "tièdes", peu salées et surtout riches en particules en suspension.

En effet, cette espèce serait détritivore, se nourrissant principalement par filtration de l'eau, jouant ainsi un rôle d'épuration. Par ailleurs, les individus de cette espèce sont plutôt de grande taille (diamètre moyen = 2 mm), de sorte qu'en période estivale, l'ensemble des appendiculaires pourrait atteindre près de 20% du poids sec du zooplancton total. Ils représentent une source de nourriture importante utilisée en particulier par les larves de poissons.

III - Les Chaetognathes

On a trouvé à GRAVELINES 2 espèces de Chaetognathes : *Sagitta setosa* et *Sagitta elegans*.

Sagitta setosa :

C'est une espèce abondante en automne. Le nombre diminue progressivement de septembre 1976 à mars 1977, après quoi il réaugmente jusqu'en juin (date de fin de l'étude). Cette courbe des variations saisonnières (fig. IV.88) peut être mise en parallèle avec la courbe moyenne des températures. En été, on observe des adultes de grande taille (jusqu'à 1,4 cm) sexuellement mûres, en automne et en hiver la majorité du lot est formé d'immatures.

Comparaison avec l'année 1974-1975

On observait lors de la première phase de l'étude des variations saisonnières tout à fait semblables et le même ordre de grandeur (maximum aux environs de 1 000 individus pour 10 m³). Un certain décalage est observé entre les 2 courbes de variations saisonnières, la "chute" du nombre de *Sagitta setosa* étant beaucoup plus rapide en 1974. On peut expliquer cela du fait des fortes températures de l'été 1976 qui auraient permis des pontes tardives donnant encore en novembre et décembre suivants des quantités d'individus de l'ordre de 200 à 300 par 10 m³ (c'est-à-dire dix à trente fois plus que l'an précédent à même date).

Sagitta elegans :

C'est à titre indicatif seulement que nous mentionnons les *Sagitta elegans* à GRAVELINES en juin 1977 et à quelques exemplaires seulement. Cette espèce n'était pas inventoriée sur ce site lors de la première phase d'étude.

Les Chaetognathes sont des animaux intéressants à suivre lors de telles études. D'une part ce sont des carnassiers très prédateurs au sein du zooplancton, et d'autre part, ils sont connus (SOUTHWARD, 1962) pour être liés assez étroitement aux conditions hydrologiques des masses d'eau. En résumé, (BODO, 1963), *Sagitta setosa* serait plus typiquement côtière, affectionnerait les eaux "tièdes" de salinité inférieure à 35 ‰, *Sagitta elegans* demeurerait dans des zones plus profondes et supporterait des salinités supérieures à 35 ‰.

Dans un premier temps, on peut dire que les diverses observations sur *Sagitta setosa* concordent bien tant à GRAVELINES qu'aux autres sites connus en Manche (PALUEL, ROSCOFF, FLAMANVILLE).

IV - Cténaires :

Il s'agit de carnivores voraces, de plus grande taille que les hydroméduses ; les deux espèces rencontrées, *Pleurobrachia pileus* et *Beroe cucumis* peuvent atteindre plusieurs centimètres. Ces animaux mous, essentiellement composés d'eau ne représentent pas une forte biomasse, mais jouent un rôle important en tant que prédateurs du zooplancton.

Pleurobrachia pileus :

Est présente au printemps et en automne, le maximum à lieu en mai, les *Beroe cucumis* ne sont vues en 1976-77 que sous forme très juvéniles et surtout en juin (1000/10 m³).

Lors de la première année d'étude, on notait une quantité 20 fois supérieure de *Pleurobrachia* et on avait pu voir pour *Beroe cucumis*, la succession des juvéniles et des adultes (voir rapport précédent).

Il faut noter que ces animaux font des apparitions brusques et éphémères, sont très nombreux et peuvent alors couvrir de larges étendues. Enfin, on ne voit jamais ces 2 cténaires être abondants en même temps.

CONCLUSION

L'étude des populations du zooplancton sur le site de GRAVELINES avait déjà permis au cours de la première année (1974-1975) de mettre en évidence certains traits caractéristiques, à savoir :

- une diversité assez faible,
- des variations de grande amplitude entre les saisons de faible et forte production,
- une biomasse globale marquée également par de grandes amplitudes de variations saisonnières et très élevée à la fin du printemps.
- un plancton permanent représenté par les copépodes, les appendiculaires et les chaetognathes, et un plancton temporaire représenté par les larves d'annélides et de cirripèdes.

Au cours de la deuxième année d'étude, les principales caractéristiques du site ont été précisées et la succession des espèces au cours des saisons reste identique à celle du premier cycle. Un certain nombre de points descriptifs de l'écosystème a été approfondi.

La dynamique de trois espèces de copépodes a été entreprise pour l'année 1976-1977. Deux espèces, *Temora longicornis* et *Centropages hamatus* présentent cinq générations dans une année et une espèce, *Acartia clausi*, quatre générations, ceci dans les conditions actuelles du milieu avant fonctionnement de la centrale.

Au cours du suivi, il sera intéressant de savoir quels changements pourraient intervenir éventuellement dans le nombre annuel de générations. De plus, nous avons pu établir l'existence d'une corrélation positive entre la longueur des individus (adultes et juvéniles) et les facteurs du milieu, en particulier la température de l'eau. Cette étude va être poursuivie au cours des années ultérieures et la production estimée dans la mesure du possible.

Des mesures de poids secs de plancton ont été recueillies de manière plus fréquente au cours de la deuxième année de même qu'une meilleure estimation de la composition bio-chimique du plancton récolté (par la mesure du carbone et de l'azote organique). La meilleure estimation de la biomasse est représentée par le poids de carbone organique.

Du point de vue de la répartition géographique des espèces, peu de différences significatives apparaissent entre les différentes stations.

Pour certaines espèces, un gradient a été observé le long de la radiale. Par exemple *Lanice conchilega*, les larves de cirripèdes, et *Euterpina acutifrons* sont beaucoup plus abondantes près de la côte. La biomasse totale semble également présenter un gradient avec des valeurs élevées à la côte (station A).

C H A P I T R E I I E



M I C R O B I O L O G I E

par

- J.M. DELATRE
- J.P. JOSPIN
- M.C. PAUCHET

Institut Pasteur de Lille

II-E MICROBIOLOGIE

II-E-1 INTRODUCTION

L'étude microbiologique du site de Gravelines a porté sur la période du 15 Septembre 1976 au 30 Juin 1977.

Des prélèvements hebdomadaires ont été effectués à la digue Ouest de l'avant-port Ouest de Dunkerque (point DW, figure II-1). D'autre part, deux campagnes les 15 Février et 9 Juin 1977, en mer, sur une radiale face au site EdF (points C,M,L) au débouché de l'Aa (A) et au point "hors zone" (H). Enfin deux séries de mesures ont été effectuées, les 2 Mars et 22 Juin 1977 au point DW avec prélèvements toutes les deux heures pendant une marée complète.

a - Prélèvements et transport

Le premier prélèvement, à la digue (point DW) a été fait à la pompe (avec l'Institut de Biologie de Wimereux). Les autres ont été obtenus par puisage direct (5 l) répartis ensuite à raison de :

- 500 ml pour les dénombrements de germes totaux et sulfato-réducteurs ;
- 1 l pour la recherche des vibrions halophiles ;
- 2 l pour la mesure du potentiel hétérotrophe.

Pour cette dernière mesure, 200 ml d'eau à analyser sont mis en présence de U-¹⁴C- Glucose, dans 5 flacons à transfusion stériles de 1/2 l, pour obtenir les concentrations suivantes : 1, 5, 10, 15 et 20 µg/l de glucose.*

200 ml d'eau à laquelle on a ajouté, 15 min. auparavant, du HgCl₂ (concentration finale : 0,1 mg/l) pour arrêter toute activité hétérotrophe, sont également mis en présence de glucose* pour obtenir les concentrations suivantes : 1, 10 et 20 µg/l, pour la mesure de l'adsorption du glucose.

1 ml du mélange (eau de mer + glucose* est aussitôt prélevé dans chaque flacon et porté dans un pot à scintillation contenant 10 ml de liquide de KENNEDY.

Les flacons à transfusion sont ensuite bouchés, avec leur piège à CO₂ relevé. L'incubation a lieu à l'obscurité, en caisson isotherme avec de l'eau du lieu de prélèvement pour assurer une température constante ($\pm 1^\circ\text{C}$) pendant le temps du transport (1 h 30). L'incubation continue au laboratoire, en étuve à la température du prélèvement.

b - Modes opératoires. Dénombrement des germes totaux en épifluorescence (F1)

- Filtrer 5 à 10 ml d'eau, éventuellement diluée, sur une membrane noire (a) (0,45 µ).
- Casser le vide et ajouter 10 ml d'orangé d'acridine (b) (solution au 1/30000 dans du tampon phosphate 0,1 M pH 7,4, fraîchement dépoussiérée par 2 filtrations à 0,45 µ).

* glucose marqué au ¹⁴C

- Eliminer le colorant après 5 min. en rétablissant le vide, et sécher la membrane 5 min. à 37°C.
- Examiner sous huile non fluorescente, en épifluorescence, au grossissement x 1000.

Le microscope utilisé est un Leitz Orthoplan avec brûleur à vapeur de mercure 200 W, filtres d'excitation bleu vert BG 38 5 mm + bleu BG 12 3 mm, filtre dichroïque TK 495 nm et filtre d'arrêt K 510 nm, objectifs PL Apo Oel 100 / 1,32 et oculaires Periplan GW 10 x M modifiés par adjonction de diaphragmes ϕ 14 mm permettant de délimiter un champ uniformément illuminé.

- Compter, sur 20 champs, les nombres de cellules bactériennes à fluorescence verte et rouge séparément.
- Le nombre de germes totaux est : (par ml) :

$$N = \frac{n \times R}{v}$$

avec n = nombre moyen de bactéries par champ

$$R = \frac{\text{surface utile de membrane}}{\text{surface d'un champ}}$$

soit $6 \cdot 10^4$ avec les diaphragmes utilisés.

v = volume filtré (en ml).

- Les résultats sont la moyenne de deux dénombrements séparés. La correspondance entre les deux résultats a été en moyenne de 0,915 pour le nombre de germes totaux (> 0,82 dans 95 % des cas) et de 0,958 pour la proportion de germes à fluorescence verte (> 0,93 dans 95 % des cas).

- (a) Millipore HABP 04700. Chaque lot a été contrôlé, pour n'utiliser que des membranes dépourvues de cadavres bactériens
- (b) Lot utilisé pour toute l'étude : Fluka MG 301.82

. Dénombrement des germes "totaux" sur milieux nutritifs

- Ensemencer par étalement en surface 0,1 ml d'eau et de ses dilutions (10^{-1} à 10^{-3} , en eau de mer filtrée et stérilisée 20 min. à 120°C) sur gélose 2216 E de Zobell (MORITA et ZOBELL, 1955).
- Incuber à 18°C jusqu'à stabilisation du nombre de colonies (12 jours).
- Chaque résultat (Z) est la moyenne de 2 dénombrements entièrement distincts (dilutions séparées).

Un dénombrement des germes "totaux" sur gélose douce (ED) a été ajouté, pour permettre d'apprécier, par différence, la proportion de germes exigeants en eau de mer (germes "marins"). Chaque dilution a donc été ensemencée, en parallèle, sur le même milieu mais sans eau de mer.

. Recherche qualitative des vibrions halophiles. Détermination de l'espèce.

- Filtrer 1 l d'eau sur membrane (0,45 μ) et porter celle-ci dans un tube de milieu BTB d'Akiyama (1963).
- Dès le début de la culture (18 h environ), isoler sur gélose TCBS (KOBAYASHI et al. 1963)
- Repiquer plusieurs colonies de chaque type et compter les germes présentant les caractères suivants :

= Production d'H ₂ S sur TCBS	-
= Glucose fermenté sur milieu de Kligler avec NaCl 3 %	+
= Lactose fermenté sur milieu de Kligler avec NaCl 3 %	-
= Production de gaz sur milieu de Kligler avec NaCl 3 %	-
= Production d'H ₂ S sur milieu de Kligler avec NaCl 3 %	-
= Coloration de Gram	-
= Aspect en bacilles ou virgules	+
= Oxydase (à partir de gélose ordinaire avec NaCl 3 %)	+
= β -Galactosidase, en 2 h (avec NaCl 3 %)	-
= Culture sur eau peptonée avec NaCl 0 %	-
= Culture sur eau peptonée avec NaCl 3 %	+
= Culture sur eau peptonée avec NaCl 7 %	+
= Sensibilité au composé vibriostatique O/129	+

Caractères étudiés pour la détermination complète :

- | | | |
|--|---|---------------------------------|
| = Lysine décarboxylase | } | Milieux de Möller avec NaCl 3 % |
| = Ornithine décarboxylase | | |
| = Arginine dihydrolase | | |
| = Eau peptonée + NaCl 10 % | | |
| = Fermentation du Saccharose (NaCl 3 %) | | |
| = Production d'acétoïne selon RICHARD (1972) | | |

La recherche des vibrions halophiles a été rendue semi-quantitative, par filtration de plusieurs volumes : 1, 10, 100 et 1000 ml, et étalé-ment direct de 0,1 ml sur gélose TCBS.

. Dénombrement des germes sulfato-réducteurs (Su)

10 fois 5 ml, et 1 ml d'eau sontensemencés dans le milieu sélectif suivant, réparti par 10 ml en tubes profonds :

(NH ₄) ₂ SO ₄	1	g
KH ₂ PO ₄	0.5	g
Extrait de levure	1	g
Lactate de sodium 60 %	5.8	ml
Agar	15	g
Eau distillée	250	ml
Eau de mer vieillie filtrée	750	ml
pH	6.8	
Stérilisation	15 min.	à 120°C

auquel on ajoute, au moment de l'emploi, après désoxygénation 20 min. à 100°C, la solution suivante, à raison de 1,5 ml pour 10 ml :

Fe SO ₄	0.5	g
Ac. ascorbique	0.1	g
Ac. thioglycollique	0.1	g (d = 1,38)
Eau distillée	100	ml
pH	6 à 7	
Stérilisation		par filtration

Les tubes inoculés sont refroidis sous eau courante et incubés 12 jours à 30°C. Les nombres de colonies sont notés chaque jour.

. Mesure du "potentiel hétérotrophe"

Les flacons contenant le glucose* sont transportés sur glace jusqu'au point de prélèvement, et reçoivent les prises d'essai (200 ml) comme indiqué au paragraphe "Prélèvements".

L'incubation dure 3 à 24 h suivant :

- l'activité observée la semaine précédente,
- la température,
- le résultat (immédiat) obtenu en fluorescence.

Elle est réglée de façon à obtenir une fraction absorbée $< 10 \%$, pour éviter des limitations en oxygène ou autres éléments nutritifs.

A la fin de l'incubation, le piège à CO_2 , constitué d'une fiole à scintillation maintenue jusque là contre le bouchon par un fil d'acier le traversant, est descendue légèrement. 1 ml d'hydroxide de phénétylamine est injecté, au travers du bouchon, sur une bandelette de papier Whatmann 3 (50 x 25 mm) contenue dans la fiole à scintillation.

L'absorption est alors arrêtée, et la décarbonatation déclenchée, par injection dans l'eau, de 1,5 ml de H_2SO_4 1N. La décarbonatation dure 2 h, en agitation douce. Le flacon est ensuite ouvert, et 10 ml de liquide scintillant de ISHIDA sont ajoutés dans le piège à CO_2 , pour la mesure de la fraction respirée.

Les 200 ml d'eau acidifiée sont filtrés ($0,45 \mu$) et la membrane dissoute dans 10 ml de liquide de KENNEDY en flacon à scintillation, pour la mesure de la fraction assimilée par les cellules.

. Calcul du "potentiel hétérotrophe" $\frac{V}{M}$

- Calcul des temps de turn-over pour l'assimilation (A_i), la respiration (R_i) et l'absorption totale (assimilation + respiration) (B_i), à une concentration S_i :

$$A_i = \frac{t \times N}{(F-T)} \quad (\text{en h})$$

$$R_i = \frac{t \times N}{(M-u)} \quad (\text{en h})$$

$$\frac{1}{B_i} = \frac{1}{A_i} + \frac{1}{R_i} \quad (\text{en h})$$

avec : t = temps d'incubation (en h)

N = radioactivité avant incubation (to), en cpm pour 1 ml

F = radioactivité fixée sur le filtre après incubation et décarbonatation, en cpm pour 1 ml filtré, pour la prise d'essai

T = radioactivité retenue sur le filtre, après incubation et décarbonatation, en cpm pour 1 ml filtré, pour l'eau tuée avec HgCl_2 (valeurs mesurées aux concentrations 1, 10 et 20 $\mu\text{g}/\text{l}$, interpolés pour 5 et 15 $\mu\text{g}/\text{l}$).

M = radioactivité retenue dans le piège à CO_2 pour la prise d'essai, en cpm pour 1 ml d'eau

u = radioactivité retenue dans le piège à CO_2 pour l'eau tuée avec HgCl_2 , en cpm pour 1 ml d'eau (valeurs interpolées pour 5 et 15 $\mu\text{g}/\text{l}$).

(Activité spécifique du ^{14}C - glucose utilisé : 190 $\mu\text{Ci}/\mu\text{M}$ pour la solution pure ; 1 M \rightarrow 188 g).

- Traitement des données du turn-over : calcul de l'activité hétérotrophe, du taux de respiration et du "potentiel hétérotrophe" V_M .

Dans l'hypothèse de WRIGHT et HOBBIÉ (1966) où l'absorption du glucose suit une cinétique à saturation, du type Michaëlis-Menten, les temps de turn-over varient linéairement avec les concentrations, et en particulier :

$$B = \frac{1}{V_M} S + B_0$$

avec : B_0 = temps de turn-over d'absorption à la dose zéro de glucose ajouté, soit à la concentration naturelle (indosable) en eau de mer. Ce terme est un indice de l'activité hétérotrophe réelle.

V_M = vitesse maximum d'absorption, ou activité hétérotrophe "potentielle" vis-à-vis du glucose, ou plus simplement : "potentiel hétérotrophe".

On peut montrer dans cette hypothèse que l'abscisse à l'origine $(-\frac{B_0}{1/V_M})$ est égale à $-(K_S + S_n)$, avec :

K_S = constante d'affinité de Michaëlis

S_n = concentration naturelle de glucose en eau de mer

Un programme de calcul automatique a été établi, qui permet d'obtenir successivement :

- la droite des moindres carrés pour les temps d'absorption (B);
- un coefficient de corrélation (r) entre temps d'absorption (B) et concentrations (S), qui est un indice de vraisemblance de l'hypothèse de WRIGHT et HOBBIE ;
- l'inverse de la pente, soit V_M (en $\mu\text{g.l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) (potentiel hétérotrophe) ;
- l'ordonnée à l'origine (B_0), indice (inverse) d'activité hétérotrophe réelle (en h) ;
- l'abscisse à l'origine $(-(K_S + S_n))$ ($\mu\text{g/l}$).
- les droites des moindres carrés pour les temps d'assimilation (A) et de respiration (R), sous la contrainte qu'elles passent par $\{- (K_S + S_n) ; 0\}$
- les ordonnées à l'origine de ces droites (activités assimilatrice A_0 et respiratoire R_0 réelles) (en h)
- la fraction minéralisée $\frac{A_0}{A_0 + R_0}$ (en %)

Reproductibilité des mesures de temps de turn-over :

Cinq séries de mesures en quadruple ont été effectuées, pour estimer la reproductibilité des mesures de temps de turn-over, à la concentration de $2,5 \mu\text{g/l}$. Les résultats sont donnés dans le tableau V-1, et montrent une variation acceptable dans la mesure de la fraction minéralisée (coefficient de variation : 0,14 en moyenne), alors que les résultats de turn-over sont plus variables (coefficient 0,36 en moyenne).

a) Influence du stade de la marée

Les nombres de sulfato-réducteurs relevés le 2 mars 1977 au cours de l'expérience sur l'influence de la marée (Tableau V.2) apparaissent significativement liés à la hauteur d'eau (H, calculée d'après la règle des douzièmes) :

$$\log \left(\frac{Su_i}{Su} \right) = 0,058 H - 0,340 \quad (r = 0,925 ; n = 7)$$

Cette relation paraît néanmoins fortuite, car les variations sont faibles et aucune relation analogue n'a été notée lors de la seconde expérience sur l'influence de la marée, le 22 Juin (r = 0,09 ; n = 6).

Aucun des autres paramètres étudiés au point D toutes les deux heures pendant une marée complète, les 2 mars et 22 juin, ne présente de variation cyclique qui puisse être reliée de façon significative à la hauteur d'eau ou à la vitesse des courants dans le secteur concerné (établie d'après la rose des courants dans la passe de Dunkerque, données du Service Hydrographique de la Marine).

En conséquence, aucune correction n'a été apportée, pour l'étude de leur évolution dans le temps, aux résultats hebdomadaires obtenus à des stades variés du cycle de marée au point D (tableau V.3) (et figure V.1).

b) Evolution dans le temps- Germes totaux (en fluorescence) (Fl)

Le nombre de germes totaux évolue avec régularité et présente plusieurs points particuliers :

- une proportion faible (généralement < 15 %) de cellules à fluorescence rouge, assimilables à des corps bactériens en voie de dégradation (PLUGSLEY, 1974), avec deux exceptions, les 30/11 (59 %) et 28/12/76 (53 %). Il en va de même (FRANCISCO et al., 1973) en eau douce (lacs peu pollués), sauf à l'automne.

- un "bloom" (augmentation d'un facteur 100 environ) fin septembre et début octobre

- une augmentation plus lente et moins régulière, entre mars et fin juin.

La température ne paraît pas être le facteur déterminant du nombre de germes totaux ($r = 0,395$ pour les 41 mesures du tableau V.3), soit 15 % de variation liée à la température).

D'autre part, il n'existe pas de relation significative ($r = 0,145$; $n = 41$) entre le nombre de germes totaux et le coefficient de marée, facteur important de remise en suspension des sédiments.

- Nombres de germes sur milieu de Zobell (Z) et gélose douce (ED)

La fraction de germes totaux capables de cultiver sur les milieux nutritifs, même les plus favorables, comme celui de ZoBell, à base d'eau de mer, est faible ($Z/Fl = 3,5$ % en moyenne). Des rapports comparables ont déjà été maintes fois rapportés (JANNASCH et JONES, 1959, citent des taux de 0,01 % à 7 %).

Cette fraction apparaît fluctuante (minimum 0,073 % le 19/10/76 ; maximum 66 % peu après, le 3/11/76) et présente une relation tout juste significative avec le nombre de germes totaux : $r = 0,300$ pour $\log Z = f(\log ED)$ ($n = 41$). En particulier, cette fraction n'est pas concernée par le "bloom" d'octobre ou la poussée de mai-juin. Dans une étude employant aussi les deux méthodes (en eau de lac) une telle indépendance a également été trouvée (FRANCISCO, 1973).

Les nombres observés sur milieu de ZoBell sont comparables à ceux relevés dans les eaux côtières en général, mais atteignent parfois ceux de golfes soumis à des apports organiques : Fjord de Kiel (HOPPE, 1976), golfe de Fos (BERLAND et al., 1975).

Ces nombres ne présentent pas d'évolution saisonnière nette, ni de relation significative avec la température ($r = 0,04$; $n = 41$), ce qui va à l'encontre des résultats obtenus par GOCKE (1975), mais sur une courte période estivale et dans un milieu moins ouvert, soumis à d'importants apports organiques (Fjord de Kiel). Par contre EZURA (1974) a noté, après une étude de plusieurs années, au Japon, une absence de corrélation avec la température, ce dernier facteur gouvernant plutôt la succession des espèces ou des remplacements de groupes (psychrophiles / mésophiles).

Il a semblé utile de compléter l'étude des germes totaux par une évaluation de la fraction n'exigeant pas d'eau de mer (germes non "marins" pour ZoBell), qui englobe les germes d'origine tellurique.

Cette fraction est encore plus faible : $ED/F1 = 0,45 \%$ en moyenne (min. le 27/6/77 : $0,0039 \%$; max. le 2/12/76 : 11%).

Les nombres relevés ont une évolution fluctuante, sans tendance saisonnière ou momentanée, et indépendante de celle des germes totaux ($r = -0,106$; $n = 41$ pour $\log ED = f(\log F1)$).

Par contre il existe une relation significative entre les nombres obtenus sur milieu de ZoBell et sur gélose douce ($r = 0,466$; $n = 41$ pour $\log ED = f(\log Z)$), probablement à cause de l'existence d'halophiles facultatifs, d'origine tellurique et marine, capables de cultiver sur les deux milieux.

Le nombre de germes (ED) n'est pas lié à la température ($r = -0,090$; $n = 41$). Cette catégorie n'est pas concernée par les "blooms" observés en fluorescence en octobre et mai-juin, qui ne se résument donc pas à des apports directs de germes telluriques.

- Nombres de Vibrio halophiles, par litre (V)

La recherche des vibrions halophiles a été rendue semi-quantitative, ce qui a permis de déceler un cycle saisonnier, très nettement lié à la température. $\log V = 0,152 T^\circ - 1,628$ ($r = 0,666$; $n = 41$) (avec recherche négative = $0,1/1$)

Une telle relation avec la température a déjà été notée au Japon (COLWELL et KANEKO, 1974), aux Etats-Unis d'Amérique (BAROSS et LISTON, 1970), et en divers secteurs côtiers du Pas-de-Calais (Etude de Pré-Projet pour les sites EdF Dannes et Audinghen, 1976).

La majorité des souches isolées présentent les caractères spécifiques suivants :

lysine décarboxylase	+
ornithine décarboxylase	+
arginine dihydrolase	-
culture en eau peptonée avec NaCl 10 %	+
fermentation du saccharose	+
production d'acétoïne	-

et peuvent donc être rapportées au *V. parahaemolyticus* type 2 de SAKAZAKI (1963) (*V. alginolyticus*), dont le rôle pathogène pour l'homme n'est pas établi, mais qui a été mis en cause dans la dégradation de grandes algues (LAYCOCK, 1974).

