

30340

F400-BOU-D

THESE de DOCTORAT D'ETAT  
ès Sciences Naturelles

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI

par JEAN BOUCHER

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences

DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA  
REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS  
DE COPEPODES  
DES ZONES DE RESURGENCES COTIERES  
NORD-EST ATLANTIQUES  
ET DU FRONT LIGURO-PROVENCAL.

VOLUME II ANNEXES

soutenue le 22 Juin 1987 devant le jury composé de :

Messieurs P. BOUGIS  
L. LAUBIER  
H.J. MINAS  
P. NIVAL  
A. TOULMOND  
J.P. TROADEC

IFREMER Bibliothèque de BREST



OEL10826

THESE de DOCTORAT D'ETAT  
ès Sciences Naturelles

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI

par JEAN BOUCHER

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences

DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA  
REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS  
DE COPEPODES  
DES ZONES DE RESURGENCES COTIERES  
NORD-EST ATLANTIQUES  
ET DU FRONT LIGURO-PROVENCAL.

VOLUME II ANNEXES

soutenue le 22 Juin 1987 devant le jury composé de :

Messieurs P. BOUGIS  
L. LAUBIER  
H.J. MINAS  
P. NIVAL  
A. TOULMOND  
J.P. TROADEC

## S O M M A I R E

<b>Annexes</b>	<b>Pages</b>
n° 1 : 1985, Caractéristiques Physiques et Biologiques du golfe de Gascogne, Domaine Pélagique.	5
n° 2 : 1974, L'Activité Amylasique Indice de la Nutrition du Zooplancton ; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling.	25
n° 3 : 1975, Etude de la Nutrition du Zooplancton en Zone d'Upwelling par la Mesure des Activités Enzymatiques Digestives.	35
n° 4 : 1975, Etude de la Nutrition, du Régime et du Rythme Alimentaire du Zooplancton dans les Conditions Naturelles, par la Mesure des Activités Enzymatiques Digestives.	49
n° 5 : 1983, Relation Between Respiration, Excretion (Ammoniac and Inorganic phosphorus) and Activity of Amylase and Trypsin in Different Species of Pelagic Copepods from an Indian Ocean Equatorial Area.	77
n° 6 : 1982, Peuplement de Copépodes des Upwellings côtiers Nord-Ouest Africains. I. Composition faunistique et structure démographique.	87
n° 7 : 1982, Peuplement de Copépodes des Upwellings côtiers Nord-Ouest Africains. II. Maintien de la localisation spatiale.	103
n° 8 : 1987, Daily and Seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front.	113

- n° 9 : 1987, Anisotropie des populations zooplanctoniques dans la zone frontale de Mer Ligure. 197
- n° 10 : 1984, Segmentation Automatique des Images, Application à l'extraction des primitives des formes planctoniques. 245
- n° 11 : 1985, Extraction Automatique de Paramètres descriptifs par l'analyse d'image, Application à la Biologie Marine (Zooplancton). 261

Annexe n° 1 : 1985, Caractéristiques Physiques et Biologiques du golfe de  
Gascogne, Domaine Pélagique.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

## 2.

## CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES

J. BOUCHER (\*)

RÉSUMÉ. — Les principales caractéristiques hydrologiques et biologiques des eaux du golfe de Gascogne sont résumées. Les eaux entre 100 et 800 m appartiennent à l'Eau Centrale Nord Atlantique ; entre 800 et 1 500 m, l'Eau Méditerranéenne s'étend vers le N depuis Gibraltar ; de 1 500 à 3 000 m, l'Eau Profonde Atlantique Nord-Est a pour origine le flux de la mer de Norvège. Au-delà de 4 000 m, l'Eau Antarctique apparaît et peut représenter jusqu'à 20 %. L'eau superficielle se place sur le diagramme T-S de l'ECNA. On peut y distinguer trois régions distinctes, Nord, Centre et Sud. La circulation générale dans le Golfe est distincte du courant général nord-atlantique, et les courants sont très lents. Des tourbillons de moyenne échelle (50 à 100 km de diamètre) affectent toute la tranche d'eau. Les peuplements pélagiques comprennent quelque 300 espèces, provenant de provinces biogéographiques différentes. Les groupes zoologiques sont brièvement présentés. La biomasse phytoplanctonique est importante à proximité des talus continentaux N. et S., avec des valeurs moyennes de 24 mg.m<sup>-2</sup> de chlorophylle en automne, 9,7 en juillet et un maximum de 52,8 mg.m<sup>-2</sup> au printemps. La production primaire printanière a été estimée à 0,87 g C.m<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup>. Les biomasses zooplanctoniques (poids sec) varient de 0,5 à 1 g.m<sup>-2</sup> pour la partie océanique contre 3 à 5 g.m<sup>-2</sup> sur le talus continental, avec des maxima dans les zones frontales en septembre de 10 g.m<sup>-2</sup>. La comparaison des valeurs de production primaire et de biomasse zooplanctonique montre un excédent de production primaire de 0,5 % de la production. C'est donc surtout par l'intermédiaire des fèces du plancton que l'écosystème abyssal est alimenté.