Quelques souches présentent des anomalies dans l'équipement en décarboxylases, ou se rapprochent, par d'autres caractères, du *V. parahaemolyticus* type I pathogène pour l'homme dans certaines conditions. Il semble néanmoins que ces souches soient des *V. alginolyticus* aberrants, la variabilité des *Vibrio* halophiles ayant déjà maintes fois soulignée (BAROSS et LISTON, 1970 ; COLWELL et KANEKO, 1974).

Les nombres maximum de *V. alginolyticus* restent faibles (100/l) en comparaison de ceux observés en certains sites rocheux, riches en laminaires (Cap-Gris-Nez) où l'amplitude du cycle atteint 10^6 pour 1 ($>10^3$ /ml en Août; <1 /l en Février).

- Nombres de germes sulfato-réducteurs (Su)

Les sulfato-réducteurs sont des germes anaérobies abondant dans certains sédiments, et la remise en suspension de ceux-ci par les courants de marée pourrait influencer leur nombre dans les eaux ; il n'a pas été noté, cependant, de relation entre le nombre de sulfato-réducteurs et le coefficient de marée ($r = - 0,010$ pour $\log (Su) = f (c)$) ou la vitesse du courant au moment du prélèvement (d'après la rose des courants dans la passe de Dunkerque ($r = - 0,23$)).

S'il est généralement admis que la température est un facteur important pour la réduction des sulfates par ces germes dans les sédiments fins et riches en matière organique (ELTRINGHAM, 1971), par contre le nombre de sulfato-réducteurs dans les eaux au point D n'a pas de relation avec la température ($r = - 0,04$; $n = 41$).

A quatre reprises, le dénombrement a été effectué en double sur milieu à l'eau douce. Il apparaît que les sulfato-réducteurs au point D exigent, pour 80 % d'entre eux, de l'eau de mer pour leur développement, et ne sont donc pas d'origine tellurique.

- "Potentiel hétérotrophe" (V_M) et temps d'absorption (B_0) du glucose

Le glucose a été choisi ici pour représenter la matière organique dissoute dans des mesures d'assimilation et de respiration, parce que c'est ce substrat qui a été utilisé par le plus grand nombre d'auteurs. Rien n'indique, dans les travaux récents que le choix d'un autre substrat unique soit moins arbitraire. D'ailleurs, il peut exister un parallélisme étroit dans l'évolution de l'assimilation de deux substrats (glucose et acétate par exemple, GOCKE, 1975) bien que leurs vitesses maximum d'assimilation, et surtout leurs taux de minéralisation (GOCKE, 1976) soient différents.

Les résultats obtenus sont donc un indice d'activité bactérienne, fondé sur un substrat unique, et ne constituent pas une mesure exacte de production bactérienne, même hétérotrophe. D'autre part les quantités assimilées, mesurées ici après acidification, sont celles intégrées aux macromolécules, à l'exclusion des pools de glucose intracellulaire libre (Baross et al., 1975)

Pour 40 des 60 séries de mesure, la correspondance entre la cinétique observée en fonction des concentrations, et celle de Michaëlis du type à saturation, est statistiquement valide ($r > 0,81$)

Pour l'analyse de ces 40 séries, on a utilisé l'équation de LINEWEAVER-BURKE modifiée (WRIGHT et HOBBIE, 1966) pour calculer la vitesse maximum d'absorption (V_M) ("potentiel hétérotrophe") et le temps de turn-over (B_0) (indice d'activité glycolytique réelle).

Deux exemples sont donnés (fig V.2 - V.3).

- série 40-5, avec un coefficient de régression élevé ($r = 0,996$)
- série 33, avec un coefficient de régression à la limite de la signification (au seuil de 5 %). A noter également pour cette série une anomalie du taux de respiration à $1 \mu\text{g/l}$.

Les 20 autres séries peuvent être groupées en trois catégories :

- A. - séries 29 et 31 (exemple n° 29, fig. V.4 : les coefficients de régression linéaire sont très élevés (0,96 et 0,97) mais la relation n'est pas linéaire et l'ajustement d'une droite conduit à des résultats irréels : $B_0 < 0$).
- B. - séries 24-3 ; 24-5 ; 25 ; 26 ; 28 ; 34 ; 38-5 (exemple n° 24-3 ; fig. V.5) ; les temps d'absorption minimum ne correspondent pas aux concentrations les plus faibles (courbes en U).
- C. - enfin 11 autres séries (exemple n° 24-6 ; fig. V.6 présentent des résultats en lignes brisées ne pouvant être interprêtées, le coefficient de régression étant même parfois négatif.

La reproductibilité imparfaite des mesures de turn-over ($CV = 0,36$) peut expliquer pour une part ces divergences avec la cinétique-type. Néanmoins le volume d'eau utilisé (200 ml) est plus important, pour réduire l'hétérogénéité entre prises d'essai, que dans les travaux d'autres auteurs (HERBLAND, 1976 ; GOCKE, 1975), dont certains observent constamment des régressions linéaires hautement significatives (GOCKE, 1975).

Il semble en fait que la correspondance avec la cinétique-type de Michaëlis, et peut-être même l'homogénéité entre prises d'essai, soit une caractéristique de certaines masses d'eau. Ainsi VACCARO et JANNASCH (1967) ont rapporté une bonne correspondance en Atlantique, mais une majorité de courbes en S dans certains upwellings du Pacifique (absence de limite maximum à la vitesse d'absorption). Ils pensent que la cinétique de Michaëlis est un cas particulier dû à la dominance d'une espèce dans l'eau.

Une excellente linéarité ($> 0,99$; 38 fois sur 38) a été observée par GOCKE (1975) dans l'estuaire de KIEL, tandis que SIBERT et al. (1975) n'ont pas obtenu ce type de réponse dans un autre Fjord pollué, au Canada.

A ce point de vue, les masses d'eau échantillonnées à la digue de Gravelines paraissent assez inconstantes.

On a pris pour les séries ne correspondant pas à la cinétique de Michaëlis :

- comme estimation (par excès) de B_0 : le plus petit B observé ;
- comme estimation (par défaut) de V_M : le plus petit rapport (B/S).

Tous les résultats d'activité hétérotrophe sont portés dans le tableau V.4

La vitesse maximum d'absorption du glucose (V_M) varie très largement (entre 0,0035 et 1 $\mu\text{g/l-h}$), et apparait nettement liée à la température :

$$\log V_M = 0,126 \cdot T - 2,700 \quad (r = 0,685 ; n = 52),$$

plutôt qu'aux nombres de germes totaux ($r = 0,476$, significatif), de germes cultivant sur milieu de ZoBell ($r = 0,210$, non significatif) ou sur gélose douce ($r = -0,211$, non significatif).

De même le temps de turn-over est lié à la température et au nombre de germes totaux, mais pas aux autres catégories de germes.

Dans une étude sur une eau de lac et comprenant également ces trois mesures, FRANCISCO (1973) a également noté une relation entre potentiel hétérotrophe et nombre de germes totaux mais pas de germes "viables". D'autre part l'influence des variations saisonnières de températures a déjà été remarquée par de nombreux auteurs (SMITH, 1973 ; WIRSEN, 1974 ; HALL, 1972). Par contre GOCKE (1975) (dans le fjord de KIEL) note que les vitesses maximum d'absorption du glucose (et de l'acétate) sont étroitement liées au nombre de germes (sur milieu de ZoBell) plutôt qu'à la température. Il faut remarquer toutefois que cette étude porte sur une courte période, en eau saumâtre polluée, où l'activité bactérienne ne serait pas limitée par la température, élevée et peu variable, mais plutôt du nombre de germes et / ou d'apports telluriques (corrélation avec les phosphates et l'ammonium).

Les activités observées à la digue sont du même ordre de grandeur que pour les masses d'eau non polluées étudiées ailleurs, sauf en hiver où elles paraissent très faibles (Tableau V.5).

L'importance de la fraction minéralisée varie assez largement d'une semaine à l'autre, entre 6,6 et 53 %, sans relation apparente avec d'autres paramètres.

GOCKE (1976) a observé des variations plus faibles en Mer du Nord, avec une augmentation estivale (32,8 % contre 25,0 en hiver).

ANDREWS et le WILLIAMS (1971), dans le Pas de Calais, ont noté des taux également variables, jusqu'à 30 %.

Dans le secteur étudié, le taux de minéralisation à la différence de la vitesse d'absorption, n'apparaît pas liée à la température.

Comparaison avec d'autres points de prélèvements

Le tableau V.6 donne les résultats obtenus des 15/2 et 9/6/77 au point DW sur une radiale côte-large face au site EdF et au débouché de l'Aa ou au point Hors-zone.

Les divers points étudiés montrent des nombres de germes totaux comparables à ceux obtenus aux mêmes dates en DW sauf le débouché de l'Aa (à marée descendante), où le nombre est environ 8 fois plus fort qu'aux autres points, mais avec un % de germes morts plus élevés (32 % contre 7 % ailleurs).

Il faut noter d'autre part que les nombres relevés en Juin sont en augmentation par rapport à Février, ce qui laisse à penser que la poussée observée en Mai-Juin en DW pourrait intéresser le secteur entier.

Pour les autres catégories de germes, il convient d'examiner les rapports $\frac{Z}{F1}$ et $\frac{ED}{Z}$ (tableau V.7), plutôt que les nombres absolus, plus sensibles aux aléas d'échantillonnage et d'analyse.

Il convient de noter que la proportion de germes cultivant sur gélose salée est la plus faible, et celle sur gélose douce la plus forte (>1) au débouché de l'Aa le 15/2.

Il n'est pas possible de discerner de gradient côte-large, par contre la proportion de germes cultivant sur gélose douce décroît dans le sens (Aa - point A - point DW).

Les différences concernant les vibrions et sulfato-réducteurs ne sont pas interprétables.

La différence entre le débouché de l'Aa et les autres points se retrouve le 15/2 pour le potentiel hétérotrophe, mais pas pour les temps de turn-over, ce qui peut refléter une plus forte concentration de glucose en (Aa).

Les autres points ont des caractéristiques d'activité comparables entre elles, sans gradients nets, sauf le 15/2 dans le sens (Aa - point M - point DW).

Ces deux séries restreintes de résultats permettent de penser que les caractéristiques suivies à la digue peuvent être élargies aux autres points, avec quelques corrections inspirées des gradients observés, à interpréter néanmoins avec prudence.

II E - 5 CONCLUSIONS PRINCIPALES

Il n'a pas été possible, avec les Méthodologies employées, de déceler l'influence de la marée sur les paramètres étudiés à la digue. En ce point, les principaux résultats et leur évolution saisonnière sont les suivants :

. La proportion de germes "morts" est très généralement inférieure à 15 %, et le nombre de germes totaux a été de 2.10^5 /ml environ entre le 15 Septembre et fin Février (sauf un "bloom" jusqu'à 5.10^7 /ml début Octobre), puis a augmenté lentement jusqu'à 5.10^7 /ml fin Juin.

. Les poussées d'Octobre et Mai-Juin ne sont pas dûes à des apports directs de germes telluriques. En effet les nombres obtenus sur gélose douce sont faibles (en moyenne 0,45 % du total), fluctuants et indépendants des nombres de germes totaux.

. Ces "blooms" ne peuvent pas non plus être attribués à la fraction capable de cultiver sur milieu nutritif à l'eau de mer (en moyenne 3,5 %), fraction également fluctuante et indépendante du nombre de germes totaux.

. Les nombres de germes totaux n'ont qu'une relation assez lâche avec la température, et les fractions obtenues sur milieux nutritifs, bien que liées entre elles, ne sont pas liées à la température.

. Par contre les Vibriohalophiles (ici *V. alginolyticus*) présentent un cycle annuel très lié à la température, mais d'amplitude moyenne (<1/l en hiver ; 10 à 100/L en Septembre).

. Les nombres de sulfato-réducteurs (environ 10^3 /l) présentent des variations assez faibles, sans relation avec d'autres paramètres, notamment avec ceux pouvant influencer la remise en suspension de sédiments.

L'indice d'activité hétérotrophe (respiration et assimilation dans les macromolécules d'un substrat unique, le glucose), varie très largement de $1 \mu\text{g/l.h}$, en Septembre (valeur moyenne) à 0,003, en Décembre (valeur faible).

D'autre part, si l'on admet, avec d'autres auteurs, que le type de cinétique d'absorption est une caractéristique des masses d'eau, celle échantillonnée à la digue de Gravelines paraît assez inconstante : 20 séries sur 60 n'ont pas une cinétique du type observé avec des cultures pures ou avec les populations naturelles de certains secteurs marins.

Les variations d'activité glycolytique apparaissent liées au nombre de germes totaux, mais surtout à la température.

Enfin il n'a pas été mis en évidence de différences importantes entre la digue et les divers points (sauf le débouché de l'Aa), étudiés de façon plus restreinte (deux séries de prélèvements en mer, en Février et Juin).

LE DOMAINE BENTHIQUE



CHAPITRE III A

ZONE SUBTIDALE

CHAPITRE III B

ZONE INTERTIDALE

par A. SOUPLET (Institut de Biologie Marine
de Wimereux)

III.A - La zone subtidaleI - Introduction

Le benthos subtidal du site de Gravelines a été étudié pour le compte de l'E.D.F. depuis 1973 . Une première étude (DEWARUMEZ et GREGOIRE, 1973) avait permis de dégager les traits importants de cette région et d'identifier des zones de richesse faunistique différente . DEWARUMEZ (1976a, 1976b) a montré l'existence de deux peuplements situés de part et d'autre de l'isobathe - 10m :

- le peuplement des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* .
- le peuplement des sables moyens à fins propres à *Ophelia borealis* .

Cependant la contrainte apportée par la localisation des points, prévue initialement pour des études hydrologiques ne permettait ni de définir avec précision l'extension de ces peuplements ni de détecter la présence éventuelle d'autres unités bionomiques .

D'autre part, DEWARUMEZ (1976a) avait noté au cours de la précédente étude (Février 1975 à Décembre 1975) un envasement progressif de toute la zone, ce à partir de Septembre 1975 . Cet envasement, qui s'accompagnait d'un développement vers le large du peuplement à *Abra alba*, a été considéré comme une conséquence directe des travaux de creusement et d'aménagement du nouvel avant-port de Dunkerque-Ouest et de ses abords .

Enfin, la région a été étudiée du point de vue benthique d'une part par SMIGIELSKI (1976) qui a prospecté une zone s'étendant de Calais à 6 milles à l'Est du chenal de l'Aa et d'autre part par GLAÇON (1977) entre le Cap Gris-Nez et la frontière belge .

Notre étude a donc eu pour premier objectif de compléter et d'affiner la description bionomique du site .

Ensuite, nous nous sommes attachés à poursuivre l'étude de la croissance et de la démographie de quelques espèces abondantes, étude commencée par DEWARUMEZ (1976 a et b) .

2 - Méthodologie2-I- Travail à la mer2-I-I - Calendrier des campagnes

Les campagnes en mer ont eu lieu aux dates indiquées dans le tableau VI.1.

Ces campagnes sont de deux types :

- les campagnes "lourdes" (Septembre 1976 et Mars 1977) dont le but est la délimitation et la description des peuplements .
- les campagnes "légères" (Octobre 1976, Janvier 1977, Mai 1977 et Juin 1977), consacrées à la récolte des espèces suivies plus particulièrement en vue d'études démographiques .

2-I-2 - Localisation des stations

Lors de la première campagne " lourde" (Septembre 1976) 22 stations ont été prospectées . Leur disposition répondait à des impératifs divers :

- quadrillage régulier de la zone
- choix d'une aire d'étude suffisamment grande pour déborder l'étendue de la tache thermique .
- maillage aussi serré que possible .

La répartition des points de prélèvements est indiquée dans la figure VI.1. Les coordonnées géographiques des points figurent dans le tableau VI.2. La zone étudiée s'étend donc: à l'Est jusqu'à la limite Est de la région couverte pendant la première année de l'étude de projet, à l'Ouest jusqu'à la limite Est de la zone étudiée par SMIGIELSKI (1976) tandis que vers le large elle s'étend jusqu'au banc du Dyck .

La répartition des points de prélèvements de la deuxième campagne lourde (Mars 1977) a été dictée par les résultats de la campagne de Septembre . Quelques points de chacun des peuplements ont été échantillonnés une seconde fois afin de déceler d'éventuelles variations dans la situation ou la composition des peuplements. (Fig VI.2) .

Des points supplémentaires (numérotés de 27 à 36) ont permis d'une part d'étudier les peuplements qui s'installent dans la passe du port de Dunkerque-Ouest (points 27, 28 et 29) et d'autre part de décrire plus précisément la zone des bancs à l'Est de l'avant-port .

2-I-3 - Techniques de prélèvements

Les campagnes ont été effectuées à bord du chalutier "St-Eloi" . Les stations de prélèvements ont été repérées à l'aide du "Navigator DECCA" dont la précision est de l'ordre de 50 à 100 m.

Deux engins ont été utilisés :

- la drague Rallier-Du Baty modifiée, pour les prélèvements qualitatifs (Campagnes VII et X) (Planche 14).
- la benne Smith Mc Intyre pour les prélèvements quantitatifs (Campagnes VIII, IX, X, XI et XII) (Planche 12 et 13).

2-I-3-I - Prélèvements à la drague

La drague pleine contient environ 50 litres de sédiment . Sur ces 50 litres, 30 sont prélevés pour les études

faunistiques . Cet échantillon est tamisé sur des tables de tri constituées de tamis de vide de maille, successive-ment, 1 cm et 1 mm (Planche 14). Le tri de la faune s'effectue sur place si le refus de tamis est peu important . Dans le cas contraire, refus de tamis et faune, fixés immédiatement au formol neutre salé à 8-10%, sont ramenés au laboratoire en sacs plastiques . Un sous-échantillon est prélevé sur le contenu de la drague pour les études granulométriques . Un deuxième sous-échantillon a également été prélevé à la demande de l'Institut Pasteur .

2-I-3-2 - Prélèvements à la benne

La benne prélève un volume compris entre 8 et 11 litres sur une surface de 1/4 m² .

Le prélèvement consiste en fait à effectuer 10 coups de benne, afin d'échantillonner une surface de 1 m² .

Compte tenu des irrégularités de fonctionnement de l'engin, il faut le "filer" 12 fois en moyenne pour obtenir 10 échantillons corrects . (Planche 12).

Le sédiment récolté à l'aide de la benne subit le même traitement que celui prélevé à la drague, c'est-à-dire tamisage, tri et fixation .

2-2- Au laboratoire

2-2-I- Granulométrie

Le sédiment, ramené au laboratoire, est lavé plusieurs fois à l'eau douce puis à l'eau déminéralisée pour empêcher la formation d'aggrégats de grains de sable et de sel .

Ensuite, il est mis à sécher à l'étuve à 110°C. Le temps de séchage est variable, sa durée tient compte de la quantité d'eau contenue par le récipient . Elle est de l'ordre de 48 heures au moins . Une fois sec, l'échantillon prélevé est tamisé sur une tamiseuse "Roto-Lab".

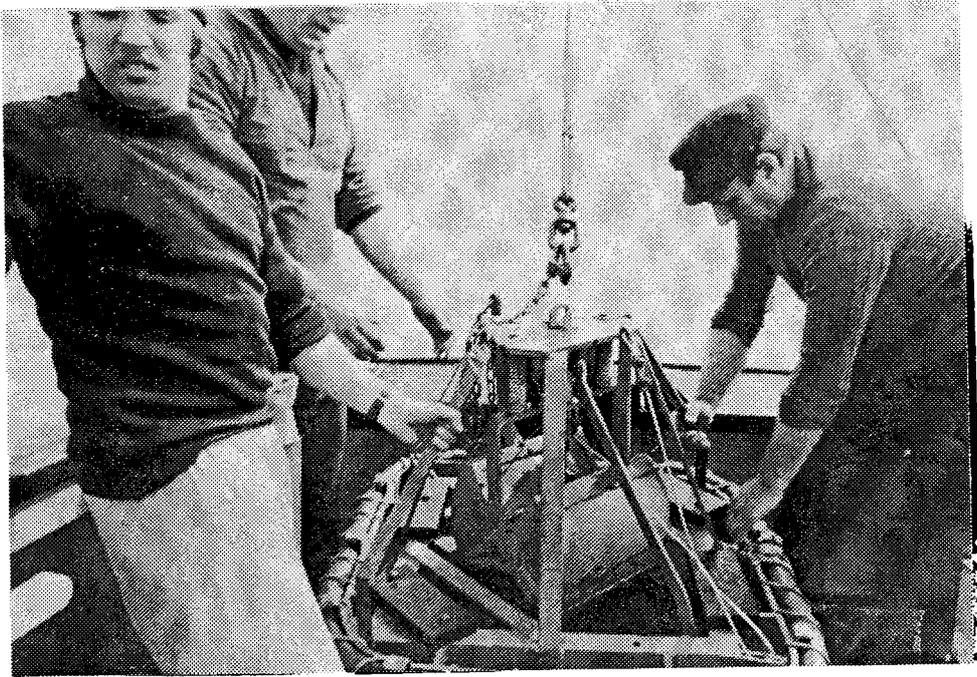
Les tamis utilisés répondent aux normes AFNOR. Leur vide de maille varie entre 0,040 et 5 mm. suivant une progression géométrique de base 1 et de raison 10^{1/10} .

Au total 22 tamis sont utilisés .

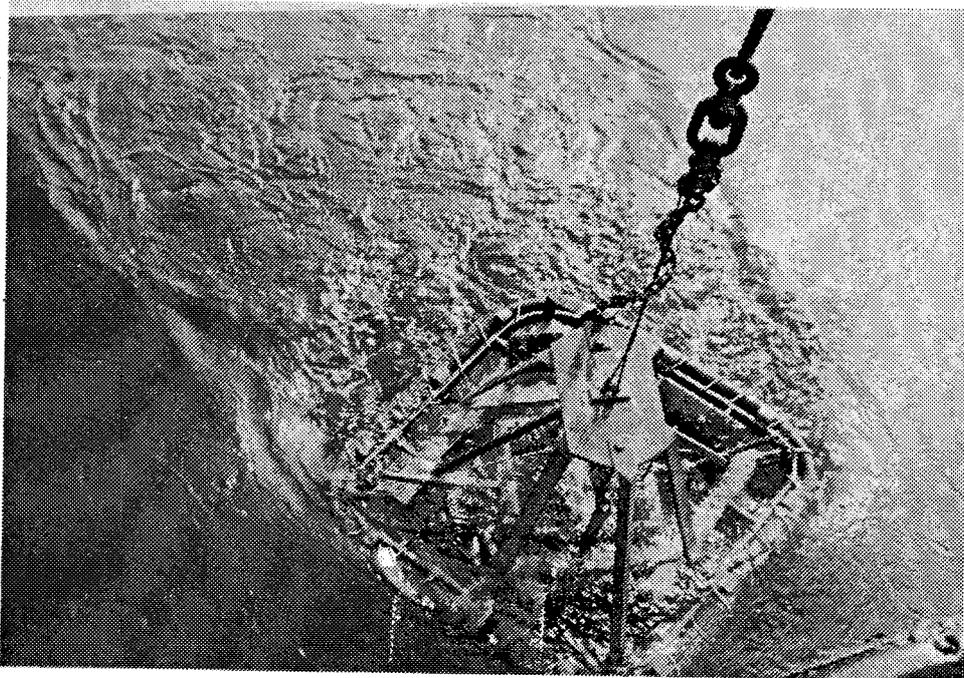
La totalité de l'échantillon (1 à 2 kg.) est tamisée sur une première série de tamis (2 à 5 mm) . Ensuite, un sous-échantillon (100 à 200 g.) est tamisé sur le reste de la série .

Le refus de chaque tamis est recueilli dans des boîtes de Pétri tarées . Les boîtes sont pesées au mg. et le poids de chacun des refus de tamis est ramené au poids total de l'échantillon .

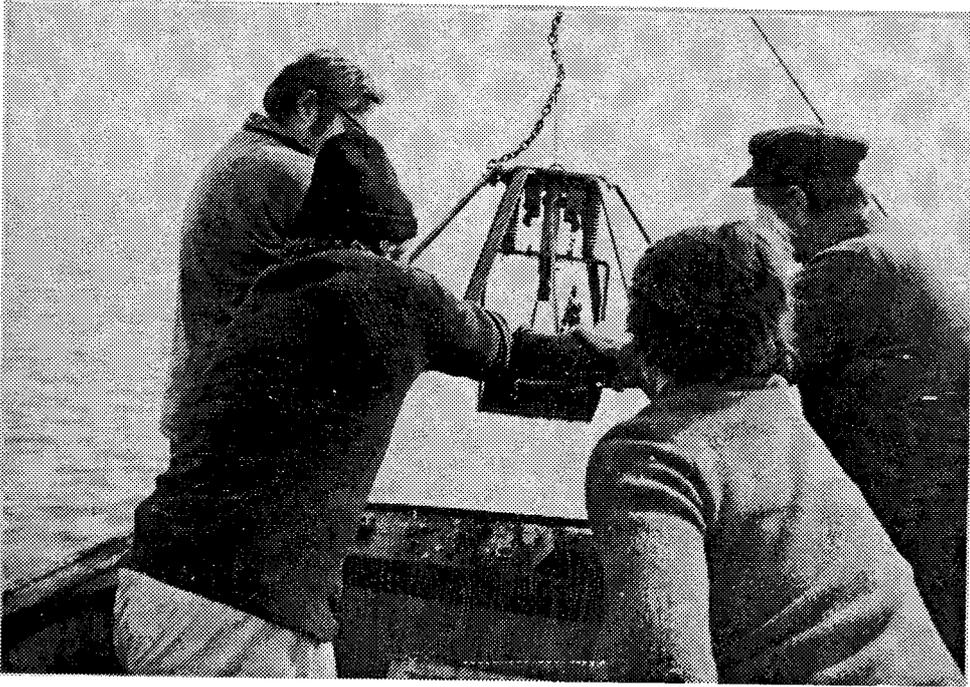
Il peut arriver qu'une trop forte quantité de vase forme, après passage à l'étuve, une croûte empêchant le tamisage . Dans ce cas, l'échantillon sec est pesé une première



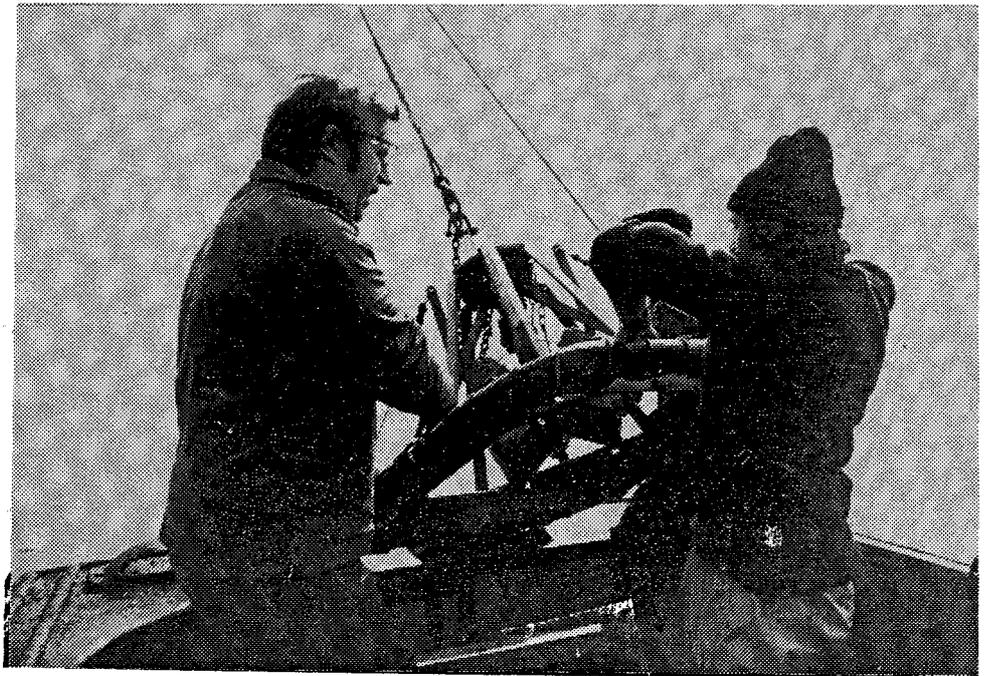
Benne Smith-McIntyre ouverte



Remontée de la benne fermée



La benne pleine est
ramenée à bord et
posée sur son support





Ouverture du sac de la drague



Refus de tamis (sédiment à *Abra alba*,
- *Lanice conchylega*
et *Ophiura texturata*)

fois, puis tamisé sous jet d'eau modéré sur un tamis de 0,05 mm de vide de maille . Le sable est à nouveau séché et une seconde pesée donne, par différence avec la première, le poids de vase . Le sédiment subit ensuite le même traitement que celui effectué avec les échantillons dépourvus de vase .

2-2-2- Etude de la macrofaune

Le tri de la faune, commencé sur la bateau, est terminé au laboratoire, par la méthode de flottaison .

Les animaux sont ensuite déterminés, autant que possible au niveau spécifique, et comptés par espèces .

La nomenclature utilisée est celle de GLAÇON (1977) .

La méthode de prélèvement à la drague étant essentiellement qualitative, les biomasses n'ont pas été mesurées .

3 - Etude granulométrique

3-I- Calculs

3-I-I- Délimitation des ensembles sédimentologiques

Le poids de chaque fraction granulométrique, obtenu par la pesée, est exprimé en pourcentage du total . Ces données permettent de grouper les prélèvements selon leurs similitudes . Pour ce faire on a calculé des coefficients de corrélation entre les prélèvements .

Les coefficients sont :

- . le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson
- . le coefficient de corrélation de rang de Spearman

Les résultats sont exprimés graphiquement sur des diagrammes-treillis où des valeurs de coefficient de corrélation différentes sont représentées par des tonalités différentes (d'autant plus sombres que le coefficient est plus élevé) .

Par permutations des lignes et des colonnes, on regroupe les prélèvements présentant les corrélations les plus élevées, ce qui fait apparaître des ensembles de prélèvements matérialisés sur la figure par des plages sombres.

3-I-2- Description des ensembles sédimentologiques

A partir des pourcentages pondéraux on construit, pour chaque prélèvement, la courbe de fréquence pondérale et la courbe de fréquence pondérale cumulée . Ces deux courbes permettent de définir différents paramètres :

- le mode : fraction granulométrique présentant le plus fort pourcentage .
La courbe peut être plurimodale . On définit alors un mode principal et un ou des modes secondaires .

- la médiane (Md) qui est le diamètre de vide de maille qui laisse passer la moitié de l'échantillon .
- les premier et troisième quartiles (Q1 et Q3) qui sont les diamètres de vide de maille qui laissent passer respectivement 25% et 75% de l'échantillon .
- l'indice de Trask (1938) (So) en relation avec le triage et le classement du sédiment . Cet indice se calcule par (GRIFFITH, 1967) :

$$So = \sqrt{\frac{Q3}{Q1}}$$

D'autre part, CHASSE et GLEMAREC (1976) ont proposé des abaques où à chaque type de composition granulométrique correspond un type de sédiment . Ces abaques permettent de classer les sédiments à partir des courbes pondérales cumulatives .

3-2- Résultats

3-2-I- Délimitation des ensembles sédimentologiques

La matrice de corrélation de Bravais-Pearson, représentée dans la figure VI.4, fait apparaître trois ensembles de stations (Fig. VI.5.)

- stations 4, 5, 7, 10, 11, 20, 21, 22 . Cet ensemble est constitué de points côtiers peu profonds (profondeur moyenne : 11m) sauf en ce qui concerne les points 21 et 22 . Le point 22 peut d'ores et déjà être écarté . En effet, des renseignements du port autonome de Dunkerque nous ont indiqué que la zone où ce prélèvement a été effectué était une zone de dépôts de dragages provenant de l'avant-port Ouest de Dunkerque .

Ce premier ensemble de stations peut donc être considéré comme étant de caractéristique côtière et peu profonde en majeure partie . Les fractions moyenne et fine y présentent leur abondance maximum (sable moyen : 96%, sable fin + vase : 2,53%) .

- stations 2, 3, 6, 12, 14, 15, 17, 18. Cet ensemble apparaît comme étant assez hétérogène . La profondeur varie de 12 à 27 m. Les corrélations entre ces points sont dues surtout aux forts pourcentages de la fraction grossière (sable grossier : 4,2%, gravier 12,7%) . Il faut noter cependant le pourcentage relativement élevé (1,9%) de la fraction fine, surtout aux points 2 (2,8%) et 17 (3,5%) .

Ce groupe de stations est donc caractérisé moins par sa position géographique ou bathymétrique que par sa composition granulométrique dont les traits marquants sont la présence simultanée d'une fraction grossière importante et d'une fraction fine de moyenne importance .

- stations I,8,9,I3,I6,I9 . Ce groupe ressemble beaucoup au précédent . Les profondeurs varient de 8 à 28 m. Le sédiment contient une fraction grossière relativement importante (I6,9%) mais, au contraire de l'ensemble précédent, la fraction fine y est très peu développée (0,9%) . D'autre part, le sédiment contient moins de gravier (8,4%) et plus de sable grossier (6,5%) .

La caractéristique principale de cet ensemble est sa localisation géographique : si l'on excepte le point I, tous les points sont situés à au moins 3 km. de la côte .

Le coefficient de corrélation de rang de Spearman fait apparaître quatre ensembles (Fig. VI.6).

- stations 4,5,7,I0,I1,20 . On retrouve ici l'ensemble des points côtiers, peu profonds (profondeur moyenne : 7,20m) à fraction fine importante (vase + sable fin : 3%) .

- stations I,I4,I5,I7,2I . Ce groupe de points de profondeur moyenne (I5m) est localisé dans la partie Est de la région étudiée . Il correspond à la zone des bancs .

La fraction fine y est relativement importante (2,I0%) surtout aux points I et I7, mais la fraction grossière est faible (I,9%) .

- stations 3,8,9,I2,I3,I6,I9 . Cet ensemble présente une profondeur relativement importante (I8m en moyenne) Il est localisé aux pieds ou sur les flancs des grands bancs (Dyck : points 3,I3,I6,I9 ; Haut-fond de Grave-lines : points 9,I2) .

Cet ensemble apparaît homogène . Il est caractérisé par une fraction grossière d'importance moyenne (I6,I%) et par l'absence de fraction fine (0,4%) .

- stations 2,6,22 . Ce groupe rassemble les stations profondes (profondeur moyenne 23m) . Cet ensemble est caractérisé par l'importance du sable grossier et du gravier (3I,3%) pour le total des deux fractions .

De cette étude, il ressort plusieurs groupes de stations, fortement corrélées entre elles, quel que soit le coefficient de corrélation choisi . Ces groupes sont les suivants :

Groupe I : stations 4,5,7,I0,I1,20
 Groupe II : stations I4,I5,I7 et éventuellement
 Groupe III : stations 8,9,I3,I6,I9
 Groupe IV : stations 2,6

Les autres stations représentent soit des cas particuliers, soit des zones de transitions entre plusieurs unités sédimentologiques . Le point I est difficile à situer .

En effet, on s'aperçoit sur les diagrammes-treillis (Fig. VI.4.) qu'il présente une bonne corrélation avec plusieurs ensembles de points . En fait, ces corrélations sont dues aux pourcentages relativement élevés de vase et de sédiment grossier (respectivement 3,9% et 4,0%) que l'on y trouve simultanément . Le point 3 peut être considéré comme appartenant à une zone de transition entre le groupe formé des stations 2 et 6 et celui des stations 8,9,13,16 et 19 .

Il en est de même en ce qui concerne la station 12 qui fait le passage entre les groupes II et III et en ce qui concerne la station 21, corrélée avec les groupes I et II . La position de la station 22, corrélée tantôt avec le groupe I, tantôt avec le groupe IV, est due, comme nous l'avons déjà signalé, au fait que les rejets de dragues amènent dans cette zone des sédiments de toute provenance . Il suffit que le travail ait été effectué en ce point peu après le vidage d'une barge pour que, les particules étrangères n'ayant pas encore été entraînées par le courant, les résultats soient faussés .

On peut donc conclure à l'existence de quatre zones sédimentologiques (Fig.VI.7) .

zone I : stations 1,4,5,7,10,11,20
 zone II : stations 14,15,17,18,21
 zone III : stations 3,8,9,12,13,16,19
 zone IV : stations 2,6

3-2-2- Description des ensembles sédimentologiques

3-2-2-I- : zone I

Cette zone est essentiellement côtière et de profondeur faible . Elle ne dépasse l'isobathe 10m qu'à l'Ouest de l'Aa et ne dépasse pas 20m . Sa profondeur moyenne est de 7,5m .

Cette zone montre le plus fort pourcentage de vase et de sable fin (respectivement 1,60% et 1,54%) . On note une fraction fine (vase + sable fin) très importante au point 7 (Fig.VI.10) . Cette station est située presque dans l'axe du chenal de l'Aa et reçoit donc les apports de la rivière . La fraction grossière (sable grossier + gravier) y est très mal représentée (0,84% en moyenne) sauf, comme cela a déjà été signalé, au point 1 (4%) (Fig.VI.12) .

Les courbes granulométriques (Fig.VI.8,9) sont unimodales et le mode moyen est de 0,170 mm. La médiane est très proche du mode puisqu'elle est de 0,175mm.

L'indice de Trask moyen est de 1,266 .

Tout ceci conduit à définir ce sédiment comme un sable fin à moyen légèrement vaseux . Ce sable est très bien classé . D'après CHASSE et GLEMAREC (1976), ce sédiment se classe dans les sables fins ou les sables fins vaseux .

La zone I constitue donc une zone de dépôt . Cette sédimentation traduit l'atténuation de la vitesse du courant

causée par la faible profondeur . La construction des digues de l'avant-port peut, localement, augmenter cette sédimentation ainsi, dans la zone de faible courant créée par la digue Ouest . On pourrait donc assister dans les années à venir à un envasement important de cette zone . Un tel envasement a déjà été noté sur la plage de Petit-Fort-Philippe (cf. étude de la zone intertidale) .

3-2-2-2- : zone II

Cette zone correspond à la zone des bancs, située à l'Est de l'avant-port .

Le profondeur moyenne est beaucoup plus forte que pour la zone I (16,4m) .

La composition granulométrique du sédiment est proche de celle du sédiment de la zone I avec toutefois un léger déplacement des paramètres descriptifs vers la fraction grossière (Fig. VI.8) .

En effet, on ne trouve plus que 1,7% de vase + sable fin mais, par contre, la fraction grossière représente 1,4% du sédiment .

Le mode moyen est 0,180mm et la médiane de 0,214 mm, ce qui confirme la légère augmentation de la fraction grossière .

Le sédiment est mieux classé que dans la zone I : l'indice de Trask moyen est de 1,225 . Ceci traduit l'importance plus grande du courant dans cette zone . En effet, la constitution des bancs a nécessité un long triage des sédiments .

Tous les sédiments de cette zone sont classés dans les sables fins à moyens propres sauf au point I7 où nous avons un léger envasement dû vraisemblablement à la digue Est de l'avant-port .

3-2-2-3- : zone III

Cette zone est située au large sur des fonds de l'ordre de 18m en moyenne .

Le sédiment y apparaît plus grossier . La fraction grossière en représente 16% .

Le mode moyen est de 0,230mm et la médiane de 0,360mm (Fig. VI.9), ce qui traduit l'enrichissement du sédiment en grosses particules .

Sur les courbes granulométriques on voit apparaître des modes secondaires (Fig. VI.9) révélant l'hétérogénéité du sédiment . D'autre part, l'indice de Trask moyen (1,650) est révélateur d'un sédiment moins bien classé que dans les zones précédentes .

D'après la classification de CHASSE et GLEMAREC (1976) le sédiment de la zone III est soit un gravier hétérogène

sableux (stations 8,9,12), soit un sable grossier (station 13), soit un sable fin à moyen dunaire (stations 3,16,19) . Cette hétérogénéité et le mauvais classement du sédiment s'expliquent par la position des points de prélèvement . En effet, les stations sont toutes situées sur les flancs des grands bancs ou au bord du chenal (station 8) . Ce sédiment est donc intermédiaire entre le sédiment fin et bien classé du sommet des bancs et le sédiment grossier des chenaux séparant les bancs . Suivant le niveau auquel a été effectué le prélèvement, on aura donc un sédiment plus ou moins fin .

3-2-2-4- : zone IV

Cette zone est limitée au fond du grand chenal séparant le Dyck de la côte . La profondeur moyenne est de 24m .

La fraction grossière représente 43% du sédiment (34,9% uniquement pour le gravier) (Fig.VI.12) . Les courbes montrent deux modes : un dans le sable moyen (0,180mm en moyenne), l'autre, parfois dominant, dans les graviers (5mm), (Fig. VI.9) .

La médiane se situe, elle aussi, dans les fractions plus grossières (0,518mm) .

Quant à l'indice de Trask, sa forte valeur (4,318), est caractéristique de sédiments très mal classés .

CHASSE et GLEMAREC (1976), appellent ce type de sédiment : gravier hétérogène .

Nous sommes donc ici en présence d'une zone de transport où des sédiments très divers sont mélangés . Le courant, rapide à cet endroit, amène des particules de toutes tailles . On peut supposer que les particules les plus fines sont entraînées et vont se déposer au fur et à mesure que le courant perd de sa compétence en ralentissant au passage des bancs . Cependant, d'autres particules fines arrivent de l'Ouest pour se déposer momentanément à cet endroit . Les fractions les plus grossières qui se sont déposées restent sur place mais ne sont pas recouvertes d'une grosse quantité de sédiment fin.

Pour faciliter la comparaison, les caractéristiques granulométriques de ces quatre zones sont identifiées dans le tableau suivant :

ZONE	Profondeur moyenne (m)	% des fractions			Mode moyen (m)	Médiane (mm)	Indice de Trask moyen
		fine	moyenne	grossière			
I	7,5	3,14	96,02	0,84	0,170	0,175	1,266
II	16,4	1,70	96,91	1,39	0,180	0,214	1,225
III	18,1	0,36	83,54	16,10	0,230	0,360	1,650
IV	24,1	1,52	55,46	43,02	0,180/5	0,578	4,318

Caractéristiques granulométriques des différentes zones

3-2-3- Apports de la campagne du 25 Mars
1977

Des 22 stations de la Ière campagne, 13 ont été échantillonnées le 25 Mars .

Les compositions granulométriques du sédiment de ces stations sont rigoureusement identiques à ce qu'elles étaient le 1er Septembre, excepté pour deux stations : 7 et II .

Pour la station 7, on note une forte diminution du pourcentage de la fraction fine (2,27% au lieu de 10,27%) . Par contre, la fraction moyenne a notablement augmenté (95,62% contre 88,83%) . Cependant, le sédiment de cette station est toujours un sable fin à moyen légèrement vaseux et les modifications observées n'excluent pas la station 7 de la zone I .

En ce qui concerne le point II, on constate une très forte augmentation du pourcentage de la fraction grossière (21,56% contre 0,10% en Septembre) . Cette augmentation entraîne évidemment la diminution des autres fractions, surtout la fraction moyenne qui passe de 98,43% à 78,00% .

Si l'on considère la profondeur des deux prélèvements, on constate que celui de Septembre a été effectué à une profondeur de 8m et celui de Mars à une profondeur de 13,5m, toutes corrections de marées effectuées . Il est donc vraisemblable que, par suite d'une erreur de positionnement due au DECCA, le prélèvement a été effectué plus au large, vers le chenal de l'avant-port .

Dix nouvelles stations ont été échantillonnées, numérotées de 27 à 36 .

Les stations 27 à 29 se situent dans le chenal Ouest de l'avant-port .

Les points 27 et 28 présentent des graviers hétérogènes légèrement vaseux . (Fig.VI.13) . Ils constituent donc une avancée vers l'Est de la zone IV (Fig.VI.14a) .

Le sédiment du point 29 correspond à un sable moyen à fin légèrement vaseux, incluant la station dans la zone I .

En ce qui concerne les points 30 à 36, ils font tous partie de la zone II, mais ils se divisent en deux groupes :

- stations 30-32-34-36 : situées sur le sommet des bancs, ces stations sont caractérisées par une fraction grossière très peu importante (0,23% en moyenne) .
- stations 31-33-35 : la position de ces stations, dans les souilles entre les bancs, entraîne l'augmentation de la fraction grossière : 2,21% .

Cette deuxième campagne aboutit donc d'une part à préciser la constitution du fond au niveau du chenal (Fig.VI.14a)

d'autre part, à confirmer les observations de la première campagne sur le gradient d'affinement qui se manifeste du pied vers le sommet des bancs . Ce gradient est en relation directe avec la vitesse du courant, élevée dans les souilles et de plus en plus faible au fur et à mesure que la profondeur diminue . Ce ralentissement provoque une diminution de la compétence du courant qui laisse se déposer des particules de plus en plus fines .

3-3- Conclusions

Les unités sédimentologiques délimitées sur le site de Gravelines sont situées dans le prolongement exact de celles déterminées par SMIGIELSKI (1976) grâce à des dragages effectués en 1975 dans la région de Calais . D'autre part, la configuration des zones sédimentologiques est très proche de celle trouvée par GLAÇON (1977) .

On peut donc penser que ces zones sont très stables . DEWARUMEZ (1976) avait noté un envasement presque total de la région à la fin de l'année 1975 . Cet envasement, dû vraisemblablement aux travaux de construction de l'avant-port, a disparu et la région a repris sa physionomie antérieure .

4 - Etude bionomique

4-I- Méthodes d'analyse des résultats

4-I-I- Délimitation des unités bionomiques

La délimitation des ensembles faunistiques se fait à l'aide d'une méthode identique à celle utilisée pour délimiter les ensembles sédimentologiques . On compare les prélèvements deux à deux à l'aide d'un indice de similarité . On aboutit ainsi à une matrice de similarité que l'on présente, comme précédemment, par un diagramme-treillis .

BLANC et Coll.(1976) ont analysé les différents types d'indices de similarité qualitatifs, c'est-à-dire ne tenant compte que de la présence et de l'absence des espèces dans les prélèvements sans s'intéresser à leurs effectifs. Parmi les nombreux indices généralement employés, nous en avons utilisé deux, l'un, l'indice d'Ochiai, ne tenant pas compte des doubles absences, l'autre, le coefficient de corrélation de point, en tenant compte . Ces indices se calculent de la façon suivante :

- Soit : s : le nombre d'espèces communes aux deux prélèvements .
 u : le nombre d'espèces présentes dans le prélèvement I et pas dans le prélèvement 2 .
 v : le nombre d'espèces présentes dans 2 et pas dans I .
 t : le nombre total d'espèces inventoriées .

Indice d'Ochiai (1957) :

$$I = \frac{s}{\sqrt{(s + u)(s + v)}}$$

Coefficient de corrélation de point :

$$\phi = \frac{(s \cdot t) - (u \cdot v)}{\sqrt{(s+v)(s+u)(t+v)(t+u)}}$$

Par permutation des lignes et des colonnes du diagramme-treillis on aboutit à des ensembles de stations présentant une similarité très forte .

4-I-2- Description des peuplements

La description des peuplements se fait à deux niveaux:

- Composition faunistique du peuplement et statut de chaque espèce dans ce peuplement .
- Répartition de l'effectif total entre les espèces et diversité .

4-I-2-I- Composition faunistique

Divers indices numériques sont appliqués aux différentes espèces .

4-I-2-I-I- Abondance

L'abondance d'une espèce dans un prélèvement est le nombre d'individus de cette espèce dans le prélèvement .

4-I-2-I-2- Dominance

Si A_1, A_2, \dots, A_n sont les abondances respectives des espèces 1, 2, ..., n, la dominance D_i de l'espèce i est égale à :

$$D_i = \frac{A_i}{A_1 + A_2 + \dots + A_n} \times 100 \quad (\text{GLEMAREC, 1964 ; GUILLE 1970})$$

4-I-2-I-3- Dominance moyenne

La dominance moyenne d'une espèce dans un peuplement s'exprime par :

$$D_m = \frac{D_1 + D_2 + \dots + D_n}{N}$$

avec D_i = dominance de l'espèce dans le prélèvement i
 N = nombre de prélèvements dans le peuplement
 (PICARD, 1965) .

4-I-2-I-4- Fréquence

La fréquence d'une espèce a dans un peuplement est donnée par

$$F_a = \frac{P_a}{P} \times 100$$

P_a = nombre de prélèvements où se trouve l'espèce a
 P = nombre total de prélèvements du peuplement
 (GLEMAREC, 1964 ; GUILLE, 1970) .

Si $F \geq 50\%$, l'espèce est constante
 Si $25\% \leq F < 50\%$, l'espèce est commune
 Si $F < 25\%$ l'espèce est rare

4-I-2-I-5- Indice biologique

Cette méthode, proposée par SANDERS (1960), a pour but de faire apparaître les espèces dominantes d'un peuplement . Dans chaque prélèvement les espèces sont rangées par ordre d'abondance décroissante . La première espèce se voit attribuer 10 points, la seconde 9, et ainsi de suite jusqu'à la dixième qui reçoit 1 point .

A l'intérieur d'un même prélèvement, on calcule ensuite la somme des points reçus par chaque espèce . Cette somme constitue l'indice biologique de l'espèce dans ce peuplement .

4-I-2-I-6- Nomenclature

Les espèces localisées dans un seul peuplement sont appelées espèces caractéristiques . Elles sont du 1er, 2ème ou 3ème ordre selon qu'elles sont classées, d'après leur indice biologique, dans les 10 premières du peuplement, après celles-ci ou qu'elles sont dépourvues d'indice biologique .

Les espèces présentes dans plusieurs peuplements sont préférantes d'un peuplement si elles y sont classées parmi les 10 premières, accompagnatrices si elles sont classées après celles-ci, accessoires si elles sont dépourvues d'indice biologique .

Ce classement, suivant l'indice biologique, se complète du classement suivant la fréquence définie au paragraphe 4-I-2-I-4 .

4-I-2-2- Répartition des effectifs- Diversité

4-I-2-2-I- Distribution d'abondance

La recherche d'un modèle de distribution d'abondance consiste à ajuster à une formule mathématique la courbe donnant l'effectif de l'espèce en fonction de son rang, les espèces étant rangées par ordre décroissant d'abondance .

Nous avons testé deux modèles, parmi les plus courants:

- modèle log-linéaire (MOTOMURA, 1947 ; INAGAKI, 1947)

soit q_i l'effectif de l'espèce de rang i . Le modèle s'énonce :

$$\ln q_i = a_i + b$$

a et b = constantes

Les effectifs forment une progression géométrique de raison $m = e^a$. m est appelé constante de milieu.

Le modèle devient :

$$q_i = q_1 m^{i-1}$$

avec q_1 = effectif de la première espèce.

- modèle log-normal (PRESTON, 1948)

Dans ce modèle, les logarithmes des effectifs sont distribués selon une fonction normale autour de leur moyenne.

Si σ est l'écart-type du logarithme des effectifs, la constante du milieu de Preston est égale à :

$$m' = \frac{1}{\sigma^2}$$

La qualité de l'ajustement de ces différents modèles est mesurée par différents tests :

- test du χ^2
- "mean square ratio" de TETT (1973) et GAGE et TETT (1973)

Ce test est basé sur le rapport de la variance des logarithmes des valeurs observées à la variance de la différence des logarithmes des valeurs observées et des valeurs calculées.