ABSTRACT. — The main hydrological and biological characteristics of the water masses of the Bay of Biscay are summarized. The waters between 100 and 800 m depth belong to the North Atlantic Central Water ; from 800 to 1 500 m, Mediterranean water extends northward from Gibraltar ; from 1 500 to 3 000 m, the North East Atlantic Deep water originates from the Norwegian Sea. Below 4 000 m, Antarctic water appears and can contribute up to 20 %. The superficial water takes place on the NACW T-S diagram. Three different regions can be recognized : North, Center and South. General circulation in the Bay is disconnected from the main North Atlantic current, and the velocities are very low. Mesoscale eddies (50 to 100 km in diameter) occur within the whole water column. The pelagic communities comprise some 300 species, coming from different biogeographic provinces. The phytoplankton biomass is important near the continental edges north and south with average chlorophyll values of 24 mg.m<sup>-2</sup> in autumn, 9.7 in July and 52.8 mg.m<sup>-2</sup> in spring. The spring primary production has been evaluated to 0.87 g C.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup>. Zooplankton biomasses (dry weight) vary from 0.5 to 1 g.m<sup>-2</sup> in the oceanic area to 3 to 5 g.m<sup>-2</sup> on the continental shelf, with maximums up to 10 g.m<sup>-2</sup> in September in frontal areas. Comparison of primary production and zooplankton biomass data indicate an excess of primary production of 0.5 %. Therefore, the abyssal ecosystem should be mainly fueled through plankton feces.

(\*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex France  
Contribution IFREMER 10.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

Golfe de Gascogne, masses d'eau, circulation, tourbillon, phytoplancton, zooplancton, production.

*Biscay bay, water mass circulation, eddy, phytoplankton, zooplankton, production.*

## INTRODUCTION

Géographiquement le golfe de Gascogne se présente comme une entité bien individualisée. Il se rattache de manière générale à l'Atlantique N.-E. Toutefois sa position et la morphologie de ses côtes vis-à-vis de la circulation générale l'en mettent quelque peu à l'écart. Le Golfe est surtout un point de convergence d'influences néritiques et océaniques multiples. La diversité des conditions physiques et écologiques que l'on y rencontre localement dans le domaine pélagique, conduit à le différencier en sous-systèmes ayant leurs caractéristiques et leurs dynamiques propres. Au plan physique, les régions se différencient par des structures hydrologiques déterminées, par le relief des fonds, par les interactions air-mer et la marée. Au plan faunistique, c'est une zone de mélange de la faune tempérée classique avec des groupes d'affinité boréale, subtropicale et tropicale.

Traiter des caractéristiques du domaine pélagique dans ce volume consacré au benthos abyssal se justifie par le souci d'établir une description des conditions de l'environnement aussi exhaustive que possible. Les interactions entre ces deux domaines pélagique et benthique existent, bien que leur connaissance soit encore balbutiante. Elles sont au moins de deux ordres. Une part des organismes benthiques bathyaux et abyssaux ont une phase planctonique de développement, certaines véligères de Gastéropodes par exemple (BOUCHET, 1976 ; BOUCHET et WAREN, 1979 ; BOUCHET et FONTÈS, 1981). Ceci introduit de nouveaux facteurs explicatifs de la nature des peuplements abyssaux et de leur répartition. Enfin et surtout, le milieu abyssal dépend, pour l'apport d'énergie, des flux de matière organique qui sédimentent à partir des couches supérieures pour lesquelles le plancton est le principal producteur. On s'attachera à faire le point des connaissances sur le domaine pélagique, à inventorier son hétérogénéité et ses fluctuations spatiales et temporelles, afin de faciliter l'étude de ces interactions.