4-I-2-2-2- Diversité

La diversité des peuplements est estimée de quatre façons :

- par les constantes de milieu (cf. paragraphe précédent) qui augmentent avec la diversité (DAGET, 1976)
- par l'indice de diversité de Shannon et Weaver (1948). Cet indice est donné par la formule suivante :

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i$$

$$\text{avec } p_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i = effectif de l'espèce i

N = effectif total

- par la méthode de raréfaction de SANDERS (1968) : Cette méthode consiste, à partir d'un échantillon

comprenant un nombre d'espèces et un nombre d'individus connus, à chercher le nombre d'espèces qui auraient été inventoriées dans des échantillons de taille, c'est-à-dire d'effectifs, moindre.

- Dominance moyenne cumulée .
 Cette méthode consiste à tracer la courbe donnant les dominances moyennes cumulées dans un peuplement en fonction du rang des espèces classées par ordre d'indice biologique décroissant .
 Elle permet de visualiser la diversité à l'intérieur d'un peuplement .

4-2- Résultats

4-2-I- Délimitation des peuplements

Les deux coefficients utilisés aboutissent à des résultats identiques (Fig. VI.14b).

L'indice d'Ochiai semble donner des valeurs de similarité plus fortes que le coefficient de corrélation de point.

D'autre part, il groupe très nettement les points 2, 6, 9 et 3, alors que le coefficient de corrélation ne leur accordait pas de forte valeur de similarité entre eux ou avec d'autres prélèvements .

Trois ensembles de points apparaissent (Fig. VI.14b, 15). Avant de situer plus précisément ces ensembles, il faut discuter le cas particulier du point 22 . Ce point apparaît fortement corrélé avec des points côtiers, en particulier les stations 7 et 4 . Nous avons déjà signalé le caractère aberrant de la granulométrie du point 22 . Ces particularités se retrouvent au niveau faunistique, pour les mêmes raisons .

Il est à noter que dans la matrice de similarité de l'indice d'Ochiai, la station 22 est très proche, en même temps que des points 7 et 4, des points 2, 6, 9, 3 . Ce qui apparaît plus logique compte tenu de la profondeur de cette station .

Cependant, différentes faunes se mélangeant à cette station, il n'en sera plus tenu compte dans la suite de l'exposé .

Les trois peuplements délimités sont les suivants :

- Peuplement I

- Stations I, 4, 7, 10, 11, 14, 17, 20, 21 . On retrouve, à quelques différences près, l'ensemble côtier défini par la granulométrie .

Ce peuplement occupe une bande parallèle à la côte . La profondeur y est faible (10m en moyenne), 6 stations sont en deçà de l'isobathe -10m, 2 entre 10 et 20m, 1 à 21m . Il est installé sur des sédiments fins constitués de sables fins à moyens légèrement vaseux .

- Peuplement 2

- Stations 5,8,12,13,15,16,18,19 .

Ce peuplement occupe sensiblement la même situation que les zones sédimentologiques II et III . Il est installé sur les bancs de sable du large et doit vraisemblablement déborder sur le Dyck . Son substrat est constitué de sables moyens à grossiers propres .

- Peuplement 3

- Stations 2,3,6,9

Ce peuplement est installé dans la souille séparant le Dyck du littoral . C'est le peuplement le plus profond (24m en moyenne) . Sa localisation recouvre celle de la zone sédimentologique IV, c'est-à-dire celle des graviers hétérogènes plus ou moins envasés .

Nous voyons déjà que les localisations des zones sédimentologiques et des peuplements animaux benthiques se recoupent étroitement .

La granulométrie et la localisation des espèces benthiques sont liées, soit dépendantes l'une de l'autre, soit dépendantes toutes deux des mêmes facteurs, bathymétriques et courantologiques .

Il faut noter, d'autre part, que ces peuplements sont dans le prolongement exact des peuplements définis par SMIGIELSKI (1976) à l'Est de Calais, lors de ses dragages de Novembre 1975, soit près d'un an avant cette étude de suivi .

Il apparait donc que les peuplements montrent une grande stabilité et que les bouleversements notés par DEWARUMÉZ (1976 aetb) n'ont été que temporaires et ont cessé dès la fin des plus gros travaux de l'avant-port de Dunkerque-Ouest .

4-2-2- Description des peuplements

4-2-2-I- Peuplement I

4-2-2-I-I- Composition faunistique

La composition faunistique du peuplement et le statut des différentes espèces se trouvent dans les tableaux VI.5 et

Le tableau 6 donne la liste par ordre d'indice biologique (Ib) décroissant des espèces classées . Dans ce tableau figurent aussi la fréquence (F) des espèces, leur dominance moyenne (Dm) et la dominance moyenne cumulée (Dmc) . Les espèces caractéristiques de premier ordre et les espèces préférantes sont, pour la plupart, indicatrices de la présence de vase . (*Nephtys hombergii*, *Abra alba*, *Lanice conchilega*, *Tellina fabula*, *Ophiura texturata*, *Phyllodoce mucosa*) .

Par contre *Donax vittatus* et *Nephtys cirrosa* se retrouvent dans les zones plus propres (points IO et I4 par exemple) .

Ce peuplement, installé sur un substrat sablo-vaseux peu profond (en général de profondeur inférieure à 10m), correspond au peuplement des sables fins légèrement envasés à *Donax vittatus*, *Abra alba*, *Macoma balthica*, *Tellina fabula*, *Nephtys hombergii* que CABIOCH et GLAÇON (1975) ont trouvé sur les côtes du Pas-de-Calais .

Ce peuplement se retrouve pratiquement identique dans le Canal de Bristol (WARWICK et DAVIES, 1977), dans la Baie de Liverpool (EAGLE, 1973) et, à quelques différences près, dans le Golfe Normanno-breton (RETIERE, 1975) et dans la Baie de Seine (GENTIL, 1976) .

D'après CABIOCH et GLAÇON (1975), ce peuplement correspond à un mélange de communautés à *Tellina fabula*, à *Abra alba* et à *Macoma balthica* des mers du Nord de l'Europe .

Ce peuplement semble donc relativement constant en Manche et Mer du Nord, tant dans sa localisation que dans sa composition .

4-2-2-I-2- Diversité

L'ajustement des deux modèles de distribution d'abondance a été effectué . Le test χ^2 donne dans les deux cas une probabilité inférieure à 10^{-5} .

On peut considérer que l'ajustement est rendu délicat par l'importance du cortège d'espèces de ce peuplement . En fait, de nombreuses espèces se rencontrent dans toute la zone et les peuplements ne sont différenciés qu'au niveau des espèces principales .

Cependant, le test du rapport des variances montre que le modèle log-normal est plus proche de la distribution observée que le modèle log-linéaire .

La constante de milieu m est égale à

$$m = 0,166$$

L'indice de diversité moyen du peuplement I est égal à

$$H \text{ moy} = 2,388$$

4-2-2-2- Peuplement 2

4-2-2-2-I- Composition faunistique

La composition faunistique de ce peuplement (Tableaux VI.7 et 8), ainsi d'ailleurs que sa localisation rappellent le peuplement des sables fins à moyens, propres à *Ophelia borealis*, *Urothoe brevicornis*, *Gastrosaccus spinifer*, *Nephtys longosetosa* que CABIOCH et GLAÇON (1975) ont trouvé sur les grands bancs du large du Boulonnais . GENTIL (1976) en Baie de Seine décrit un peuplement à *Ophelia borealis* et *Spisula ovalis* très comparable .

Les espèces préférantes de ce peuplement sont des espèces typiques des sables : *Nephtys cirrosa*, *Gastrosaccus spinifer*, *Bathyporeia* spp., *Ophelia borealis*, *Spisula elliptica* .

Cependant, on note dans le cortège d'espèces accompagnatrices, la présence de nombreuses espèces de substrat plus vaseux (*Pectinaria koreni*, *Lanice conchilega* par exemple) *Abra alba* figure même dans les espèces préférantes constantes, ce qui traduit la grande diversité de substrat acceptée par cette espèce, la condition essentielle de sa survie étant la présence, même minime, de vase. (DEWARUMEZ, SMIGIELSKI, RICHARD, sous presse).

4-2-2-2-2- Diversité

L'ajustement d'un modèle de distribution d'abondance est délicat, comme pour le peuplement I. Cependant, il a été possible de calculer la constante de milieu

$$m = 0,319$$

L'indice de diversité moyen est égal à

$$H_{moy.} = 3,375$$

4-2-2-3- Peuplement 3

4-2-2-3-I- Composition faunistique

On rencontre dans ce peuplement un mélange de plusieurs faunes (Tableaux VI.9 et VI.10). Les deux espèces ayant l'indice biologique le plus élevé sont *Abra alba* et *Ophelia borealis*, espèces préférantes des deux autres peuplements. Ce peuplement présente d'autre part un grand nombre (35) d'espèces caractéristiques, parmi lesquelles on note la présence d'espèces caractéristiques de communautés bien précises : *Sabellaria spinulosa*, *Amphioxus lanceolatus*.

SMIGIELSKI (1976) avait trouvé un peuplement comparable à l'Ouest de la zone, dans le prolongement de la souille où est installée cette population.

Le peuplement correspond exactement au peuplement de l'hétérogène envasé, décrit par GLAÇON (1977) dans la région de Calais et de Dunkerque, et qui occupe les dépressions séparant les bancs.

WARWICK et DAVIES (1977) signalent une faune sensiblement identique, dans le Canal de Bristol, sous le nom de "Modiolus community".

La présence d'*Amphioxus lanceolatus* peut laisser penser que ce peuplement fait la transition avec le peuplement des sédiments grossiers à *Amphioxus lanceolatus* et *Spatangus purpureus*, décrit dans la Manche orientale par CABIOCH et GLAÇON (1975), et dans le golfe normanno-breton par RETIERE (1975) GENTIL (1976) appelle "peuplement des fonds grossiers" un peuplement semblable en baie de Seine.

4-2-2-3-2- Diversité

En ce qui concerne le peuplement 3, la constante de milieu de Preston est égale à

$$m = 0,383$$

Elle est donc la plus élevée des trois peuplements .
Il en est de même pour l'indice de diversité de Shannon

H moy. = 3,805

4-2-3- Comparaison des peuplements

Trois peuplements ont été inventoriés :

- le peuplement des sables fins à moyens légèrement envasés à *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Nephtys hombergii*
- le peuplement des sables fins à moyens, propres à *Ophelia borealis*
- le peuplement de l'hétérogène envasé

La diversité mesurée par la constante de milieu ou par l'indice de diversité de Shannon croît du premier de ces peuplements vers le troisième .

La méthode de Sanders (1968) (Fig.VI.20) et celle de la dominance moyenne cumulée (Fig.VI.19) donnent des résultats identiques .

La diversité augmente donc de la côte vers le large et de l'Ouest à l'Est (Fig.VI.18) .

4-2-4- Apports de la campagne du 25 mars 1977

Les affinités des points 27 et 28, déjà suggérées par l'étude granulométrique, sont confirmées par le diagramme-treillis de l'indice d'Ochiai (Fig.V.16) . Ces stations présentent une grande similitude avec le point 2 .

Le point 29 est fortement corrélé avec le point 4, ce qui là encore, confirme les résultats de l'analyse sédimentologique . Les points 30 à 36 sont tous très proches des stations du peuplement à *Ophelia borealis* . Cependant, il est impossible de déceler ici une différence entre les points du haut des bancs et les stations situées dans les dépressions entre les bancs . Les petites différences sédimentologiques ne se répercutent pas sur la distribution des espèces, ou tout au moins, la méthode utilisée ne permet pas une discrimination aussi fine (Fig.VI.17) .

L'erreur probable de positionnement de la station II se retrouve ici puisque cette station est très proche de l'ensemble formé par les stations I3 et I6 .

4-2-5- Conclusions

Trois peuplements ont été étudiés :

- peuplement des sables fins à moyens légèrement envasés à *Abra alba*, *Tellina fabula* et *Nephtys hombergii* .
- peuplement des sables fins à moyens, propres à *Ophelia borealis* .

- peuplement de l'hétérogène envasé

Ces trois peuplements sont bien connus ailleurs en Manche Orientale et en Mer du Nord . Ils ont été étudiés plusieurs fois dans la région de Calais-Dunkerque (SMIGIELSKI, 1976 ; DEWARUMEZ, 1976 aetb ; GLAÇON, 1977) et tous les auteurs s'accordent sur leur composition .

Ces peuplements semblent donc stables malgré la disparition provisoire du peuplement à *Ophelia borealis* notée par DEWARUMEZ (1976b) .

5 - Etudes démographiques

L'étude de la croissance et de la démographie de plusieurs espèces benthiques avait été entreprise par DEWARUMEZ (1976) . Parmi ces espèces, nous en avons choisi deux, *Abra alba* et *Tellina fabula*, dont l'étude a été poursuivie .

5-I- Méthodologie

Les prélèvements ont été effectués à la benne, à l'exception des prélèvements du 1er Septembre 1976, la benne n'étant pas encore opérationnelle à cette date .

La technique de prélèvement est celle décrite dans le paragraphe 2-I-3-2- (voir "Essai de la benne Smith-McIntyre" en annexe).

Pour les deux espèces étudiées, nous donnons la densité (nombre d'individus/m²), ainsi que la répartition de la population entre les différentes classes d'âges .

Pour ce faire, une étude de la croissance a été entreprise . Les mesures de longueur de ces deux espèces, lors de chacune des campagnes, sont regroupées en histogrammes de fréquence de taille . Les moyennes et les écart-types des différentes classes modales des histogrammes sont calculés par la méthode de BATTACHARYA (1967) . A partir de ces valeurs il est théoriquement possible de dresser un diagramme de FORD-WALFORD qui permet de connaître la taille théorique maximale (L_{∞}) de l'espèce (BEVERTON et HOLT, 1957) . Dans le cas présent, le nombre de points du diagramme est trop faible du fait du petit nombre de campagnes .

On utilise donc une méthode empirique déjà utilisée lors des premières études sur les sites de Paluel et Grave-lines .

Cette méthode permet, à partir des moyennes et des écart-types des classes modales et, en extrapolant à plusieurs années les résultats de l'année d'étude, de définir un profil moyen de croissance . Sur ce profil, on relève des valeurs de taille que l'on porte sur le diagramme de FORD-WALFORD .

A cet ensemble de valeurs on ajuste un modèle mathématique . Ces modèles sont de deux types :

- équation de von Bertalanffy si, sur le diagramme de FORD-WALFORD, tous les points s'organisent suivant une seule droite .

ce modèle est de la forme :

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

avec L_∞ , K et t_0 constants .

- équation de Gompertz , dans le cas contraire,

ce modèle s'énonce de la façon suivante :

$$L_t = c \cdot a^{b^t}$$

avec c , a et b constants .

L'équation de croissance ainsi obtenue donne la taille moyenne des individus de l'espèce à un âge donné . Ceci permet de définir la répartition de la population entre les classes annuelles .

5-2- Résultats

5-2-I- *Abra alba*

La figure^{VI.21a} indique les variations de densité de cette espèce au point 7 au cours de l'année .

La très forte diminution de la densité aux mois de Mai et Juin indique une période de forte mortalité . En effet, on pouvait noter à cette époque, la présence dans le sédiment de très nombreuses coquilles d'*Abra alba* vides .

Cette mortalité est vraisemblablement consécutive à la période de reproduction qui commence à la fin de l'hiver ou au début du printemps (MUUS, 1973) . La fixation des jeunes individus débute au printemps (MUUS, 1973) . Par ailleurs, PETERSEN (1918) note qu'*Abra alba* constitue la proie des poissons plats . DEWARUMEZ et coll. (1977) signalent que les Flets (*Platichthys flesus* Linné) se nourrissent essentiellement d'*Abra* . Au printemps les Flets regagnent les eaux littorales pour pondre . La diminution de la densité des *Abra* à cette période, peut donc en partie s'expliquer par cet accroissement de la prédation par les poissons plats .

Enfin, nos méthodes (tamisage sur 1 mm., tri à l'oeil nu) font que les jeunes, d'une taille en général inférieure à 1 mm. (THORSON, 1946), ne sont pas récoltés .

L'étude de la croissance (Fig. I.22; 23) conduit à l'équation de croissance suivante :*

$$L_t = 20,306 \cdot 0,026^{(0,911^t)}$$

* L'ajustement du modèle aux données observées a été effectué à l'aide d'une calculatrice Hewlett-Packard 65 dont la bibliothèque contient un programme réalisant ce calcul

Le coefficient de corrélation r est égal à 0,994 .
L'ajustement est donc très bon .

La taille maximale théorique moyenne est de 18,4 mm, ce qui donne une longévité moyenne de 38,5 mois, soit un peu plus de trois ans . Ceci correspond aux observations de DEWARUMÉZ (1976) qui trouvait une longévité de 34 mois .

L'équation de croissance permet d'établir le tableau suivant :

Age(mois)	Longueur de la coquille (mm)
6	2,55
12	6,22
18	10,34
24	13,82
30	16,31
36	17,92
38,5	18,39

Relation entre l'âge et la longueur de la coquille chez *Abra alba*

La figure^{VI.24} montre la répartition de la population entre les trois classes annuelles (individus de 1ère année, de 2ème année, de 3ème année et plus) et l'évolution de cette répartition au cours de l'année .

Nous observons, au printemps, une diminution importante du pourcentage d'individus de 1ère année . Cette cohorte était constituée des jeunes nés au printemps et en été 1975 . Ils entrent donc dans leur deuxième année . Les individus de première année existant en Mai et Juin correspondent aux naissances les plus tardives de 1975.

L'absence presque totale d'animaux de deuxième année en Juin est difficile à expliquer . Cependant, il faut tenir compte du fait que 29 individus seulement ont été récoltés et que par conséquent, cet échantillon est peu représentatif de l'ensemble de la population . Il faut pourtant rappeler la forte mortalité constatée lors du prélèvement (abondance de coquilles vides non encore cassées) . Cette mortalité peut avoir affecté cette cohorte plus qu'une autre .

Abra alba est donc une espèce vivant environ 3 ans qui se reproduit au printemps . La ponte commence au début du printemps et la fixation des larves au début de l'été .

La densité d'individus benthiques de cette espèce est soumise à de fortes variations . Elle est maximale l'hiver et minimale au printemps et au début de l'été .

5-2-2- Tellina fabula

Cette espèce présente des variations de densité comparables à celles d'*Abra alba* (Fig. VI.21b). La densité maximum se rencontre en hiver, au mois de Janvier (581 individus/m²) et la plus faible en Mai (33 individus/m²) .

Cette fois encore, cette forte mortalité printanière est due à la reproduction, la ponte ayant lieu au printemps (MUUS, 1973). D'après cet auteur, la période de ponte serait beaucoup plus courte que dans le cas d'*Abra alba*. D'autre part, *Tellina fabula* ne semble pas soumise à une prédation intense de la part des poissons plats (DEWARUMEZ et coll., 1977). Ces faits pourraient expliquer que dès la mi-Juin la densité de la population de *Tellina fabula* augmente par la récolte des jeunes individus.

La croissance de cette espèce (Fig. VI.25,26), a pour équation :

$$L = 28,953 \cdot 0,071 (0,949^t)$$

La taille maximale théorique est égale à :

$$L_{\infty} = 22,48 \text{ mm.}$$

et la longévité moyenne est de 44,5 mois, soit environ 3 ans et demi.

DEWARUMEZ (1976) trouvait un résultat comparable, avec une longévité de 43 mois.

La relation entre l'âge et la taille chez *Tellina fabula* est la suivante :

Age (mois)	Longueur de la coquille (mm)
6	4,20
12	7,09
18	10,38
24	13,71
30	16,80
36	19,47
42	21,68
44,5	22,48

Relation entre l'âge et la longueur de la coquille chez *Tellina fabula*

Sur la figure VI.27 deux faits importants apparaissent. On peut noter tout d'abord la très forte augmentation du pourcentage d'individus de 1ère année au printemps. Ceci est dû, vraisemblablement, au recrutement massif des jeunes, lié à une période de ponte très courte.

Le deuxième point important est la diminution du nombre d'individus âgés (3ème et 4ème années). En fait, les individus reproducteurs (2ème année et plus) doivent subir une forte mortalité après la période de reproduction mais le déficit de la cohorte de deuxième année est comblé par les jeunes du printemps précédent.

Tellina fabula présente donc une biologie et une démographie très semblables à celles de l'espèce précédente.

Il y a une seule période de ponte par an, très peu étendue dans le temps. La longévité moyenne est de trois ans et demi.

La densité d'individus benthiques de cette espèce est maximale en hiver et minimale au printemps, au moment de la reproduction.

5-3- Conclusion

Les deux espèces étudiées sont très intéressantes dans le cadre d'un suivi du site de Gravelines. En effet, elles présentent des densités suffisantes pour permettre l'étude de la croissance. On sait que la croissance des animaux marins en général et des Mollusques en particulier, est fortement influencée par la température. L'incidence éventuelle d'un échauffement des eaux affectera les paramètres de la croissance. D'autre part, ces espèces sont d'une récolte facile. Enfin, leur cycle de vie est court et tout changement des facteurs du milieu modifiera ce cycle très rapidement.

6 - Analyse chimique des sédiments

6-I- Méthodologie

Des échantillons de sédiments, prélevés le 25 Mars 1977 et le 15 Juin 1977 ont été dosés à l'Institut Pasteur de Lille, domaine du CERTIA.

L'humidité et la fraction minérale ont été déterminées par dessiccation à 105°C et calcination à 550°C (réf: LECOCQ - Manuel d'analyses alimentaires et d'expertises usuelles, DOIN Ed.1965).

Les sulfures ont été dosés par déplacement sous forme d'H₂S recueilli sur acétate de zinc et titrage iodométrique (réf : RODIER Analyse de l'eau, Tome I, DUNOD Ed.5^e Ed).

Le carbone organique total, après oxydation catalytique en appareil de mesure du C.O.T. est obtenu par différence (carbone total - carbone minéral).

L'azote organique est obtenu par différence entre l'azote total selon Kjeldahl et l'azote ammoniacal (Réf : LECOCQ).

6-2- Résultats

Les résultats des différents dosages figurent dans les tableaux VI.11 à 15.

6-3- Discussion

L'étude de la méiofaune et de la microfaune n'ayant pas été entreprise de façon systématique sur le site nucléaire, faute de spécialiste, les teneurs du sédiment en carbone et en azote organiques permettent d'estimer la biomasse de cette faune interstitielle.

La microfaune et la méiofaune constituent un maillon important des chaînes trophiques et contribuent pour une grande part à la nourriture de nombreuses espèces de la macrofaune .

Les figures VI.28,29 et 30 montrent la répartition du carbone et de l'azote organiques (valeurs moyennes des deux campagnes), ainsi que celle de la biomasse globale de la macrofaune lors de la campagne du 1er Septembre 1976 .

La similitude entre les trois figures est très nette .

Le calcul des corrélations entre les variables montre, par ailleurs, (Tableau VI.16) que la biomasse de la macrofaune est fortement corrélée aux teneurs en carbone et en azote (coefficient de corrélation multiple : $R=0,956$) .

III B - La zone intertidale

I - Introduction

L'estran de Gravelines a fait l'objet d'études systématiques et bionomiques depuis 1973 .

A cette époque, DEWARUMEZ et GREGOIRE (1973) avaient prospecté toute la plage à l'Est du chenal de l'Aa, jusqu'au chantier de la Centrale . GREGOIRE (1976 aetb) a repris cette étude et l'a étendue à la zone située à l'Ouest du chenal . Cet auteur a montré l'influence importante exercée par l'Aa . Les apports en matières organiques adsorbées aux sédiments enrichissent la plage . Les zones directement soumises à l'influence de l'Aa présentent une biomasse relativement élevée (supérieure à 2 g/m^2) .

Le programme de l'étude prévoyait donc le suivi de quelques points de l'estran, de façon à évaluer les éventuelles variations pluriannuelles de la faune .

2 - Méthodologie

2-I- Sur le terrain

2-I-I- Calendrier des campagnes

Douze campagnes de prélèvements ont été effectuées, aux dates indiquées dans le tableau VI.1.

Une campagne sur deux (notée " estran, bionomie ") a eu pour but le suivi des peuplements animaux dans leur ensemble . De plus, lors des douze campagnes, des prélèvements ont été effectués afin d'étudier la croissance et la démographie de deux espèces : *Corophium arenarium* et *Hydrobia ulvae* .

2-I-2- Localisation des stations

Les stations de prélèvements, au nombre de quatre, numérotées de 23 à 26, ont été disposées sur une radiale de manière à échantillonner tous les niveaux de l'estran et toutes les zones de richesse différente inventoriées par GREGOIRE (1976 aetb) .

Située sur la plage de Petit-Fort-Philippe, cette radiale est parallèle à la digue de l'Aa et située à une centaine de mètres de celle-ci (Fig. VI.31).

Les stations de prélèvements ont été positionnées une première fois à l'aide de relevements d'amers au compas . Des repères pris sur la côte ou sur la digue ont ensuite permis de retrouver les stations avec une précision de l'ordre de la dizaine de mètres .

2-I-3- Technique de prélèvement

Les prélèvements sont effectués sur une surface de $1/4 \text{ m}^2$. Dans cette surface, délimitée par un cadre métallique, on prélève 60 litres de sédiment (Planche 15).

Le sédiment est ensuite tamisé dans des tamis inspirés du modèle DAVANT et SALVAT (1961) modifiés par GLAÇON . Ces tamis sont constitués d'une toile métallique de 1 mm de vide de maille .

Le refus de tamis est mis en sacs plastiques et fixé au formol neutralisé en solution à 8-10% dans l'eau de mer .

2-2- Au laboratoire

Les refus de tamis sont triés par la technique de flottaison . La faune est déterminée, autant que possible au niveau spécifique, décalcifiée à l'acide chlorhydrique normal, rincée à l'eau distillée, séchée 18 à 24^h à l'étuve à 110° et pesée au 1/10 mg.

Avant la décalcification, les espèces faisant l'objet d'études biométriques, sont mesurées sur papier millimétré à la loupe binoculaire équipée d'un micromètre oculaire .

3 - Etude bionomique

Les résultats des comptages et des pesées, pour chaque campagne, figurent dans les tableaux VI.17 à VI.22 .

3-I- Etudes qualitatives

3-I-I- Composition faunistique

Trente et une espèces ont été inventoriées . L'espèce *Ammodytes tobianus* (poisson), n'étant pas directement liée à l'estran, n'a pas été prise en compte . Elles se répartissent de la façon suivante entre les groupes zoologiques :

Nématodes et Némertes	: 2
Annélides	: 12
Mollusques	: 3
Arthropodes	: 14



Prélèvement de 60 litres de sédiment sur la
plage de Petit-Fort-Philippe



Tamisage de ce sédiment

Ceci est très proche de la composition faunistique globale proposée par GREGOIRE (1976) pour cette radiale (respectivement 1,8,2,14 espèces) .

En ce qui concerne l'inventaire de la faune de l'estran, il manque quelques espèces par rapport à la précédente étude . Ceci est dû au fait que nous avons toujours échantillonné la même radiale et non une zone plus étendue . Cependant, hormis *Spiophanes bombyx*, les espèces principales ont toutes été retrouvées .

3-I-2- Indice de présence

Pour chaque espèce, GREGOIRE (1976) avait calculé l'indice de présence :

$$I_p = \frac{\text{Nombre de relevés contenant l'espèce}}{\text{Nombre total de relevés}}$$

Il aboutissait au classement suivant, par valeurs d'indice de présence décroissantes :

- <i>Nerine cirratulus</i>	0,86
- <i>Eurydice pulchra</i>	0,51
- <i>Nephtys cirrosa</i>	0,48
- <i>Haustorius arenarius</i>	0,40

En effectuant les mêmes calculs sur nos résultats, nous constatons que, si les positions relatives de ces quatre espèces restent inchangées, de nouvelles espèces, caractéristiques d'un milieu plus vaseux, viennent s'intercaler dans le classement :

- <i>Nerine cirratulus</i>	0,79
- <i>Eurydice pulchra</i>	} 0,38
- <i>Hydrobia ulvae</i>	
- <i>Corophium arenarium</i>	
- <i>Corophium volutator</i>	
- <i>Ophelia rathkei</i>	} 0,33
- <i>Bathyporeia pilosa</i>	
- <i>Eteone longa</i>	} 0,29
- <i>Nephtys cirrosa</i>	
- <i>Haustorius arenarius</i>	
- <i>Bathyporeia sarsi</i>	0,25

Il faut noter l'apparition dans le classement de *Hydrobia ulvae* et des deux espèces du genre *Corophium* qui se rencontrent en quantités considérables dans les hauts niveaux, plus saumâtres et plus vaseux .

3-I-3- Dominance moyenne

Le classement selon la dominance moyenne (calculée de la même façon que dans le chapitre précédent) subit lui aussi des changements plus ou moins importants (Tableau ci-dessous) :

rang	années 1974-75	années 1976-77
1	<i>Nerine cirratulus</i>	<i>Nerine cirratulus</i>
2	<i>Nephtys cirrosa</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>
3	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Nephtys cirrosa</i>
4	<i>Eurydice pulchra</i>	<i>Corophium volutator</i>
5	<i>Haustorius arenarius</i>	<i>Corophium arenarium</i>
6	<i>Ophelia rathkei</i>	<i>Ophelia rathkei</i>
7	<i>Crangon crangon</i>	<i>Bathyporeia pilosa</i>
8	<i>Bathyporeia pilosa</i>	<i>Paraonis fulgens</i>
9	<i>Paraonis fulgens</i>	<i>Bathyporeia sarsi</i>
10	<i>Corophium arenarium</i>	<i>Pontocrates arenarius</i>

Classement des espèces suivant leur dominance moyenne

Cette fois encore, on peut noter la progression des espèces vasicoles (*Hydrobia*, *Corophium* spp.) au détriment des espèces de sable propre (*Nephtys cirrosa*, *Eurydice pulchra*)

3-I-4- Diversité

La diversité a été calculée grâce à l'indice de diversité de SHANNON et WEAVER (1948) .

La Fig. VI.32 a montre que la diversité moyenne augmente régulièrement des hauts niveaux vers les bas niveaux . Ceci paraît normal lorsqu'on considère que les variations des facteurs du milieu augmentent avec le niveau du fait des émer-sions de plus en plus longues . Les espèces marines capables de supporter ces conditions très sélectives sont rares et la diversité diminue .

Les variations annuelles de la diversité (Fig.VI.32 b) ne semblent pas suivre un cycle régulier, qu'il s'agisse des variations par niveaux ou des valeurs moyennes . On peut cependant noter, pour les valeurs moyennes, une augmentation de la diversité au printemps .

GREGOIRE (1976) ne parvenait pas non plus à mettre en évidence un tel cycle . Il semblerait donc que les variations temporelles de la diversité soient aléatoires et vraisemblablement dues aux défauts inhérents à la méthode de prélèvement, qui ne tient pas compte de la répartition en tâches des individus sur l'estran .

3-2- Etudes quantitatives

3-2-I- Répartition de la biomasse

La Fig.VI.33 donne la répartition de la biomasse entre les différents groupes zoologiques suivant les niveaux .

En haut niveau, les Mollusques, pourtant représentés par une seule espèce : *Hydrobia ulvae*, sont le groupe le plus important . Au niveau 24, cette importance des Mollusques, (*Cardium edule* et *Macoma balthica*), diminue au profit des Crustacés et surtout de *Corophium volutator* qui totalise à lui seul 96% de la biomasse du groupe . Dans les niveaux moyens

de l'estran (n°25), les Mollusques n'interviennent plus que pour 0,02% dans la biomasse totale . Par contre, les Annélides, groupe très peu représenté dans les hauts niveaux, atteignent 90% (79% du total pour *Nerine cirratulus*) . Enfin, en bas niveaux (n°26), deux groupes seulement sont présents : les Annélides avec 84 % du total de la biomasse (64% pour *Nephtys cirrosa*) et les Crustacés avec 16% du total de la biomasse .

En ce qui concerne les valeurs moyennes de biomasse, tous les niveaux étant confondus, le groupe dominant est celui des Mollusques (55%) . Ceci diffère sensiblement de ce qu'avait trouvé GREGOIRE (1976) . En 1974-75 le groupe dominant était constitué par les Annélides qui ne représentent plus que 17,5% de la biomasse globale en 1976-77 . Si l'on considère que la majeure partie (77%) de la biomasse des Mollusques est due à *Hydrobia ulvae*, on peut conclure à une augmentation notable du nombre d'individus de cette espèce . D'autre part, la biomasse des Crustacés a aussi nettement augmenté, du fait surtout de l'accroissement du nombre de *Corophium* . Ceci confirme les conclusions de l'étude bionomique, conclusions qui montraient l'importance de plus en plus grande prise par les espèces vasicoles .

3-2-2- Variations de la biomasse

3-2-2-I- Le long de la radiale

GREGOIRE (1976) avait déterminé l'existence de quatre zones de biomasses différentes .

Sur la plage de Petit-Fort-Philippe, ces zones sont approximativement parallèles à la côte et leur richesse décroît des hauts niveaux vers les bas niveaux . Notre étude a conduit à des résultats identiques (Fig.VI.34a) La biomasse décroît du haut en bas de l'estran .

Par contre, les valeurs de biomasse trouvées sont différentes d'une année à l'autre (Tableau ci-dessous)

Station	Biomasse 1974-75 (g/m ²)	Biomasse 1976-77 (g/m ²)
23	2,988	6,361
24	≈1,65	3,367
25	1,040	0,876
26	0,370	0,285

Variations de la biomasse de chaque niveau entre les deux années d'étude

Une fois encore, on peut noter l'enrichissement très important des hauts niveaux, alors que la biomasse des niveaux moyen et bas reste pratiquement inchangée .

3-2-2-2- Dans le temps

Au cours de l'année, les biomasses semblent s'organiser en un cycle (Fig.VI.34b) surtout visible pour les hauts niveaux . Les valeurs les plus fortes se rencontrent à la fin

de l'été et en automne, et les valeurs les plus faibles au printemps . Si l'on considère les variations pluriannuelles de la biomasse (Fig.VI.35et VI.36), on peut constater que ce cycle se reproduit de façon régulière, (mises à part les augmentations globales de biomasse, déjà signalées) .

D'une manière générale, la biomasse présente une valeur maximale en automne ou au début de l'hiver et une valeur minimale au printemps .

3-3- Conclusion

A la suite de ce travail, il apparaît que l'évènement le plus marquant, advenu depuis les premières études de 1974-75, est l'envasement des hauts niveaux de la plage .

Cet envasement, provenant des apports de l'Aa, est peut-être dû, de façon indirecte, à l'avant-port de Dunkerque .

En effet, des documents fournis par le Port Autonome de Dunkerque, d'après des études effectuées au Laboratoire National d'Hydrologie, indiquent la présence, à l'Ouest de l'Avant-port, d'une zone de courants faibles et circulaires . Cette zone présente donc des caractéristiques rhéologiques favorables à la sédimentation des particules fines .

Cet apport de vase, accompagné d'un enrichissement en matières organiques, a permis le développement des espèces vasicoles : *Hydrobia ulvae* et *Corophium spp.* . Les hauts niveaux de l'estran ont donc vu leur biomasse augmenter et même doubler . Par conséquent, la biomasse moyenne de l'estran, sur cette radiale, a été multipliée par 1,8 .

Il serait intéressant, par la suite, d'observer la progression de l'envasement jusqu'au rétablissement d'un nouvel état d'équilibre qu'il conviendrait alors d'étudier .

4 - Etudes démographiques

Nous avons vu, dans les paragraphes précédents, que deux espèces : *Hydrobia ulvae* et *Corophium arenarium* interviennent pour une très grande part dans la biomasse et dans la production de l'estran . Nous avons donc étudié la démographie de ces deux espèces .

4-I- Méthodologie

Les prélèvements sont effectués de la même façon que pour l'étude bionomique mais avec une fréquence plus élevée (Tableau VI.21) .

En ce qui concerne l'étude de la croissance, le nombre suffisamment élevé d'observations a permis d'effectuer les calculs directement à partir des résultats observés, sans recourir à la construction d'un profil de croissance empirique .

L'étude de la croissance s'effectue suivant le plan défini au paragraphe III.A.5.I :

- élaboration du diagramme de FORD-WALFORD, qui permet de calculer la longueur maximale théorique L_{∞} .
- choix d'un modèle suivant l'allure de ce diagramme
- calcul des paramètres du modèle

4-2- Résultats

4-2-I- *Hydrobia ulvae*

La figure VI.37a indique les variations de densité de cette espèce au cours de l'année. L'amplitude de ces variations semble surtout due à la technique d'échantillonnage. En effet, les *Hydrobia* présentent sur le terrain une répartition en tâches. Cependant, si l'on calcule les moyennes saisonnières, c'est-à-dire sur trois mois, de la densité, on s'aperçoit que la densité est beaucoup plus élevée en automne que pendant les autres saisons.

Les valeurs les plus faibles se rencontrent, d'autre part, en hiver (janvier et février) et au printemps (avril, juin).

La reproduction ayant lieu au printemps et en été (THORSON, 1946 ; FISH et coll, 1974), on peut penser que cette période est marquée par une forte mortalité des individus reproducteurs. A cette mortalité vient s'ajouter celle affectant les individus les plus âgés qui atteignent à cette époque leur âge maximal (2 ans à 2 ans et demi, selon ROTHSCCHILD, 1941 ; KONDRATENKON, 1972 ; FISH et coll, 1974). Les jeunes nés au printemps et en été sont récoltés dès que leur taille est supérieure à celle de la maille du tamis (Imm), ce qui explique les augmentations de densité de l'été et surtout de l'automne.

La figure VI.39 montre la progression des classes modales des histogrammes de fréquence de taille (Fig. VI.38).

Il existe de nombreux points représentatifs de classes modales. Beaucoup de ces points apparaissent comme étant sur-numéraires. Ceci est dû au fait que la méthode utilisée pour décomposer les histogrammes en classes modales (méthode de Battacharya, 1967), est très sensible aux maximums et aux minimums locaux de l'histogramme (BENZECRI, 1976).

Les valeurs de moyennes de classes modales trouvées grâce à cette méthode permettent de dresser un diagramme de FORD-WALFORD (Fig. VI.40 a).

Les points du diagramme s'organisent en une droite unique qui coupe la droite d'équation $L(t+I) = L(t)$ au point d'abscisse

$$L_{\infty} = 4,688$$

Le fait qu'il n'y ait qu'une seule droite sur le diagramme indique que le modèle de croissance est une équation de Bertalanffy.

Les paramètres L_{∞} et K de l'équation sont donnés par

l'équation de la droite du diagramme de FORD-WALFORD

- L^∞ = abscisse de l'intersection de cette droite avec la première bissectrice

- K est donné par la pente a de la droite :

$$K = - \ln a$$

to est obtenu par l'intersection de l'axe des abscisses par la droite donnant $\ln\left(\frac{L^\infty - L(t)}{L^\infty}\right)$

en fonction de t

Cette équation est la suivante : (Fig. VI.40 b)

$$L_{(t)} = 4,688 (1 - e^{-0,170(t-8,010)})$$

Il est bien évident que cette loi n'est définie que pour l'intervalle des tailles mesurées, soit L supérieur à 2mm. Pour des tailles inférieures, la loi n'est plus valable. D'ailleurs, THEISEN (1973) a montré que la croissance des jeunes stades était le plus souvent mieux représentée par un modèle de Gompertz que par un modèle de von Bertalanffy.

La longévité de l'espèce semble être de deux ans environ. D'après CLAY (1960) la maturité sexuelle est atteinte à la fin de la première année ; ANDERSON (1971) pense que les mâles atteignent leur maturité au cours de leur seconde année.

En ce qui concerne les femelles, FISH et coll. (1974), trouvent des oeufs à maturité chez des individus d'une taille moyenne de 2 mm.

On peut donc considérer que les individus récoltés sont tous des adultes (taille modale minimum = 2,1mm, âge minimum : approximativement II mois).

Selon FISH et coll., peu d'individus dépassent l'âge de deux ans. On peut estimer que les plus grands individus récoltés à Gravelines (taille supérieure à 4,5mm) sont dans ce cas. Il faut noter qu'au mois d'Août, 4% des individus récoltés avaient une taille supérieure à la taille maximale théorique (4,688mm).

On ne retrouve plus, par la suite, d'individus aussi grands.

La longévité de 2 ans paraît donc bien être une limite que peu d'individus franchissent.

4-2-2- Corophium arenarium

Les variations de densité de cette espèce sont indiquées dans la figure VI.37 b.

Les remarques faites lors de l'étude d'*Hydrobia ulvae* valent aussi pour *Corophium arenarium*.

Les jeunes individus nés à la fin du printemps et en été (présence de femelles ovigères durant cette période : GREGOIRE, 1976 et observations personnelles), n'apparaissent dans les relevés qu'en hiver quand ils ont atteint une taille suffisante pour être retenus par le tamis .

Ceci explique la forte augmentation de la densité à cette période . La densité diminue au printemps, après la période de reproduction .

D'autre part, cette espèce ne semble pas vivre plus de I2 ou I4 mois (cf. l'étude de la croissance) .

La période de reproduction s'étendant de mai à fin août, la diminution de densité due à la mortalité des adultes se fait surtout sentir à la fin du printemps et au début de l'été .

En ce qui concerne la durée de la période de reproduction, il faut noter qu'elle semble conditionnée par la température . si l'espèce se reproduit toute l'année à Arcachon (SALVAT, 1967), la reproduction dure de mai à septembre en Finlande, d'avril à septembre dans l'est de l'Angleterre, de mai à septembre à Gravelines et de mars à octobre au Pays de Galles .

La progression des modes des histogrammes de fréquence de taille (Fig. VI.41 et VI.42) montre que les plus grands individus sont âgés de I2 ou I3 mois .

D'autre part, le ralentissement hivernal de la croissance est nettement visible .

Le diagramme de FORD-WALFORD (Fig. VI.43^a), dressé à partir des valeurs modales des histogrammes, donne comme taille maximale théorique :

$$L_{\infty} = 6,971 \text{ mm}$$

Les points du diagramme s'ajustant en une seule droite le modèle de von Bertalanffy a été choisi pour représenter la croissance de l'espèce . L'équation de croissance est la suivante (Fig. VI.43 b).

$$L(t) = 6,971 (1 - e^{-0,189(t-0,207)})$$

La longévité maximale est d'un peu plus d'un an (I3 ou I4 mois) .

Cette fois encore, l'équation n'est pas valable pour les stades juvéniles qui n'ont pas été récoltés (taille inférieure à 3mm, âge inférieur à 3 mois) .

Au mois d'août et septembre (Fig. VI.41), on note la présence d'individus âgés (mode 6,7mm et 6,6mm) . Ceux-ci, derniers représentants des individus nés au printemps 1975, disparaissent ensuite .

A la même période sont récoltés les jeunes nés au printemps 1976 (mode 4,05mm et 3,2mm) . Cette classe d'âge

va figurer dans tous les relevés jusqu'en mai 1977, époque à laquelle elle disparaîtra après la reproduction .

La période de reproduction durant plusieurs mois, la récolte des jeunes individus continue jusqu'aux mois de novembre et décembre 1976 . L'étude s'est terminée avant que cette cohorte ait atteint sa longévité maximale . Il est possible que les individus âgés récoltés en août et septembre correspondent à une telle cohorte, apparue à la fin de la période de reproduction .

4-3- Conclusion

Les deux espèces étudiées présentent donc un cycle de vie très court :

- *Hydrobia ulvae* : longévité de 2 ans avec maturité sexuelle à la fin de la première année .
La population se compose toujours de deux classes annuelles .
- *Corophium arenarium* : longévité légèrement supérieure à 1 an (I3 à I4 mois) .
La population se compose d'une seule classe annuelle, partagée en deux cohortes correspondant aux deux extrémités de la période de reproduction .

Nous avons vu que la reproduction de *Corophium arenarium* est fortement influencée par la température . De même, une pollution thermique aura vraisemblablement pour effet d'accélérer le déroulement du cycle biologique des espèces de l'estran et, plus particulièrement, des deux espèces étudiées . Au-dessus d'un seuil, qu'il reste à définir, l'élévation de la température aura des effets néfastes sur ces animaux . Compte tenu de l'abondance de ces deux espèces et de la part qu'elles prennent dans la production animale de l'estran, il convient de ne pas négliger ce problème .

III C - Conclusions générales sur le domaine benthique

L'étude entreprise a permis de dégager plusieurs points importants :

- En ce qui concerne la zone subtidale, trois peuplements ont été définis, en liaison avec la répartition des ensembles sédimentologiques .
Ces peuplements sont stables dans le temps .
- Le suivi de la zone intertidale a montré que le seul changement important survenu depuis 1973 était l'envasement progressif des hauts niveaux de l'estran . Cet envasement entraîne un enrichissement de la zone .
- La croissance et la structure de la population d'espèces témoins ont été définies . Les variations éventuelles de ces paramètres permettent de déceler les modifications du milieu .

- L'influence de la construction de l'avant-port Ouest de Dunkerque et de l'aménagement de ses accès semble avoir été transitoire en ce qui concerne la zone subtidale . La seule modification durable étant la création de zone de dépôts de dragages . Par contre, l'action de cet ouvrage sur l'estran semble devoir se manifester, à plus long terme et de façon durable, par l'envasement de toute la plage située entre le chenal de l'Aa d'une part, et le site de la centrale et les digues de l'avant-port d'autre part .

LISTE SYSTEMATIQUE DES ESPECES BENTHIQUES
(intertidales et subtidales) INVENTORIEES
SUR LE SITE DE GRAVELINES (1976-1977)

Emb^t. des CNIDAIRES

- Cl. Hydrozoaires - *Sertularia cupressina* (Linné, 1758)
- Cl. Anthozoaires - *Cerianthus lloydi* Gosse, 1860
- *Tealia felina* (Linné, 1767)
- *Sagartia* sp.

Emb^t. des NEMERTES

- Cl. Anopla - *Cerebratulus marginatus* (Renier, 1804)
- *Carinella* sp.

Emb^t. des ANNELIDES

Cl. Polychètes

S/Cl. Errantes

- *Lepidonotus squamatus* (Linné, 1766)
- *Harmothoë impar* (Johnston, 1839)
- *Harmothoë lunulata* (Delle Chiaje, 1841)
- *Sthenelais boa* (Johnston, 1833)
- *Pholoe minuta* (Fabricius, 1780)
- *Phyllodoce mucosa* Oersted, 1843
- *Phyllodoce groenlandica* Oersted, 1843
- *Eulalia viridis* (Linné, 1767)
- *Eumida sanguinea* Oersted, 1843
- *Eteone longa* (Fabricius, 1780)
- *Eteone picta* Quatrefages, 1865
- *Microphthalmus similis* (Bobretsky, 1870)
- *Syllis gracilis* Grube, 1840
- *Eusyllis blomstrandii* Malmgren, 1867
- *Sphaerosyllis bulbosa* Southern, 1914
- *Exogone gemmifera* Pagenstecher, 1862
- *Autolytus* sp.
- *Nereis diversicolor* Müller, 1776
- *Nereis longissima* Johnston, 1840
- *Nephtys longosetosa* Oersted, 1842
- *Nephtys caeca* (Fabricius, 1780)
- *Nephtys cirrosa* Ehlers, 1868
- *Nephtys hombergii* Savigny, 1818
- *Glycera gigantea* Quatrefages, 1843
- *Glycera lapidum* Quatrefages
- *Goniadella bobretzkii* (Annenkora, 1929)

S/Cl. Sédentaires

- *Scoloplos armiger* (Müller, 1776)
- *Nerine cirratulus* (Delle Chiaje, 1828)
- *Nerine bonnieri* Mesnil, 1896
- *Spio filicornis* (Müller, 1776)
- *Pygospio elegans* Claparède, 1863
- *Spiophanes bombyx* (Claparède, 1870)
- *Aonides oxycephala* (Sars, 1862)

- *Polydora ciliata* (Johnston, 1838)
- *Polydora caeca* (Oersted, 1843)
- *Magellona papillicornis* Müller, 1858
- *Paraonis fulgens* (Levinsen, 1883)
- *Poecilochaetus serpens* Allen, 1904
- *Cirriiformia tentaculata* (Montagu, 1808)
- *Chaetozone setosa* Malmgren, 1867
- *Heterocirrus alatus* (Southern, 1914)
- *Sabellaria spinulosa* Leuckart, 1849
- *Notomastus latericeus* Sars, 1851
- *Capitella capitata* (Fabricius, 1780)
- *Arenicola marina* (Linné, 1758)
- *Ophelia rathkei* Mc.Intosh, 1908
- *Ophelia borealis* Quatrefages, 1865
- *Ampharete grubei* Malmgren, 1865
- *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)
- *Pectinaria koreni* (Malmgren, 1866)
- *Owenia fusiformis* Delle Chiaje, 1844
- *Sabella pavonina* Savigny, 1820
- *Pomatoceros triqueter* (Linné, 1767)
- *Saccocirus papillocercus* Bobretzky, 1871

Emb^t. des SIPUNCULIDES

- *Golfingia elongata* (Keferstein, 1862)
- *Golfingia vulgaris* (Blainville, 1827)
- *Golfingia minuta* (Keferstein, 1862)

Emb^t. des BRYOZOAIRES

Cl. Ectoproctes

S/Cl. Gymnolèmes

- *Alcyonidium gelatinosum* (Linné, 1767)
- *Vesicularia spinosa* (Linné, 1767)

Emb^t. des MOLLUSQUES

Cl. Gastéropodes

S/Cl. Prosobranches

Cl. Lamellibranches

- *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777)
- *Crepidula fornicata* (Linné, 1758)
- *Natica alderi* (Forbes, 1838)
- *Modiolus barbatus* (Linné, 1758)
- *Mytilus edulis* Linné, 1758
- *Mysella bidentata* (Montagu, 1803)
- *Montacuta ferruginosa* (Montagu, 1808)
- *Cardium edule* (Linné, 1758)
- *Tapes rhomboïdes* (Pennant, 1777)
- *Venerupis pullastra* (Montagu, 1803)
- *Spisula ovalis* (Sowerby, 1817)
- *Spisula elliptica* (Browm, 1827)
- *Abra alba* (Wood, 1802)
- *Macoma balthica* (Linné, 1758)
- *Tellina tenuis* Da Costa, 1778
- *Tellina fabula* Gmelin, 1791
- *Tellina donacina* Linné
- *Donax vittatus* (Da Costa, 1778)
- *Cultellus pellucidus* (Pennant, 1777)
- *Ensis ensis* (Linné, 1758)
- *Hiatella arctica* (Linné, 1767)
- *Mya truncata* Linné, 1758

Emb^t. des ARTHROPODES

- Cl. Pycnogonides
- Anoplodactylus angulatus (Dohrn, 1881)
 - Achelia echinata (Hodge, 1864)
- Cl. Crustacés
- Gastrosaccus spinifer (Goes, 1864)
 - Bodotria scorpioïdes (Montagu, 1804)
 - Diastylis bradyi Norman, 1879
 - Tanaïssus lilljeborgi (Stebbing, 1891)
 - Eurydice pulchra Leach, 1815
 - Eurydice affinis Hansen, 1905
 - Acidostoma laticorne Sars
 - Ampelisca brevicornis (Costa, 1853)
 - Ampelisca spinipes Boeck, 1876
 - Haustorius arenarius (Stabber, 1769)
 - Urothoe brevicornis Bate, 1862
 - Urothoe grimaldi Chevreux, 1895
 - Bathyporeia guilliamsoniana (Bate, 1856)
 - Bathyporeia sarsi Watkin, 1938
 - Bathyporeia pilosa Lindtström, 1855
 - Bathyporeia pelagica Bate, 1862
 - Bathyporeia elegans Watkin, 1938
 - Pontocrates arenarius (Bate, 1858)
 - Nototropis swammerdami (M. Edwards, 1830)
 - Nototropis falcatus (Metzger, 1871)
 - Melita obtusata (Montagu, 1813)
 - Megaluropus agilis Hoeck, 1889
 - Photis longicaudata (Bate et Westwood, 1862)
 - Microprotopus maculatus Norman, 1867
 - Podoceropsis nitida (Stimpson, 1853)
 - Jassa falcata (Montagu, 1808)
 - Corophium volutator (Pallas, 1766)
 - Corophium sextoni Crawford, 1937
 - Corophium arenarium Crawford, 1937
 - Caprella linearis (Linné, 1758)
 - Crangon crangon (Linné, 1758)
 - Diogenes pugilator (Roux, 1828)
 - Pagurus bernhardus (Linné, 1758)
 - Pisidia longicornis (Linné, 1767)
 - Thia scutellata (Fabricius)
 - Macropipus holsatus (Fabricius, 1798)
 - Carcinus maenas (Linné, 1758)
 - Portumnus latipes (Pennant, 1777)
 - Pinnotheres pisum (Linné, 1767)

Emb^t. des ECHINODERMES

- Cl. Asteroides
- Asterias rubens (Linné, 1758)
- Cl. Ophiurides
- Amphipholis squamata (Delle Chiaje, 1829)
 - Amphiura sp.
 - Ophiura texturata Lamarck
 - Ophiura albida Forbes
- Cl. Echinides
- Psammechinus miliaris (Gmelin)
 - Echinociamus pusillus (Müller)
 - Echinocardium cordatum (Pennant, 1777)

Emb^t. des CHORDES

- Amphioxus lanceolatus (Pallas)
- Ammodytes tobianus Linné, 1758
- Solea solea (Linné, 1758)

RAPPORT D'ESSAIS SUR LA DETERMINATION
DE L'AMMONIAC DISSOUS DANS L'EAU DE MER
(N.DEWARUMEZ)

Objet : Vérification de la signification des dosages de
l'ammoniac dissous dans l'eau de mer

Méthodologie

Le dosage est basé sur la réaction signalée par BERTHELOT en 1859 . En milieu alcalin ($8 < \text{pH} < 11,5$), l'ammoniac dissous réagit sur l'hypochlorite pour former une mono chloramine . Ce composé en présence de phénol et en milieu oxydant (excès d'hypochlorite), donne lieu à la formation d'un bleu .