### 1. CARACTÉRISTIQUES HYDROLOGIQUES

#### 1.1. ORIGINE DES EAUX DU GOLFE DE GASCOGNE

D'un point de vue hydrologique, les eaux du golfe de Gascogne se rattachent à l'Atlantique N. Pour la tranche superficielle de 100 à 800 m environ, l'Eau Centrale Nord Atlantique (ECNA) a des caractéristiques physiques bien individualisées (HELLAND-HANSEN et NANSEN, 1926 ; ISELIN, 1936 ; SVERDRUP *et al.*, 1942) qui se traduisent par un diagramme T-S linéaire de  $T = 8^{\circ} \text{C}$  et  $S = 35,10\text{‰}$  à  $T = 19^{\circ}$  et  $S = 36,70\text{‰}$ . Cette eau prend naissance dans la région des Sargasses-Bermudes. Mélange et devenir

## DOMAINE PÉLAGIQUE

de cette eau au cours du transport dans l'Atlantique N. posent encore des problèmes (WORTHINGTON, 1976). Suivant ISELIN (1936) puis SVERDRUP *et al.*, (1942), la coïncidence des variations de température et salinité suivant la verticale et suivant une coupe N. S. dans l'Atlantique N. traduirait l'altération progressive de ces eaux et des plongées suivant les isopycnes.

Au niveau intermédiaire de 800 à 1 500 m, l'eau méditerranéenne qui sort de Gibraltar marque son influence de façon très nette. De 1 500 à 3 000 m, l'Eau Profonde Atlantique N.-E. (EPANE) est formée principalement du flux de la mer de Norvège qui pénètre vers le S. par le détroit du Danemark et le seuil Islande-Ecosse, ainsi que de l'eau de mer du Labrador qui pénètre dans le bassin E. à travers la dorsale médio-atlantique (fig. 1). L'eau de fond au-delà de 4 000 m comporte une composante d'eau antarctique, jusqu'à 20 %.

### 1.2. CARACTÉRISTIQUE DES EAUX DU GOLFE DE GASCogne

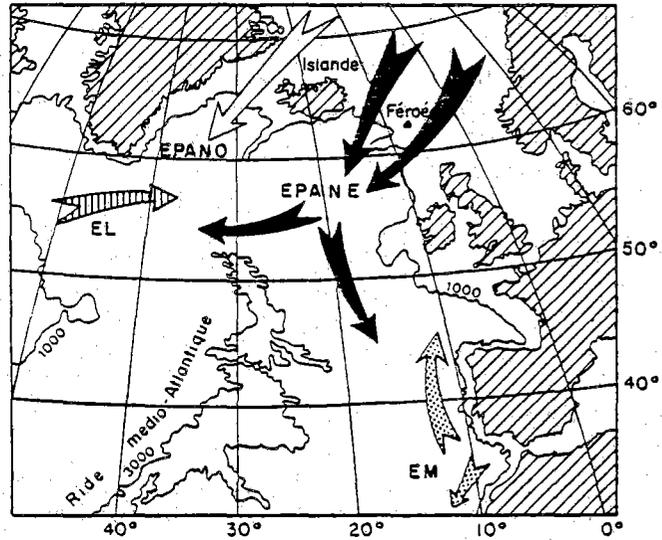
Aux niveaux intermédiaire et profond, l'influence de l'eau méditerranéenne et de l'eau du Labrador se traduit par des anomalies notables sur les diagrammes T-S.

Le flux d'eau méditerranéenne et les perturbations associées ont fait l'objet de nombreuses études (MADELAIN, 1967 et 1972 ; COSTE, 1969). Son influence s'atténue du S. vers le N. Deux maximums de salinité observés à des profondeurs différentes dans le Golfe sont dus à différentes conditions de mélanges avec l'ECNA à la sortie de Gibraltar (HOWE *et al.*, 1974 ; ZENK, 1975a et b). Dans le Golfe, ce mélange se situe à un niveau moyen de 600 à 800 m, son influence se fait sentir jusqu'à 1 500 m. La circulation générale de cette veine d'eau méditerranéenne porte au N., bien qu'une circulation anticyclonique à l'W. et cyclonique au S.E. soit observée (LE FLOCH, 1969).