A 20°C , la réaction catalysée par l'ion nitroprussiate demande 6 heures pour se développer . L'absorption est mesurée à $630\mu\text{m}$.

Technique de dosage - Il s'agit de celle appliquée à l'eau de mer par F.KOROLEFF en 1969 .

1) Matériel utilisé :

Les échantillons sont recueillis dans des flacons de verre de 125 ml. à bouchon rodé . Ces flacons sont préalablement marqués à 105 ml.

Les réactifs sont dispensés à l'aide de pipettes ASPIN à piston réglable . Ces pipettes sont munies de réservoirs de verre brun .

2) Réactifs :

Ils sont réalisés à l'aide de produits MERCK "pro-analyse", sauf en ce qui concerne l'hypochlorite de sodium (solution commerciale PROBALO à 10° chlorométrique), et d'eau bidistillée .

La préparation de ces réactifs est identique à celle indiquée par P.TREGUER et P.LECORRE dans leur manuel d'Analyse de Sels Nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'Auto Analyser II Technicon^R) .

3) Mode opératoire :

105 ml d'échantillon sont recueillis dans un flacon de verre . Immédiatement, 3 ml de réactif I et 3 ml de réactif II sont ajoutés successivement . Après chaque addition de réactif, le flacon est soigneusement agité puis fermé hermétiquement . Il est ensuite maintenu à l'obscurité à température ambiante . On laisse se poursuivre la réaction toute la nuit, la coloration une fois formée étant stable plusieurs jours .

4) Précautions particulières :

Les flacons sont rincés plusieurs fois avec l'eau à analyser avant d'y recueillir le volume définitif .

Les pipettes contenant les réactifs sont maintenues au froid et à l'obscurité . Elles sont actionnées plusieurs fois hors des flacons d'échantillonnage pour éliminer le réactif qui aurait pu être pollué .

Les réactifs sont renouvelés au moins tous les mois .

Technique de mesure

La densité optique des solutions obtenues est mesurée dans la cuve à flux continu du colorimètre d'un Auto analyser II à 630 μm .

L'échantillon est pompé directement dans le flacon de réaction débouché au dernier moment afin d'éviter toute pollution .

La cuve de lavage est alimentée en eau bidistillée . Le circuit est rincé périodiquement à l'aide d'une solution d'acide chlorhydrique à 10% .

Les liaisons entre la pompe et le "sampler" d'une part et la pompe et le colorimètre d'autre part, sont réduites au strict minimum .

Quelques standards sont analysés au début et à la fin de chaque série .

Préparation des standards :

Ils sont préparés à partir d'une solution mère : 66mg de sulfate d'ammonium avec $(\text{NH}_4)_2 \text{SO}_4$ par litre d'eau bidistillée . Cette solution mère à laquelle on ajoute une goutte de chloroforme est conservée en réfrigérateur .

Un blanc réalisé à partir d'eau bidistillée est analysé en même temps que les standards, sa valeur est à retrancher de toutes les mesures .

Résultats -

- I - Essais effectués sur la digue de Dunkerque le 22.10.76 .

L'eau de mer est filtrée sur 0,45 μ , dans des unités de filtration sous pression .

A partir d'un même échantillon d'eau de mer, 10 sous-échantillons sont prélevés à la sortie des colonnes de filtration .

Remarques - *L'écart type sur 10 mesures au niveau de 6 $\mu\text{atg.N-NH}_4^+$ /l. est de 0.3 $\mu\text{atg./l.}$, mais l'écart entre deux mesures peut atteindre 1 $\mu\text{atg./l.}$

*Le moteur de la pompe constitue une source de pollution inévitable, même si toutes les précautions d'orientation, selon le vent, sont prises .

- II - Essais effectués à Wimereux le 27.10.76 .

Il s'agit de vérifier :

1) les résultats obtenus en - I, sur un nombre de sous échantillons statistiquement plus valable et en éliminant toute source de pollution .

2) la contamination le long d'une même colonne de filtration .

3) les variations entre 2 prises d'essais voisines dans le temps .

Remarques - * L'écart type sur 31 mesures au niveau de $5 \mu\text{atg.N-NH}_4^+/1.$ est de $0,4 \mu\text{atg}/1.$, l'écart entre deux mesures pouvant atteindre $1,4 \mu\text{atg}/1.$.

* $0,06 \mu\text{atg}/1.$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{écart type sur 4} \\ \text{sous échantillons} \\ \text{d'une unité de fil-} \\ \text{tration} \end{array} \right. 0,5 \mu\text{atg}/1.$

* $0,1 \mu\text{atg}/1$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{écart maximal} \\ \text{entre 2 sous échan-} \\ \text{tillons d'une unité} \\ \text{de filtration} \end{array} \right. 1 \mu\text{atg}/1.$

* 1ère prise d'essai : $C_1 = 5,7_{-0,4}^{+} \mu\text{atg.N-NH}_4^+/1.$
écart maximal = $1 \mu\text{atg}/1$

2ème prise d'essai : $C_2 = 5,3_{-0,3}^{+} \mu\text{atg.N-NH}_4^+/1.$
écart maximal = $1,3 \mu\text{atg}/1$

0,4 et 0,3 étant les écarts types obtenus sur respectivement 16 et 15 sous échantillons .

- III - Essais effectués en Laboratoire sur un même standard . ($5,50 \mu\text{atg.N-NH}_4^+/1.$)

Il s'agit de vérifier si les écarts obtenus lors des essais précédents peuvent être dus aux erreurs commises sur le volume de base des différents sous échantillons . Les échantillons sont prélevés comme sur le terrain dans des flacons de 125 ml marqués à 105 ml.

Remarques - * L'écart type sur 10 essais au niveau de $5 \mu\text{atg.N-NH}_4^+/1.$ est de $0,02 \mu\text{atg}/1.$, l'écart maximum observé étant de $0,04 \mu\text{atg}/1.$

* Ce résultat est à rapprocher de celui obtenu sur une série de mesures du même sous échantillon .

- IV - Essais effectués à Wimereux le 4.II.76 .

Les échantillons sont filtrés sur 200 μ sans l'intermédiaire d'une colonne de filtration .

Les deux prises d'essais ont été effectuées à 1/4 d'heure d'intervalle environ .

Remarques -

- * 1ère prise d'essai : l'écart type sur 11 mesures au niveau de 11 $\mu\text{atg.N-NH}_4^+/\text{l.}$ est de 0,1 $\mu\text{atg/l.}$, l'écart maximum observé étant de 0,4 $\mu\text{atg/l.}$
- * 2ème prise d'essai : l'écart type sur 6 mesures au niveau de 8 $\mu\text{atg.N-NH}_4^+/\text{l}$ est de 0,2 $\mu\text{atg/l.}$, avec un écart maximum entre deux mesures de 0,5 $\mu\text{atg/l.}$

I

n° de l'échantillon	Concentration en $\mu\text{atg.N-NH}_4^+/\text{l.}$
1	6,1
2	6,5
3	5,8
4	5,5
5	5,9
6	5,8
7	5,9
8	5,8
9	5,7
10	5,9

Moyenne : 5,9 $\mu\text{atg.N-NH}_4^+/\text{l.}$

Ecart type : 0,3 $\mu\text{atg.N-NH}_4^+/\text{l.}$

Ecart maximum : 1 $\mu\text{atg.N-NH}_4^+/\text{l.}$

II

Prise d'essai	Unité de filtration	Ordre chronologique	Concentration en $\mu\text{atg.N-NH}_4^+ / \text{l}$	Concentration moyenne et écart type en $\mu\text{atg.N-NH}_4^+ / \text{l}$		
I	I	I	6,3	6,0 $\pm 0,2$	5,7 $\pm 0,4$	5,5 $\pm 0,4$
		2	6,1			
		3	5,9			
		4	5,8			
	II	I	5,9	5,8 $\pm 0,4$		
		2	6,3			
		3	5,9			
		4	5,3			
	III	I	5,4	5,3 $\pm 0,1$		
		2	5,3			
		3	5,3			
		4	5,3			
	IV	I	5,3	5,5 $\pm 0,3$		
		2	5,3			
		3	6,0			
		4	5,3			
II	I	I	5,1	5,1 $\pm 0,2$	5,3 $\pm 0,3$	5,5 $\pm 0,4$
		2	5,1			
		3	5,4			
		4	4,9			
	II	I	5,7	5,5 $\pm 0,2$		
		2	5,6			
		3	5,3			
		4	5,3			
	III	I	5,2	5,1 $\pm 0,1$		
		2	5,2			
		3	5,1			
		4	5,0			
	IV	I	6,2	5,7 $\pm 0,5$		
		2	5,6			
		3	5,2			
		4				

III

n° de l'échantillon		Concentration en $\mu\text{atg. N-NH}_4^+ / \text{l}$	Valeur moyenne et écart-type	Ecart maximum
I		5,55	5,53 ⁺ 0,02 $\mu\text{atg.} / \text{l}$	0,04 $\mu\text{atg.} / \text{l}$
2		5,55		
3		5,5I		
4		5,5I		
5		5,5I		
6		5,5I		
7		5,55		
8		5,53		
9		5,5I		
IO		5,55		
n° de l'échant.	n° de mesure			
IO	I	5,53	5,54 ⁺ 0,02 $\mu\text{atg.} / \text{l}$	0,04 $\mu\text{atg.} / \text{l}$
	2	5,5I		
	3	5,55		
	4	5,55		
	5	5,55		
	6	5,55		
	7	5,5I		
	8	5,55		
	9	5,55		
	IO	5,5I		
	II	5,5I		
	I2	5,55		
	I3	5,55		
	I4	5,55		
	I5	5,55		
	I6	5,5I		

IV

Prise d'essai	n° de l'échantillon	Concentration en $\mu\text{atg. N-NH}_4^+$ /l.	Concentration moyenne et écart-type	Ecart maximum
I	I	10,8	$10,9^+_{-0,1}$ $\mu\text{atg./l}$	0,4 $\mu\text{atg./l}$
	2	10,7		
	3	10,8		
	4	10,9		
	5	11,0		
	6	11,0		
	7	11,1		
	8	11,1		
	9	11,1		
	10	11,0		
	11	10,9		
II	12	8,0	$8,2^+_{-0,2}$ $\mu\text{atg./l}$	0,5 $\mu\text{atg./l}$
	13	8,1		
	14	8,1		
	15	8,5		
	16	8,4		
	17	8,3		

CONCLUSIONS METHODOLOGIQUES

- I) Grande variation dans le temps des teneurs en NH_4 ,
ce indépendamment des sources de contamination .
cf. Essais IV Wimereux digue du 4.II.76
10,9⁺0,1 I/4h.plus tard : 8,2⁺0,2
- 2) Filtration 200 μ rapide préférable à une longue filtration
que ce soit colonne ou pompe .
cf. Essais IV comparés aux essais I, II .
- 3) Les variations des mesures dépendent :
- I) des contaminations extérieures essentiellement
cf. Essais I, II par rapport à essais III
 - 2) de la méthodologie propre mais pour une valeur
négligeable
cf. Essais III

Il conviendra donc de nuancer les discussions sur
les valeurs d'N / NH_4 en tenant compte :

- des écarts de mesure dans un même échantillon
(ex. Ecart maximum IV 0,4 ou 0,5 $\mu\text{atg/l}$)
- des contaminations extérieures possibles
(ex. Ecart de I $\mu\text{atg/l}$ mesure I)

ANNEXE II

Rapport d'essais de la benne Smith-Mc Intyre

(A.SOUPLET)

I - Introduction

La mise au point de la benne a eu lieu, au cours du mois de Septembre 1976, dans la rade de Boulogne-sur-Mer, à bord du SEPIA, bateau de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux .

Une fois le travail technique effectué, il était nécessaire de connaître, d'une part les performances de l'engin sur différents sédiments, d'autre part le nombre minimal de prélèvements qu'il fallait effectuer à un même point afin d'obtenir un échantillon représentatif du peuplement .

II - Méthodologie

L'observation en plongée du travail de la benne a montré que l'existence d'un courant assez fort faisant dériver le bateau, nuit au bon fonctionnement de l'engin . Il est donc nécessaire, avant tout prélèvement, de mouiller l'ancre et de laisser le bateau s'orienter dans le sens du courant .

Les essais ont été effectués à deux stations (7 et 18) Les sédiments de ces deux points sont très différents, respectivement du sable fin envasé et du sable grossier légèrement graveleux .

Nous savons d'autre part (chapître III) que ces deux stations appartiennent à deux ensembles faunistiques différents la station 7 fait partie du peuplement à *Abra alba*, la station 18 appartient au peuplement à *Ophelia borealis* .

A chacune de ces deux stations, on effectue plusieurs prélèvements . Le volume de sédiment récolté est mesuré . Ensuite, le sédiment est lavé sur le tamis de 1 mm de vide de maille et le refus de tamis est emballé et formolé . La faune est analysée au laboratoire, comme indiqué dans la chapître III .

III - Résultats

Dans les deux types de sédiment, le volume prélevé par la benne est compris entre 9,5 et 10 litres . (9,6l. en moyenne à la station 7, 9,8l. à la station 18 ; volume intérieur des mâchoires de la benne : approximativement 10,5 litres) .

Le nombre de coups de benne nécessaires à un échantillonnage complet de la faune semble dépendre peu de la nature du sédiment .

En effet, dans les deux cas (Fig. VI.44) le nombre d'espèces récoltées croît avec le nombre de 'replicats' pour se stabiliser après 5 prélèvements . L'augmentation du nombre d'espèces est, par ailleurs, de plus en plus faible au fur et à mesure des prélèvements .

Le nombre d'individus récoltés (Fig.VI.49) augmente de façon linéaire avec les "replicats". On peut donc estimer que la benne prélève de façon identique à chaque fois.

Ceci permet, d'autre part, d'évaluer l'état de dispersion de la faune. Il est certain que, dans le cas d'une population en agrégats, les nombres d'individus ramenés à chaque coup de benne seront très différents.

L'augmentation de la biomasse (Fig.VI.50) en fonction du nombre de "replicats", est linéaire : Ceci est valable dans les deux types de sédiment étudiés. Il faut noter que la forte valeur (relative) de la biomasse dans le premier prélèvement du point I8 est due à un individu d'une espèce plus massive (*Spisula ovalis*). Ceci montre que le nombre de "replicats" a été suffisant pour récolter cette espèce de grande taille et à densité faible.

IV - Conclusion

A la suite de cette étude rapide, il apparaît que 5 "replicats" sont suffisants pour obtenir un échantillon correct de la faune benthique.

Toutefois, deux types seulement de sédiment ont été prospectés. Il paraît nécessaire d'étendre cette étude à d'autres substrats présents sur le site de Gravelines, tels que le sable fin propre à *Donax vittatus* (station I0 par exemple) et l'hétérogène envasé (station 2, 6, 27 et 28).

SYNTHESE

Le site côtier de GRAVELINES est très influencé par les apports d'eaux d'origine tellurique. Les principaux points de déversement étant le port de DUNKERQUE (300.647 m³/jour) et l'embouchure de la rivière Aa (357.671 m³/jour). Le secteur étudié présente des fonds sableux soumis aux forts courants parallèles à la côte. La hauteur d'eau atteint au maximum 25 mètres et parfois beaucoup moins (5 m.) au niveau des "hauts fonds".

Les variations saisonnières des paramètres physicochimiques sont très marquées, et l'amplitude de ces variations n'est pas reproductible d'une année à l'autre. La température évolue selon une sinusoïdale régulière, avec un maximum en août et un minimum en janvier. L'écart annuel des températures est de l'ordre de 16° C., avec des valeurs extrêmes allant de 4° C. (en février 1976) à 20° C. (en août 1976), ce qui constitue des conditions d'environnement très contrastées pour l'ensemble de la flore et de la faune. Par contre, la salinité est très irrégulière et suit les variations de la pluviosité. Ainsi, en septembre et novembre 1976, janvier, février, mai 1977, la salinité à la station Aa présente des chutes très prononcées (jusqu'à 21 ‰ en novembre 1976), correspondant chacune à un maximum dans la hauteur pluviométrique enregistrée (maximum supérieur à 110 mm en septembre 1976). Mais dans tous les cas, la salinité reste toujours supérieure à 35‰.

Le taux d'Oxygène dissous au cours des deux cycles étudiés, montre des maxima correspondant tantôt à une agitation importante de l'eau de surface (plus de 110% en janvier 1976), tantôt à une grande activité photosynthétique (plus de 125% en août 1975, 110% en mars 1977). Les minima (85% à 90%) sont dus essentiellement à une minéralisation active de la matière organique, particulièrement pendant la période hivernale où on observe un enrichissement en sels nutritifs (nitrates, nitrates, phosphates, silicates). Le minimum annuel des concentrations en sels se produit après la poussée phytoplanctonique de printemps.

Les gradients de dilution côte-large, semblables à ceux trouvés en d'autres points des côtes de la Manche et de la Mer du Nord, sont parfois bien marqués (gradients thermiques et gradients de salinité) pouvant évoquer une situation "semi-estuarienne". La situation hydrologique côtière présente un schéma

classique d'inversion du gradient de température côte-large. En hiver, les eaux côtières de basse salinité sont plus froides que les eaux du large. Tandis qu'en été les eaux côtières sont plus chaudes. En conséquence, le gradient de densité des eaux entre la côte et le large est très marqué pendant la période estivale. L'homogénéité thermique s'observe aux saisons intermédiaires (printemps et automne).

Le gradient côte-large de turbidité n'apparaît pas, car la zone étudiée est soumise à des perturbations dues aux courants, entraînant des remises en suspension de particules (novembre 1976 et février 1977).

Les courants et les vents agissant sur une colonne d'eau dont la hauteur varie de 5 à 25 m., atténuent les gradients verticaux. Il en résulte une faible stratification des masses d'eau. Dans le cas où la stratification apparaît, elle n'est pas stable au cours du temps. Mais, dans l'ensemble, la répartition verticale est très homogène.

Ce milieu côtier, fortement brassé, peu profond et subissant l'influence des rejets d'importants centres urbains et industriels montre la présence de germes bactériens, dont les variations saisonnières ont été étudiées. Leur abondance varie de $2 \cdot 10^5$ germes par ml en septembre 1976 et février 1977 à $5 \cdot 10^7$ germes/ml à la fin du mois de juin. La proportion de germes morts par rapport aux germes totaux ne dépasse pas 15%. Aucune relation n'a été établie entre les germes totaux et la température. Par contre, les vibriohalophiles présentent un cycle annuel lié à la température, et varient de 1 cellule par litre en hiver, à 100 cellules/litre en septembre. Le nombre de sulfato-réducteurs est d'environ 10^3 par litre.

La richesse de ce site côtier explique la forte production primaire qui suit les mêmes variations que les concentrations en chlorophylles et en microplancton : les maxima d'août 1976 et d'avril 1977, apparaissent aux mêmes moments. Remarquons que si la chlorophylle et le microplancton sont plus abondants au printemps qu'en été, la production primaire mesurée (98 $\mu\text{g C/m}^3/\text{h}$ en M en août 1976) est plus forte en été, période d'éclairement maximal, qu'en mars. Les *Phaeocystis*, qui apparaissent en mars, atteignent les concentrations les plus élevées en avril 1977 et contribuent à un apport de chlorophylle très important (plus de 30 $\mu\text{g chl a/litre}$ à la station Aa, et plus de 12 $\mu\text{g chl a/litre}$ aux stations M, L, C). Par contre, il n'existe pas de relation directe entre l'augmentation de la concentration en chlorophylle et l'augmentation de production primaire. Le développement phytoplanctonique peut être limité

par un épuisement du milieu en azote sous forme d'ammoniac et de nitrites, tandis que les nitrates, phosphates et silicates sont toujours en quantité suffisante.

Les populations, faiblement diversifiées, sont constituées essentiellement de diatomées (75,4% en mai 1977, à 100% en avril 1975). Elles comportent également des péridiniens (maximum de 13,6% en mai 1975) et de chlorophycées (maximum de 22,1% en mai 1977). Certains paramètres physicochimiques : température, densité, salinité, éclaircissement conditionnent les espèces. C'est ainsi que différentes populations se suivent au cours de l'année, constituant un cycle à 3 phases :

- phase printanière, de février-mars à juin-juillet, avec : *Skeletonema costatum* et *Thalassiosira levanderi* ; les genres *Thalassiosira* et *Chaetoceros*, *Phaeocystis*, puis les *Gymnodinium*, et enfin, *Noctiluca miliaris*.

- phase estivale, jusqu'à septembre, peuplée de *Rhizosolenia* puis de *Leptocylindricus donicus* et de nombreuses cellules du genre *Chaetoceros* ($4 \cdot 10^3$ cellules/cm³ en août 1975, et 10^4 cellules/cm³ en août 1977).

- phase hivernale, dont la productivité s'abaisse après octobre. Elle se caractérise par des espèces nombreuses, plus cryophiles, faiblement représentées, *Paralia sulcata*, *Fragilaria* spp. *Thalassionema nitzschoïdes*, *Thalassiosira rotula*.

Sur le site de GRAVELINES, nous avons déjà remarqué à de nombreuses reprises que les conditions hydrologiques et climatiques accusent de forts contrastes annuels. Ces conditions peuvent être stressantes pour la faune, en particulier la faune pélagique. La production secondaire pélagique dépend de la dynamique des espèces zooplanctoniques les plus abondantes. Ces populations de zooplancton sont caractérisées par une diversité spécifique assez faible. L'indice de Shannon, calculé pour les populations de copépodes, présente de faibles valeurs et varie en moyenne de 1,2 en juin, à 2,3 en septembre. Un nombre très restreint conditionne la dynamique de l'ensemble de l'écosystème.

La production secondaire pélagique subit de fortes variations quantitatives selon les saisons. Ainsi, les organismes de zooplancton varient de $2 \cdot 10^2$ individus/m³ à 10^5 individus/m³ entre les périodes de faible production (mai-

juin). La biomasse globale atteint des valeurs élevées (165 mg/m³ de matière organique). Le plancton permanent est représenté par les copépodes (herbivores pour la plupart), les appendiculaires (herbivores) et les chaetognathes (carnivores). Le plancton temporaire correspond à des larves d'annélides et de cirripèdes. Les principales espèces caractéristiques du site se succèdent au cours des saisons.

La fraction herbivore du plancton se remarque par le développement, dès février, du copépode *Pseudocalanus minutus* et l'arrivée du cirripède *Balanus balanoides*. Au printemps, se développent successivement : le copépode *Temora longicornis*, espèce dominante sur le site et *Centropages hamatus*. En été, les larves d'annélides polychètes *Polydora ciliata* et *Lanice conchilega* puis *Acartia clausi* (copépode) et *Oikopleura dioeca* (appendiculaire) sont abondants. L'automne se caractérise par les copépodes *Paracalanus parvus* et *Euterpina acutifrons*.

La fraction carnivore du plancton est représentée au printemps par les cténaires (*Pleurobrachia pileus*) et la méduse *Hybocodon prolifer* ; en été par les méduses *Eucheilota maculata* et les larves de crabes ; en automne et en hiver, par *Sagitta setosa* (Chaetognathe).

La dynamique de trois espèces de copépodes a été entreprise au cours de l'année 1976-1977 : *Temora longicornis* et *Centropages hamatus* qui présentent cinq générations dans l'année ; *Acartia clausi* comportant quatre générations. Les mesures de longueurs de ces trois espèces ont permis d'établir une relation entre la longueur du corps et la température de l'eau au moment de la croissance des individus. Cette relation pourrait être un indice de la sensibilité de l'espèce. Il a été montré que les individus ayant effectué leur croissance aux basses températures (5° C.) peuvent donner des individus de grande taille (longueur du céphalo-thorax $L = 1200 \mu$) alors que la même espèce effectuant sa croissance durant l'été (20° C.) est représentée par des individus de petite taille $L = 800 \mu$.

Les mesures de poids sec du plancton recueilli ont montré des variations de 100 mg/m³ en février 1975 à 1000 mg/m³ en mai 1975, alors que la variation oscille entre 100 et 200 mg/m³ au cours du 2ème cycle d'étude. La meilleure estimation de la biomasse est représentée par la matière organique qui varie de 50 mg/m³ en février 1976 à 165 mg/m³ en mai 1977..

La production de matière organique et des individus du zooplancton de GRAVELINES dépend étroitement de la production primaire et de la teneur des eaux

en chlorophylle. Le zooplancton est essentiellement représenté ici par des herbivores (en particulier, tous les copépodes étudiés).

Les gradients côte-large de densité d'organismes ont été mis en évidence pour quelques groupes qui apparaissent dans le cycle biologique. Ces gradients sont liés aux facteurs du milieu : c'est le cas des mysidacées (zones de dessalure), des larves d'annélides polychètes comme *Lanice conchilega* (fonds sableux) et du copépode *Euterpina acutifrons* (zone peu profonde d'eau chaude, en été).

On peut dire que la production secondaire sur le site de GRAVELINES se caractérise par de fortes amplitudes de variations, en conditions avec les conditions hydrologiques. La production annuelle est forte par rapport à d'autres secteurs de la Manche et conditionnée par la production d'un petit nombre d'espèces dont dépend toute la dynamique de l'écosystème.

En ce qui concerne la zone subtidale, trois peuplements ont été définis avec la répartition des ensembles sédimentologiques.

- le premier peuplement, dit à "*Abra alba*" occupe une bande parallèle à la côte, sous une faible profondeur d'eau et sur des sables fins à moyens, moyennement vaseux (*Abra alba*, *Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega*, etc...).

- le deuxième peuplement occupe la zone de bancs de sable du large (avec les sables moyens à grossiers propres). Les espèces qui les caractérisent sont : *Gastrosaccus spinifer*, *Nephtys cirrosa*, *Ophelia borealis*, *Spissula elliptica*

- le troisième peuplement est celui de la souille séparant le dyck du littoral, avec des sédiments constitués de graviers hétérogènes plus ou moins envasés. Les espèces caractéristiques sont *Abra alba* et *Ophelia borealis*. De plus, on y trouve *Amphioxus lanceolatus* et *Sabellaria spinulosa* caractéristique du milieu.

Les 3 peuplements sont stables dans le temps.

La zone intertidale présente un envasement progressif des hauts niveaux de l'estran de 1973 à 1977. Cet envasement entraîne un enrichissement de la zone.

La croissance et la structure des populations de *Hydrobia ulvae* et *Corophium arenarium*, espèces caractéristiques, ont été définies. Ces deux espèces présentent un cycle de vie très court (2 ans pour *Hydrobia ulvae* et 13 à 14 mois pour *Corophium arenarium*).

L'influence de la construction de l'avant-port Ouest de DUNKERQUE et de l'aménagement de ses accès semble avoir été transitoire pour la zone subtidale. Par contre, l'action de cet ouvrage sur l'estran semble se manifester par l'envasement de toute la plage, entre le chenal de l'Aa et le site de la centrale d'une part, les digues de l'avant-port d'autre part.

En résumé, au cours des deux années d'étude de projet, les principales caractéristiques hydrologiques et biologiques de la région de GRAVELINES ont été dégagées. Le site apparaît actuellement comme une zone soumise à de forts courants très brassée et peu stratifiée. La turbidité est relativement élevée. Les apports en sels nutritifs présentent de fortes valeurs. Les productions primaire et secondaire sont également fortes. Les variations saisonnières de l'ensemble des paramètres hydrologiques et biologiques montrent des amplitudes saisonnières très marquées. La diversité des espèces recensées sur le site est assez faible et il sera indispensable de suivre, au cours des années prochaines leur évolution, afin de définir les nouvelles caractéristiques du milieu après la mise en fonctionnement de la centrale.

ANNEXE

SURVEILLANCE DU SITE
DE
GRAVELINES

L'étude de projet menée sur le site de GRAVELINES pendant deux années 1974-1975 et 1976-1977 a permis de dresser une liste des espèces caractéristiques de la région côtière étudiée.

Au cours de l'étude de surveillance qui commence en Janvier 1978, les espèces suivantes (et les taxons plus généralement) ont été retenues pour définir l'évolution du milieu.

1) Le phytoplancton

Asterionella japonica
Chaetoceros curvisetum + debile
Chaetoceros sociale (ou *radians* ?)
Fragilaria spp.
Leptocylindrus danicus
Nitzschia delicatissima
Paralia sulcata
Rhizosolenia pungens
Rhizosolenia strubsolei
Rhizosolenia stolterfothii
Skeletonema costatum
Thalassionema nitzschioides
Thalassiosira decipiens
Thalassiosira levanderi
Thalassiosira nordenskioldii
Thalassiosira rotula
Ceratium spp.
Gymnodinium spp.
Noctiluca miliaris
Phaeocystis sp.

2) Le zooplancton

La liste des taxons retenus pour l'étude de surveillance découle des résultats quantitatifs recueillis sur deux années principalement. Quelques espèces de plus ont été retenues selon d'autres critères (intérêt de ces espèces dans le cycle alimentaire de l'écosystème en particulier). Deux graphiques ci-joints montrent que 95% à 98% du nombre des individus du zooplancton sont atteints par 7 taxons au printemps et 17 taxons à l'automne. Pour l'ensemble de l'année, les variations des pourcentages cumulés des différents taxons ont été tracés en fonction du nombre de ces mêmes taxons. Quelque soit la saison, le nombre de taxons représentant 95% des individus zooplancton oscille toujours entre 7 et 18. La liste des espèces zooplanctoniques à étudier au cours du suivi a été déduite de cette étude :

Sagitta setosa
Polydora ciliata
Lanice conchilega
Paracalanus parvus
Pseudocalanus minutus
Temora longicornis
Centropages hamatus
Acartia clausi
Oncaea sp.
Euterpina acutifrons
 Nauplii de Cirripèdes
 Cypris de Cirripèdes
Schistomysis spiritus
Mesopodopsis slabberri
 Larves Cyphonautes
Oikopleura dioica
 Oeufs de Poissons
 Larves de Poissons

La dynamique de populations de trois espèces zooplanctoniques *Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* sera particulièrement étudiée.

De plus, la reproduction des Mysidacées *Schistomysis spiritus* et *Mesopodopsis slabberri* sera approfondie.

3) Le domaine benthique

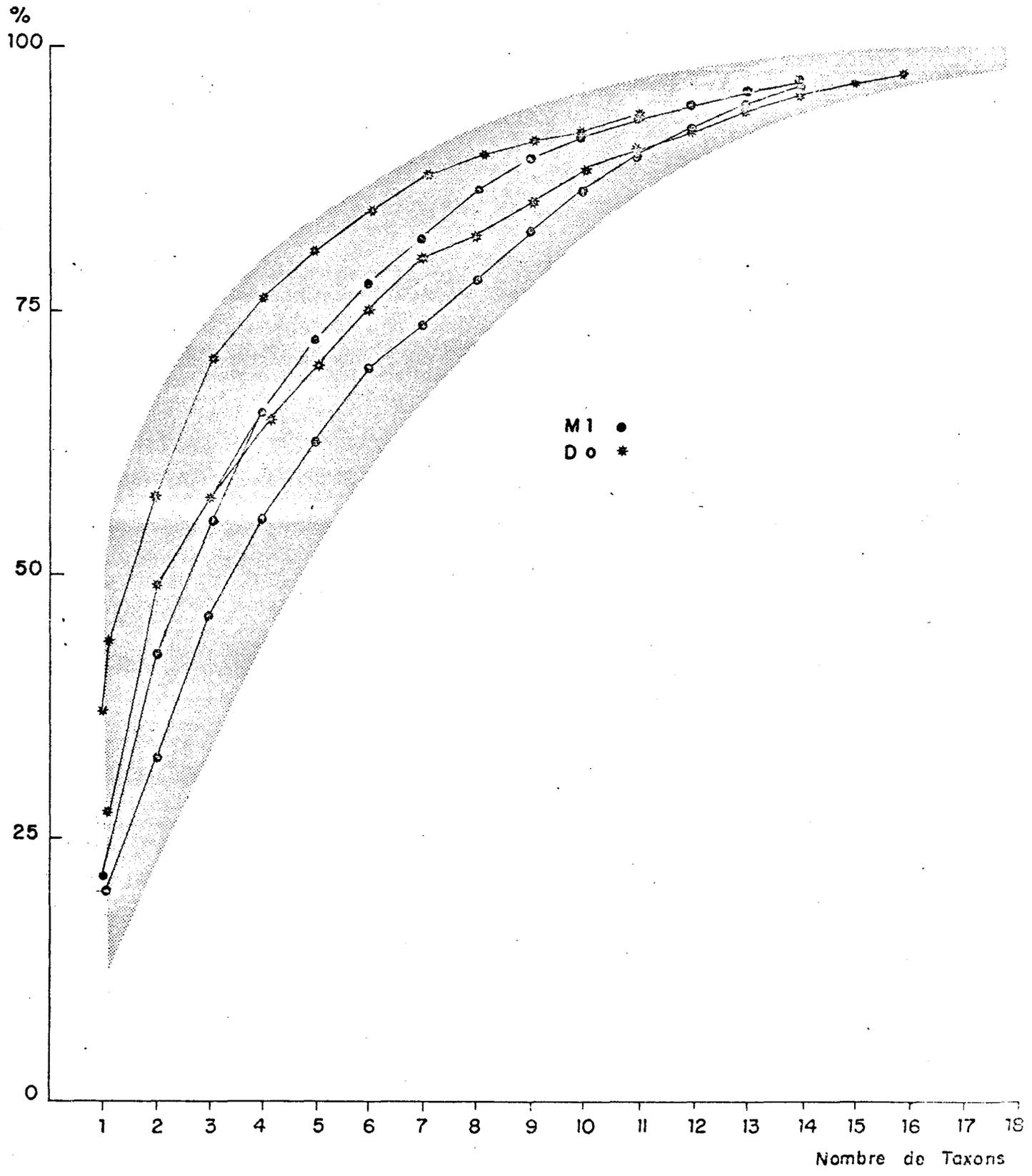
Toutes les espèces répertoriées au cours des deux années d'études seront étudiées et comptées.

Du point de vue dynamique de population, deux espèces seront suivies :

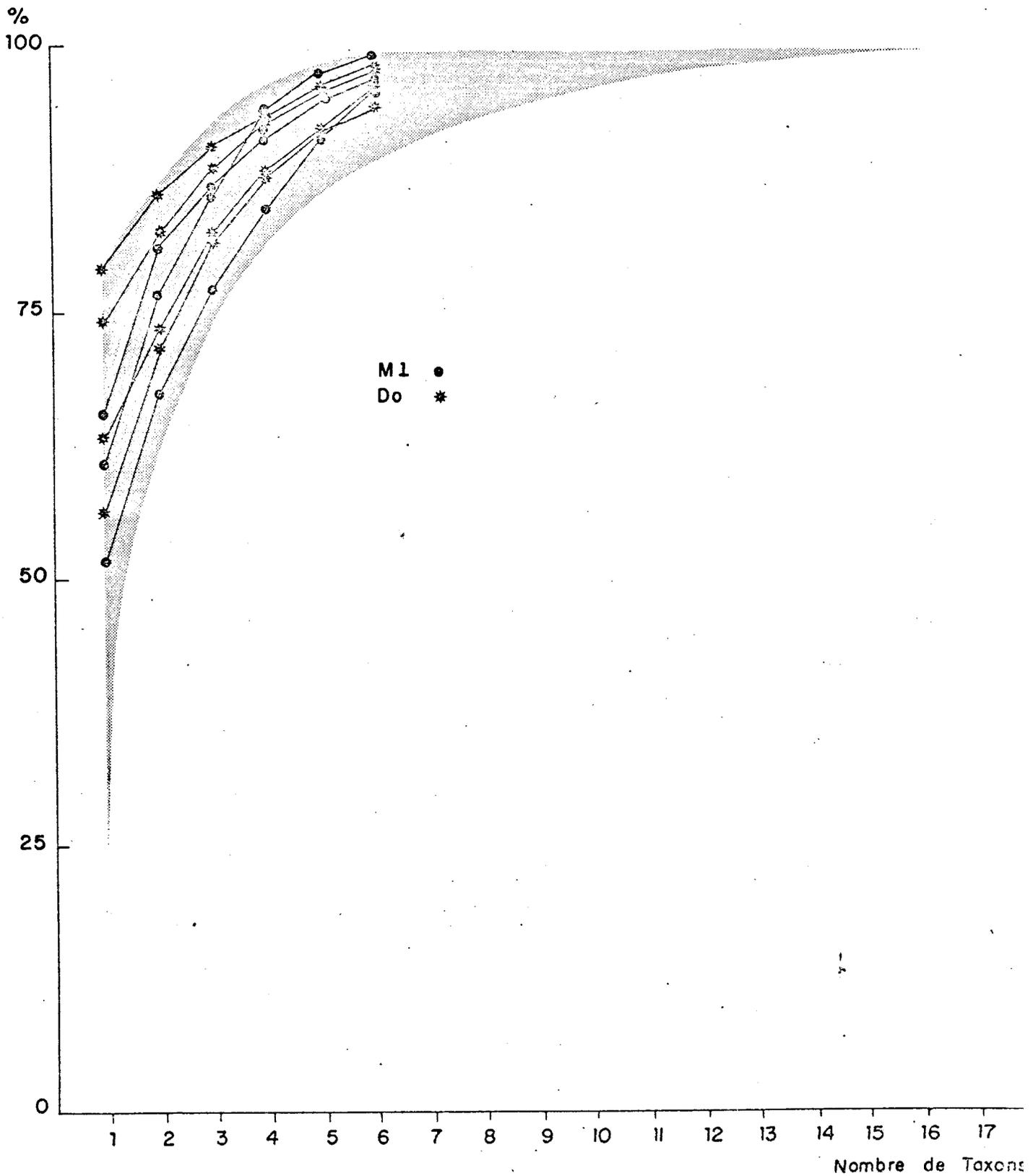
Abra alba

Tellina fabula

VARIATIONS DES POURCENTAGES CUMULES EN FONCTION
DU NOMBRE DE TAXONS



VARIATIONS DES POURCENTAGES CUMULES EN FONCTION DU NOMBRE DE TAXONS



BIBLIOGRAPHIE

- ADLER G. and P. JESPERSEN, 1920.- Variations saisonnières chez quelques copépodes planctoniques marins. Meddr. Komm. Danm. Fiskg. Havunders. Serie Plankton 2 (1) 46p.
- AGUR, 1973.- Pollution des milieux aquatiques, région de Dunkerque, 1ère partie pp. 160.
- ANDERSON - Intertidal activity, breeding and the floating habit of *Hydrobia ulvae* in the Ythan estuary. Jour. mar. Biol. Ass. U.K. 51 : 423-437.
- ANONYME, 1966 - Determination of photosynthetic pigments in sea-water. UNESCO pp.69
- ANONYME, 1968 - Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. Service hydrographique et océanographique de la Marine. Paris, pp. 287, cartes 39.
- ANONYME, 1973 - Tables océanographiques internationales. vol. 2 - National Institute of Oceanography of Great Britain and UNESCO - pp.141.
- ANONYME, 1974-1975.- Annuaire des marées 1976-1977. Tome I. Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, Paris. pp.157.
- ANONYME, 1976.- Bulletin climatologique - Département du Pas-de-Calais. n° 90 à 96 (juin à décembre 1976).
- ANONYME 1976-1977.- Tableau climatologique mensuel, bateau-feu "Sandette", août 1976 à juillet 1977.- Direction de la météorologie nationale.
- ARMSTRONG, 1965.- Silicon - In chemical oceanography pp. 409-432 by RILEY et SKIRROW, Ed. Academic Press.
- ARSTRONG, F.A.J., BUTLER E.I. et BOALCH G.T., 1974.- Hydrographic and nutrient chemistry surveys on the western English Channel during 1965 and 1966. J. mar. Biol. ass. U.K. (1974) 54, pp.895-914.
- ATKINS W.R.G., JENKINS P.G. et WARREN F.J., 1954.- The suspended matter in sea water and its seasonal changes as affecting the visual range of the Secchi disc. J. Mar. Biol. Ass. U.K. (1954) 33, 497-509.
- AURICH, H., 1957. Verbreitung der Medusen und Actinulae von *Ectopleura dumortieri* und *Hybocodon prolifer* in der Südlichen Nordsee. Helgoland Wiss. Meeres, 6 : 207-227.
- BANSE K., FALLS C.P. et HOBSON L.A.T., 1963.- A gravimetric method for determining suspended matter in sea water using Millipore filters. Deep-Sea Research, 1963, vol. 10, pp. 639-642.
- BARNES H. et BARNES M., 1976.- The rate of *Development* of the embryos of *Balanus balanoides* (L.), from a number of European and American populations, and the designation of local races. J. exp. Mar. biol. Ecol. Vol.24, 251-269.
- BARY B. McK., 1963.- Temperature, Salinity and Plankton in the eastern north Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. I : the characterisation and distribution of surface waters. J. Fish. Res. Bd. Canada. 20 (3). pp. 789-826.

- BARY B. Mc K., 1963.- Temperature, Salinity and Plankton in the eastern north atlantic and coastal waters in Britain 1957. II The relationship between species and water bodies. Jour. Fish Res. Bd Canada, 20, p.1031-1047.
- BELEHRADEK J. 1935.- Temperature and living matter protoplasma monograph n° 8. Borntraeger Berlin, 277 p.
- BELEHRADEK (1957).- Physiological aspects of heat and cold. A. Rev. Physiol. : 19, 59-82.
- BENZECRI J.P. et Coll., 1976.- L'analyse des Données. I - La Taxinomie, 631 p. Paris ed. DUNOD
- BERLAND B., BONIN D., MAESTRINI S., 1974.- Etude expérimentale de l'influence des facteurs nutritionnels sur la production du phytoplancton de la Méditerranée. Thèse Univ. Aix-Marseille II. C.N.R.S. A.O. 9401 pp.239 fig. 42.
- BERNARD M. 1963.- Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée. *Euterpina acutifrons* (Claus). Pelagos Bull. Inst. Oceanog. Alger 1 : 35-48.
- BERNER A. 1962.- Feeding and respiration in the copépod *Temora longicornis* (Müller). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 42, 625-640.
- BHATTACHARYA C.G., 1967.- A simple method of resolution o/a distribution into gaussian components. Biometrics 23 : 115-135.
- BINET D. 1977.- Contribution à la connaissance du zooplancton nêritique ivoirien. Ecologie descriptive et dynamique. Doctorat d'état es Sciences naturelles. Univ. P. et M. Curie, Paris 6ème.
- BLANC F., LEVEAU M. et SZEKIELDA K.H., 1969.- Effets eutrophiques au débouché d'un grand fleuve (Grand Rhône). Marine Biology, vol. 3, N° 3, juillet 1969, pp. 233-242.
- BLANC F., LEVEAU M., BONIN M.C. et LAUREC A., 1972.- Ecologie d'un milieu eutrophique : traitement mathématique des données. Marine Biology. vol. 14, n° 2 pp. 120-129.
- BLANC F., CHARDY LAUREC A., REYS J.P., 1976.- Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. Marine Biology 35 : 49-67.
- BODO, F., 1963.- Variations saisonnières du zooplancton de la région de Roscoff. Thèse de 3ème cycle. Univ. Paris, 57 p.
- BONNEFILLE R., LEPETIT J.P., GRAFF M., LEROY J., 1971.- Nouvel Avant-port de DUNKERQUE - Mesures en nature. rapport n° 3 HC 042/05. pp.35, fig. 11, pl. 153; E.D.F. Laboratoire National d'Hydraulique, Chatou.
- BOGORAD, 1962.- Chlorophylls. In physiology and biochemistry of algae. Ed. Lewin, Academic Aress. Lond. et New-York, pp. 385-408.
- BOUCHER J., SAMAIN J.F., 1974.- L'activité amylasique, indice de nutrition du zooplancton Mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. Tethys. 6 (1-2) pp. 179-188.
- BOUGIS P., 1974.- Ecologie du plancton marin. I. Le phytoplancton. Marson & Cie, Paris.
- BOURELLY P., 1966.- Les algues d'eau douce, algues vertes pp.511 pl. 117. Ed. N. Boubée et Cie.

- BOURGADE B., 1976.- Effets de l'échauffement des eaux dû aux rejets de la centrale de Martigues. Ponteau sur les populations phytoplanctoniques locales. Journées de la thermo-écologie. E.D.F.-C.O.B. 15-16 Nov. 1976. pp.97-100.
- BOUTLER J., CABIOCH L., et GRALL J.R., 1974.- Quelques observations sur la pénétration de la lumière dans les eaux marines au voisinage de Roscoff et ses conséquences écologiques. Soc. Phycol. de France, Bull. n° 19, 1974, pp. 129-140.
- BOYD R.J. 1973.- The relation of the plankton to the physical, chemical, and biological features of Strangford lough, co Down. Proceedings of the Royal Irish Academy. vol. 73., Section B, n° 20.
- BROUARDEL J. et RICK E., 1963.- Mesure de la production de matière organique en Méditerranée, dans les parages de Monaco à l'aide du ^{14}C Ann. Inst. Ocean Tome XL. fasc. 2, pp. 109-164.
- BROUARDEL J. JOSEPH M. 1976.- Influence sur la production primaire du passage de l'eau de mer dans une centrale thermique (DUNKERQUE). Etude préliminaire. pp. 16, Rapport E.D.F.
- BRYLINSKI, 1975.- Etude du zooplancton marin de la région de BOULOGNE SUR MER. D.E.A. (Sciences naturelles), Université des Sciences et Techniques de Lille, Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux. pp.70, fig. 20.
- CABIOCH, L., 1968.- Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. Cah. Biol. Mar. 5 (Sup.).
- CABIOCH L., GLACON R., 1975.- Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. C.R. Acad. Sc. 280 : 491-494.
- CARMACK E.C., AAGAARD K., 1977.- A note on volumetric considerations of upwelling in the Benguela current. Est. coast. Mar. Sc., 5.
- CARTER Y.C.H., 1965.- The ecology of the calanoid copepod *Pseudocalanus minutus* Kroyer in Tessiarsak, a coastal meromitic lake of norther Labrador. Limnol. Oceanogr. vol.10 (3) pp.345-353.
- Mc CARTHY J.J., TAYLOR W.R., et LOFTUS M.E., 1974.- Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay Estuary and Problems Associated with the measurement of Nanoplankton Productivity. Marine Biology 24. pp.7-16.
- CASSIE R.M., 1959.- An experimental study of factors inducing aggregation in marine plankton. N. L. J.L. Sci. 2 (3) : 339-365.
- CHASSE C. GLEMAREC M., 1976.- Principes généraux de la classification des fonds pour le cartographie biosédimentaire. J. Rech. Océanogr. 1(3) : 1-18.
- CLAY E., 1960.- *Hydrobia ulvae* Pennant, *H. ventrosa* Montagu and *Potamo pyrquus jenkinsi* Smith, Literature Survey of the Common Fauna of estuaires, 8, 41 p.
- COLEBROOK J.M. JOHN D.E. and BROWN W.W., 1961.- Contributions towards a plankton atlas of the north eastern atlantic and the north sea. Bull. Mar. Ecol. Vol 5 n° 42 pp.90-7.
- COOPER L.H.N., 1933.- Chemical constituents of Biological Importance on the English Channel, November 1930 to January 1932. Part I. Phosphate, silicate, nitrate, nitrite, ammonia. J. Mar. Biol. Ass. vol. 18. pp.677-753.

- COOPER L.H.N., 1938.- Redefinition of the anomaly of the nitrate-phosphate ratio J. Biol. Ass. U.K. vol. XXIII (1) p.179.
- CORNER E.D.S. et DAVIES A.G., 1971.- Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. Adv. mar. Biol. vol. 9, 1971, pp.101-204.
- CRISP D.J., 1963.- Racial difference between North American and European forms of *Balanus balanoides*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. 44 pp.33-45.
- CURL H, 1962.- Standing Crops of carbon, nitrogen, and phosphorus and transfer between trophic levels in continental shelf waters south of New York. Contribution 1276 du Woods Hole Oceanographic Institution.
- CUSHING and TUNGATE, 1963.- Studies on a *calanus* patch I the identification of a *Calanus* patch. J. Marine Biol. Assoc. U.K. 43 : 327-337.
- DAGET J. 1976.- Les modèles mathématiques en écologie. Ed. Masson Paris. 172 p.
- DAJOZ 1974.- Dynamique des populations. Masson et Cie Ed. Paris 1974. 301 p.
- DAVANT P., SALVAT B , 1961.- Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon. I - Le milieu physique. Vie Milieu 12 (3) : 405-471.
- DEEVEY G.B., 1960.- Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern american and western European Waters. Bull. Bingham Oceanogr. coll. Vol.17 pp. 54-86.
- DELESALLE B., 1973.- Etude des eaux côtières - Phytoplancton. Etude écologique du site de Gravelines (centrale E.D.F.). Rapport préliminaire. chp. IV. pp. 78-92. Direction des Etudes et Recherches. EDF Chatou (78). Université de LILLE I - Institut de Biologie Maritime et Régionale Wimereux.
- DEWARUMEZ J.M., 1976 a.- La zone subtidale - "Etude écologique du site de Gravelines". EDF-CNEXO-IBMRW. pp.319.
- DEWARUMEZ J.M., 1976 b.- Etude du macrobenthos subtidal de la région de Gravelines (Nord) - DEA Univers. Sc. Lille I. 164 p.
- DEWARUMEZ J.M., GREGOIRE A., 1973.- Etude écologique du site de Gravelines - Rapport préliminaire : 20-77.
- DEWARUMEZ J.M., SMIGIELSKI F., RICHARD A., 1977.- *Abra alba*, sa localisation en zone littorale de la mer du Nord. Haliotis 7 sous presse.
- DIGBY P.S.B., 1950.- The biology of the small planktonic copepods off Plymouth. J. mar. biol. Ass. U.K., Vol.29 pp.393-438.
- DODGE I.D., HART-JONES B., 1974.- The vertical and seasonal distribution of Dinoflagellates in the North Sea. Botanica Marina, vol. 17, 2, pp.113-117, fig. 4.
- DREBES G., 1974.- Marines phytoplankton - Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Paridineen) pp. 186. photos 142. Fig. 9 Georg. Thieme Verlag - Stuttgart.

- EAGLE R.A., 1973.- Benthic studies in the South East of Liverpool Bay. Ext. Coast. Mar. Sc. 1 : 285-299.
- ELSKENS I, 1971.- Nutrients et paramètres biologiques associés. Annual Report I - Chap. III.1 pp.96-122. Math. mod. Progr. Nat. sur l'envir. phys. et biol. Projet mar. é.t.a.b.é.t.y.p. Liège.
- ELSKENS I, 1972.- Rapport de synthèse. Chimie. Annual report II. Chp. IV. pp.295-323. Mod. math. Progr. nat. sur l'env. phys. et biol. projet mer. é.t.a.b.é.t.y.p. Liège.
- ENG-WILMOT D.L., HITCHCOCK W.S., MARTIN D.F., 1977.- Effect of temperature on the proliferation of *Gymnodinium breve* and *Gomphosphaeria aponina*. Mar. Biol. 41, 71-77, fig. 5.
- FISH J.D., FISH S., 1974.- The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dovey estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 54 : 685-697.
- FOY M.G., HSIAO S.I.C., 1976.- Phytoplankton data from the Beaufort Sea, 1973 to 1975. Fisheries and Marine Service, Technical Report n° 617, Environment Canada. pp.1-43, fig. 1.
- FRONTIER S. 1969.- Methodes d'analyses statistiques applicables à l'écologie du plancton Centre ORSTOM de Nosybé, document n°7, 33 p.
- FRONTIER S. 1971.- Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale -5 : Etude statistique de la micro-dispersion. Doc. Sci. Centre ORSTOM-NOSYBE, N° 24 pp. 55-95.
- FRONTIER S. 1972.- Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. J. exp. mar. biol. ecol. 8 : 121-132.
- FRONTIER S. 1973.- Etude statistique de la dispersion du zooplancton. J. exp. mar. biol. ecol. 12, 229-262.
- FUDGE H., 1977.- The "Red Tides" of Malta Mar. Biol. 39 (4) pp. 381-386. Fig. 5
- GAGE J. TETT P.B., 1973.- The use of log-normal statistics to describe the benthos of Lochs Etive and Creron. J. animal. Ecol. 42 (2) : 373-381.
- GAUDY R., 1972.- Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du golfe de Marseille, 2 étude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. Tethys 4 (1) pp.175-242.
- GENTIL F., 1976.- Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse 3ème cycle Paris VI, 70 p.
- GLACON, 1975.- Faune et flore du littoral du Pas de Calais et de la Manche Orientale. Ed. Inst. Biol. Mar. Wimereux. 46 p.
- GLACON R., 1977 a.- Faune et flore du littoral du Pas de Calais et de la Manche Orientale. Ed. I.B.M.R. Wimereux. 51 p.
- GLACON R., 1977 b.- Etude de la pollution marine dans la frange côtière s'étendant du cap Blanc-Nez à la frontière belge. Contrat SELADU Diffusion restreinte.

- GLEMAREC M., 1964.- Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. Cah. Biol. Mar. 5 (2) : 33-96.
- GRALL J.R., 1972.- Recherches quantitatives sur la production primaire du phytoplancton dans les parages de Roscoff. Thèse de Doct. d'Etat es Sc. Nat. Paris VI. C.N.R.S. A.O. 6556 pp.261.
- GRALL J.R. et JACQUES G., 1964.- Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff I. Cahiers de Biologie Marine. Tome V, 1964. pp. 423-455.
- GRAN H.H. 1902.- Das plankton des Norwegischen nordmeeres. Rep. Norweg. Fish. Invest., 2 (5) : 1-222.
- GRAN H.H., 1908.- Diatomeen - Nordisches plankton - Botanischer teil (Kiel et Liepzig) pp.146.
- GRAN H.H. et ANGST E.C. 1930.- Plankton Diatoms of Puget Sound. Pub. Puget Sound Biol. Sta. Vol. 7 pp. 417-516.
- GUERIN, J.P.- 1970.- Etude expérimentale de l'établissement d'un peuplement de substrat meuble à partir de larves méroplanctoniques. Cah. biol. Mar.XI (2) : 167-186.
- GREGOIRE A., 1976 a.- La zone intertidale in "Etude écologique du site de Gravelines". E.D.F.-CNEXO-IBMRW. pp. 319.
- GREGOIRE A., 1976 b.- Etude de la macrofaune intertidale de la région de Gravelines (Nord). D.E.A. Univ. Sc. Lille I. 111 p.
- GRIFFITH J.C., 1967.- Scientific method in analysis of sediments. éd. Mac Graw-Hill, 510 p.
- GUILLE A., 1970.- Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II - Les communautés de la macrofaune. Vie Milieu : L 1 (1 B) : 149-280.
- GUNDERSEN K., MOUNTAIN C.W., 1973.- Oxygen utilization and pH change in the ocean resulting from biological nitrate formation. Deep Sea Research, vol. 20, 1083-1091, fig. 4.
- HANNERZ, L., 1956.- Larval development of Polychaete families of Spionidae, Diomidae and Poecilochaetidae in Gullmar Fjord. Sweden, Zoologiska Bidrag. Uppsala, Bd 31 : 1-200.
- HAQ S.M., 1972.- Breeding of *Euterpina acutifrons* an harpacticoid copepod with special reference to dimorphic males. Marine biology 15, pp. 221-235.
- HARRIS R.P. and PAFFENHOFER, 1976.- Feeding, growth and Reproduction of the marine planctonic copepod *Temora longicornis*, Müller. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56 pp.675-690.
- HARVEY H.W., 1940.- Nitrogen and phosphorus required for the growth of phytoplankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. XXIV, n° 1, pp. 115-183
- HARVEY H.W., 1950.- On the production of living matter in the sea off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. XXIX (1). pp. 97-137.

- HECQ J.H., 1975.- Bull. Soc. des Sc. de Liège n° 5-6, pp. 477-485.
- HENDEY-N.I., 1964.- An introductory account of the smaller algae of British coastal waters Part V : Bacillariophyceae (Diatoms). Fish. Invest., Lond. Ser. 4 - pp.317 pl.45.
- HENDEY N.I., 1974.- A revised check-list of British Marine Diatoms. J. Mar. Biol. Ass. U.K. (1974) 54 : pp. 277-300.
- HERBLAND A., 1976.- *In situ* utilization of urea in the euphotic zone of the tropical atlantic. J. exp. mar. biol. Ecol. 21, 269-277, fig. 5.
- HOUVENAGHEL G.T., 1975.- Contribution à la connaissance de la distribution des sels nutritifs en Baie de Morlaix, (Finistère, France). Mise en évidence du rôle des algues benthiques. Hydrobiologia. Vol. 47. 1, pp. 13-29, 1975.
- HOUVENAGHEL G., STEYAERT J., VAN BEVEREN C., 1971.- First trophic level. Analysis of photosynthetic pigments and phytoplankton. Modèle mathématique. Rapport de synthèse I. Progr. nat. sur l'environnement phys. et biol. Pollution des eaux. Projet mar. pp. 151-161.
- INAGAKI H., 1967.- Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. Vie Milieu 18 (1) : 153-166.
- JACQUES G., 1968.- Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) II - Cycle des flagellés nanoplanctoniques (juin 1965-juin 1967) Vie Milieu XIX (1-B) 17-33, fig. 4.
- JACQUES G., 1969.- Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). III - Diatomées et Dinoflagellés de juin 1965 à juin 1968. Vie et Milieu XX (1-B) 91 à 126.
- JACQUES G., 1970.- Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) IV- Biomasse et production Vie et Milieu 21 (1-B) pp. 37-102 fig. 12.
- JEFFRIES H.P. 1967.- Saturation of estuarine zooplankton by congeneric associates in G.H. LAUFF. Am. Ass. Adv. Sc. 83 : 500-508.
- JO PODAMO, 1973.- Aspects of dynamic biology in the Southern. Bight of the North Sea and the Sluice Dock at Ostend. Math. mod. Annual Report III. chp.VI.I. Belgian national R.D. Program on the environment. Water sea project. pp. 170.
- KAIN J.M. et FOGG G.E., 1958.- Studies on the growth of marine phytoplankton. I. *Asterionella japonica* Gran. J. Mar. Biol. Ass. U.K. vol. 37. n° 2 pp. 397-413.
- KAIN J.M. et FOGG G.E., 1958.- Studies on the growth of marine phytoplankton. II. *Isochrysis galbana* J. Mar. Biol. Ass. U.K., vol. 37 n° 3, pp. 781-788.
- KAIN et FOGG, 1960.- Studies on the growth of marine phytoplankton. III. *Prorocentrum micans* J. Mar. Biol. Ass. U.K. vol. 39 n° 1, pp.33-50.
- CENCHINGTON R.A., 1970.- An investigation of the detritus in Menai Straits plankton sampler. J. Mar. Biol. Ass. U.K. vol. 50 (2) pp. 489-498.

- KHALANSKI M., 1976.- Influence du fonctionnement d'une centrale thermique sur la production primaire planctonique du port de Dunkerque. Journées de la thermo-écologie, E.D.F.-COB 15-16 Nov. 1976., pp. 101-144, fig. 26.
- KONDRATENKON A.P., 1972.- Duration of life cycle *Hydrobia ulvae* (gastropode) in the chupa-Bay of the White Sea. Zoologicheskii zhurnal 51, 1570-1572.
- KRAMP P.L., 1927.- The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. Dana report n° 46.
- LANGLET J., 1962.- Contribution à l'étude du microplancton (Protistes, Diatomées) dans la région de Boulogne-sur-Mer. D.E.S. (Sciences Naturelles) Faculté des Sciences de LILLE.
- Mc LAREN I.A., 1970.- Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity, of the copepod *Pseudocalanus*. Limnol. Oceanogr. 10 (4) : 528-538.
- Mc LAREN I.A., CORKETT & ZILLIOUX (E.Y.), 1969.- Temperature adaptations of copepod eggs from the arctic to the tropics. Biol. Bull. 137 pp.486-493.
- LE BORGNE R., 1975.- Equivalences entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids secs cendre, carbone, azote et phosphore du Mésozooplancton de l'Atlantique tropical. Cah. ORSTOM. série Oceano. vol XIII, 3, 179-196.
- LEBOUR M.V., 1930.- The planktonic diatoms of northern Seas Ray. Soc. Publ. n° 116, pp. 244 pl. 4.
- LE FEVRE-LEHOERFF G., 1972.- Populations planctoniques d'un estuaire à marée : la rivière de Morlaix, leurs relations avec les conditions hydrologiques. Thèse de spécialité, Univ. Paris 6, 212 p.
- LEMMERMAN E., 1908.- Chlorophyceae. Cocosphaerales. Flagellatoe. Silicoflagellatae. Nordisches plankton. Botanischer teil (Kiel et Liepzig) pp. 40.
- LEPETIT J.P., 1973.- Etude, sur le modèle de l'avant-port, des courants de marée et des qualités nautiques du projet. Nouvel avant-port de Dunkerque Rapport n° 15 C 42/7356. pp. 70, fig. 29. pl. 147. E.D.F. Laboratoire National d'Hydraulique, Chatou.
- LOCK A.R. ; Mc LAREN J.A., 1970.- The effect of varying and constant temperatures on the size of a marine copepod. Limnol. oceanogr. 15 : 638-640.
- LORENZEN C.I., 1967.- Determination of chlorophyll and Pheopigments : Spectrophotometric Equations. Limnology and oceanography, vol. 12 (n° 2) pp.343-346, 1967.
- LOUIS A. et CLARYSSE R., 1971.- Contribution à la connaissance du phytoplancton de l'Atlantique Nord-Est et de la Mer du Nord. Biologisch Jaarboek ; Doodnaea t. 39., pp. 261-337.
- LOUIS A., PETES J., RAMBOER T., VANDERVEKEN L., 1974.- La végétation phytoplanctonique de l'Océan Atlantique N.E. et de la Mer du Nord. pp. 370. Studia Algologica Lovaniensia.
- EL MAGHRABY A.M., 1964.- The developmental stages and occurrence of the copepod *Euterpina acutifrons* : Dana in the marine environment of Alexandria U.A.R. Annals and Magazine of natural history 7 (76) série 13 p.223-233.

- MAGGI P., LASSUS P., ABARNOU A., 1976.- Influence de chocs thermiques sur la croissance d'une Diatomée : *Phaeodactylum tricornerutum* Bohlin. Journées de la thermo-écologie COB-EDF, 15-16 Nov. 1976. pp. 65-88, fig. 15.
- MARGALEF R., 1958.- Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In : Perspectives in marine biology, pp. 323-349. Ed. by A.A. BUZZATI Traverso. Berkeley : University of California Press.
- MARGALEFF R., 1960.- Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplankton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. Mar. Méditerran. 15, pp. 277-281.
- MARGALEF R., 1974.- Ecologia. Ed. Omega Barcelona, pp. 951.
- MARSHALL H.G., 1971.- Composition of phytoplankton off the Southeastern coast of the United States. Bull. Mar. Sc. vol. 21, n° 4, 806-825.
- MARSHALL H.G., 1976.- Phytoplankton distribution along the eastern coast of the U.S.A. I : Phytoplankton composition Marine Biology 38, 81-89.
- MASSUTI M. et MARGALEF R., 1950.- Introduction al estudia del plancton marina. Consejo sup. de Invest. científicas secc. biol. mar. Barcelona pp.182.
- MERTENS J.L., PRUDHON F., 1976.- Pollution du littoral Calais-Gravelines-Dunkerque. Estimation des apports telluriques au milieu marin. IRCHA-SECADU 51 p.
- MINAS M., 1975.- Evolution saisonnière de plusieurs paramètres indicateurs de la biomasse dans les eaux de l'Etang de Berre et leurs relations. Thethys 7 (2-3), pp. 115-130, fig. 6.
- MOMMAERTS J.P., HÖNIG M., 1971.- La transparence de l'eau en Mer du Nord et sa relation avec la matière en suspension. Modèle mathématique. Rapport de synthèse I. Prog. Nat. Envir. Phys. Biol., Poll. eaux, projet mer é.t. a.b.é.t.y.p. Liège pp.214-216, fig. 2.
- MOMMAERTS J.P., 1972.- Le plancton-phytoplankton. Annual Report II. chp. VII.B. Prog. Nat. sur l'envir. phys. et biol. projet mer pp. 342-352.
- MOMMAERTS J.P., 1973.- The relative importance of nanoplankton in the North Sea primary production. Br. Phycol. J. 8, 13-20.
- MOMMAERTS J.P., 1973.- On primary production in the South Bight of the North Sea. Br. phycol. J. 8, 217-231.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1975.- Seasonal variations in length of three copepods in Sarvoric bay (Greece). Bull. Pesca Piscic - Idrobiol. 30 (1).
- MOTODA, 1959.- Devices of sample plankton apparatus. Mem. Fac. Fish Hokkaido Univ. 7 : pp. 73-94.
- MOTOMURA I., 1947.- Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association. Seiri Seitai 1 : 55-60.
- MUSS K., 1973.- Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. Ophelia 12 : 79-116.

- NEUNES H.W. and G.F. PANGOLINI, 1965.- Breeding a pelagic copepod *Euterpina acutifrons* in the laboratory. Nature 208 : 571-573.
- NEVEUX J., FIALA M., JACQUES G., PANOUSSE M. 1975.- Phytoplancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) Vie Milieu, T.25, pp.85-98.
- OCMIAI A., 1957.- Zoogeographical studies on the boleiid fishes found in Japan and its neighbouring region. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 22 : 526-530.
- OMORI, 1969.- Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. Mar. Biol. 3 (1) ; pp.4-10.
- PATRITI G., 1976.- Quelques aspects de l'évolution journalière du plancton dans le milieu portuaire de Marseille. Cah. Biol. mar. 17, n° 2, 139-155.
- PAULSEN O., 1908. Peridinales Nordisches Plankton. Botanischer teil (Kiel et Leipzig) pp.124.
- PETIPA T.S., 1959.- Feeding of the copepod *Acartia clausi* Giesbr. Trudy sebastopol biol. stat. 2 p.72-100.
- PERAGALLO H. et M., 1897-1908.- Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. Atlas. J.M. Tempère. Grez sur Loing (S. et M.) pl. 137.
- PERES J.M., 1961.- Oceanographie biologique et biologie marine I - La vie benthique. P.U.F. 1961. Paris p. 541.
- PERES J.M. et DEVEZE L., 1963.- Oceanographie biologique et biologie marine II. La vie pélagique. PUF. 1963, Paris pp.514.
- PETERSEN J., 1918.- The sea bottom and its production of fish food. Rep. Dan. Biol. Stat. 25: 1-62.
- PICARD J., 1965.- Recherches qualitatives sur les biocenoses marines des substrats meubles draguables de la région marseillaise. Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume 52 (36) : 1-158.
- PRESTON F.W., 1948.- The commonness and rarity of species. Ecology 29 : 254-283.
- RAYMONT J.E.G., 1963.- Plankton and productivity in the oceans Pergamon Press. pp. 660.
- RAZOULS C., 1963.- Etude qualitative et quantitative des copépodes planctoniques côtiers de Roscoff. Thèse de 3ème cycle Fac. Sc. Paris. 63 p.
- RAZOULS C., 1972.- Estimation de la production secondaire (copépodes pélagiques) dans une province néritique méditerranéenne (golfe du Lion). Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles Fac. Sc. Paris 6, 301 p.
- RAZOULS et GUINNESS, 1973.- Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycle biologique et estimation de la production II - Variations dimensionnelles et mesure de croissance. Cahiers Biologie Marine 14, 413-427.

- REID P.C., 1977.- Continuous plankton records : changes in the composition and abundance of the phytoplankton of the North-Eastern Atlantic Ocean and North Sea, 1958-1974. Mar. Biol. 40, 337-339, fig. 2. ROTHSCHILD
- RETIERE C., 1975.- Distribution des peuplements benthiques des fonds meubles du Golfe Normano-breton. C.R. Acad. Sc. 280 : 697-699.
- REYSSAC J., 1973.- Aspect quantitatif du phytoplancton dans la baie du Lévrier (Mauritanie). Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. 3ème série. n° 149. mai-juin 1973. Ecologie générale 5 (cybium, nouvelle série, contribution 112). pp. 101-112.
- REYSSAC J., 1974.- Observations sur le phytoplancton et la production primaire de la région du banc d'Arguin (Mauritanie) en avril et mai 1972. Bull. de l'I.F.A.N., T.36, séri. A, n° 1, pp.51-61, fig. 4.
- RIAUX C., 1977.- Contribution à l'étude de facteurs déterminant l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans l'estuaire de la Pensée (Nord Finistère) Evolution comparée des phénomènes dans l'eau et les sédiments sous-jacents. Thèse de 3ème cycle, Océanographie Biologique, Univ. Pierre et Marie Curie (Paris VI) pp. 166.
- RICHARDS F.A., 1965.- Dissolved gases other than carbon dioxide in : chemical Oceanography 1 - by RILEY et SKIRROW, Academic Press, pp. 197-225, fig.2.
- RICHARDS F.A., THOMPSON T.G., 1952.- The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II - A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. J. Mar. Res. 11, pp. 156-172.
- ROTHSCHILD M., 1941.- Observations on the growth and trematode infection of *Peringia ulvae* (Pennant) 1777 in a pool in the Tamar saltings, Plymouth. Parasitology 33 : 406-415.
- RYCKAERT M., 1976.- Etude écologique du site de Paluel. Milieu pélagique : Paramètres physico-chimiques, phytoplancton, production primaire. CNEOX.-COB/EDF.
- SARKSHAUG E. et MYKLESTAD S., 1973.- Studies on the phytoplankton ecology of the trondheimsfjord. III - Dynamics of phytoplankton blooms in relation to environmental factors, bioassay experiments and parameters for the physiological state of the populations. J. exp. mar. biol. ecol., vol.11 pp. 158-188.
- SALVAT B., 1967.- La macrofaune concinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdacs, Isopodes, et Amphipodes). Ethologie, Bionomie, et cycle biologique. Th. Doct. d'Etat Fac. Sc. Paris 2758.
- SANDERS H.L., 1960.- Benthic studies in Buzzard bay III - the structure of the soft-bottom community. Limnol. Océanogr. 5 (2) : 138-153.
- SANDERS H.L., 1968.- Marine benthic diversity : a comparative study. Amer. Nature 102 : 243-282.
- SANDER Finn. 1976.- Quantitative and qualitative aspects of inshore phytoplankton off Barbados. Canadian Journal of Botany, vol. 54, n° 20, pp.2306-2314.
- SAUNDERS R.P. et GLENN D.A., 1969.- Diatoms. Memoirs of the Hourglass cruises ; vol. I. part III. Marine Research Laboratory ; Depart. of Nat. Res. Florida.

- SHANNON, WEAVER, 1948.- The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Press, Illinois : 117-127.
- SHANNON C.E., 1948.- A mathematical theory of communication. Bull. Syst. Techn. J. 27 : 379-423.
- SMIGIELSKI F., 1976.- Etude des peuplements benthiques en relation avec les teneurs en métaux des sédiments au large de Calais. D.E.A. Univ. Sc. Lille I, 95. p.
- SOURNIA A., 1968.- Quelques nouvelles données sur le phytoplancton marin et la production primaire à Tulear (Madagascar). Hydrobiologia. vol. 31. fasc. 3-4. pp. 545-560.
- SOUTHWARD, A.J., 1962.- The distribution of some plankton animals in the English Channel and approaches. J. Mar. Biol. Ass. U.K. vol. 41 et 42.
- STEINDINGER K.A. et WILLIAMS J., 1970.- Dinoflagellates. Memoirs of the Hourglass cruises. Marine Research Laboratory. Depart. of Nat. Ress. Florida. vol. II. pp. 206. pl. 45.
- STEYAERT-PLANCKE J. et LANCELOT-VAN BEVEREN C., 1973.- Study of photosynthetic pigments, particulate organic matter and phytoplankton within the area delimited by the mathematical model. North Sea. Math. mod. Annual Report III chp. VII.I. Belgian national R.D. program on the environment, water sea project. pp.46.
- STRICKLAND J.D.H., 1965.- Production of organic matter in the primary stages of the marine food web. pp.477-610. in : RILEY J.P. and SKIRROW G. eds., chemical oceanography, vol. 1, Academic Press. New York, pp. 712.
- SYKES I.B. et BONEY A.D., 1970.- Seasonal variations in inorganic phytoplankton nutrients in the inshore waters of Cardigan Bay. J. Mar. Biol. Ass. U.K. vol. 50 (3). pp. 819-828.
- TAGUCHI S., 1976.- Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. Journal of phycology. vol. 12, n° 2, pp. 185-189. fig. 1.
- TETT P.B., 1973.- The use of log-normal statistics to describe phytoplankton populations from the Firth of Lorne area. J. exp. mar. Biol. Ecol. 11 (2) 121-136.
- THEISEN B.F., 1973.- The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thale district, Greenland. Ophelia 12 : 59-77.
- THORSON G., 1946.- Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Ø resume). Medd. fra Kom. for Dun. Fish og Hav. 1 : 1-523.
- TRAVERS M., 1972.- Le microplancton du Golfe de Marseille : matériel et méthodes générales d'étude. TETHYS 4 (2) 1972 pp. 313-338. (station Marine d'Endoume, 13007 Marseille. France).
- TRAVERS M., 1972.- Le microplancton du golfe de Marseille : méthodes d'études microscopique des organismes. TETHYS 4 (3) 1972 pp. 535-558.
- TRAVERS M., 1973.- Le microplancton du golfe de Marseille : variations de la composition systématique de la densité des populations. TETHYS 5 (9) 1973 pp. 31-53.

- TRAVERS A. et TRAVERS M., 1972.- Données sur quelques facteurs de l'écologie du plancton dans la région de Marseille : 2 La température, les précipitations, la stabilité et la circulation des eaux. TETHYS 4 (3) 1972, pp. 515-534.
- TRAVERS A. et TRAVERS M., 1973.- Données sur quelques facteurs de l'écologie du plancton dans la région de Marseille 3, la lumière. TETHYS 5 (1), 1973. pp. 7-30.
- TREGUER P. et LE CORRE P., 1974.- Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur II, technicon R). Labor. Ocean. chim. univ. Bret. Occ. Brest. pp. 59.
- UNESCO, 1968.- zooplankton sampling.
- UNITE LITTORAL, Etudes écologiques d'avant-projet côte Manche-Atlantique.
- VAN DER WERFF A., HULS H., 1976.- Diatomecënflora van Nederland. Otto Koeltz Science Publishers, pp.
- VAN HEURCK H., 1896.- A treatise on the Diatomaceae. W. Wesley and Son. London, pp. 558, pl.35.
- WARWICK R.M., DAVIES J.R., 1977.- The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. Est. Coast. Mar. Sc. 5 : 267-288.
- WIEBE P.H., 1972.- A field investigation of the relation ship between lenght of tow size of net and sampling error. J. Cons. Intern. Explor. mer. 34, n° 2 : 268-275.
- WIEBE P.H., and HOLLAND W.R., 1968.- Plankton patchiness : effects on repeated net tows. Limnol. Oceanogr. 13, 315-321.