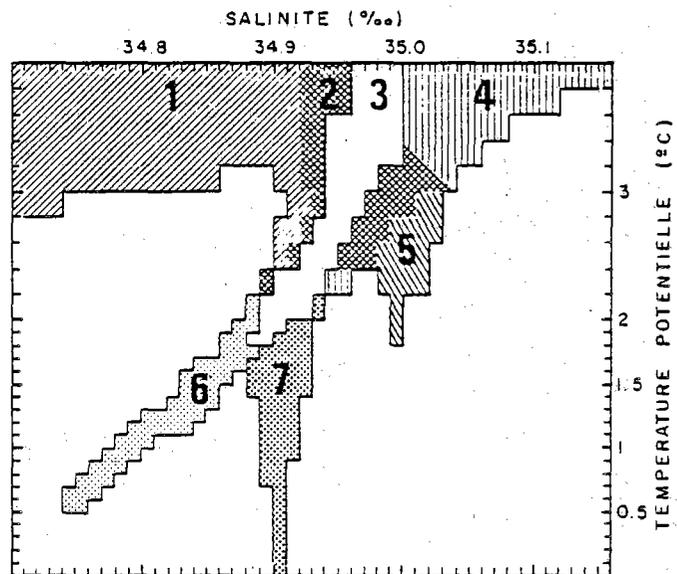
L'eau du Labrador présente également deux couches dans le Golfe, l'une vers 600 m assez diluée, l'autre plus importante à 1 500 m.

L'eau superficielle du golfe se place sur le diagramme T-S de l'ECNA. C'est une masse d'eau assez homogène par rapport au reste de l'océan ( $T = 10,50$  à  $12,00$  °C et  $S = 35,45$  à  $35,75$ ‰). Cette eau présente une variation géographique marquée dans le Golfe. On doit ainsi distinguer (BARY, 1963) une eau centrale sud (ECS) dans la partie sud du Golfe à température ( $11,50$  à  $12,00$  °C) et salinité ( $35,65$  à  $35,75$ ‰) plus fortes que l'eau centrale N. (ECN) ( $T = 10,50$  à  $11,00$  °C ;  $S = 35,45$  à  $35,65$ ‰). TREGUER *et al.*, (1979) séparent également ces deux régions par les concentrations en sels nutritifs plus élevées pour l'ECN (nitrates  $9$  à  $10$   $\mu\text{atg.l}^{-1}$  ; phosphates  $0,55$  à  $0,65$   $\mu\text{atg.l}^{-1}$  et silicates  $4$  à  $5$   $\mu\text{atg.l}^{-1}$ ). Le centre du Golfe est occupé par une masse d'eau dite du Golfe (G) limitée à l'E. par le talus continental. Caractéristiques physiques et chimiques suggèrent que cette eau de transition entre l'ECN et l'ECS résulte principalement de leur mélange suivant les processus de « capsizing » et « cascading » (COOPER, 1949 ; COOPER, 1952) à proximité du talus ainsi que des mélanges verticaux actifs. Les structures dynamiques correspondantes sont décrites au paragraphe suivant. Rappelons ici que, pour les régions néritiques, les caractéristiques de la mer Celtique (COOPER, 1967a et b) et des plateaux continentaux bretons et vendéens (VINCENT et KURC, 1969 ; VINCENT, 1973) sont bien établies.

## DOMAINE PÉLAGIQUE



EPANE : EAU PROFONDE ATLANTIQUE NORD - EST  
 EPANO : EAU PROFONDE ATLANTIQUE NORD - OUEST  
 EL : EAU DU LABRADOR  
 EM : EAU MEDITERRANEENNE



1 : EAU MER DU LABRADOR  
 2 : EAU LABRADOR ET ATLANTIQUE SUD  
 3 : EAU PROFONDE ATLANTIQUE NORD  
 4 : EAU MEDITERRANEENNE  
 5 : FLUX ISLANDE - ECOSSE  
 6 : EAU DE FOND ANTARCTIQUE  
 7 : FLUX DU DETROIT DU DANEMARK

Fig. 1. — Schéma de l'origine géographique des principales masses d'eau (A) et leurs caractéristiques physiques d'après WORTHINGTON (1976) pour l'Atlantique nord-est (B).

## DOMAINE PÉLAGIQUE

## 1.3. STRUCTURES DYNAMIQUES A L'ÉCHELLE DU GOLFE

Les structures dynamiques du Golfe, principalement liées au talus continental sont révélées par leur signature thermique sur les images satellites prises dans l'infrarouge. Les périodes d'apparition et d'activité sont saisonnières, aussi pour une date donnée des structures moins actives sont plus difficilement décelables. Une image du mois d'août 1981 (TIROS N, fig. 2) permet de résumer la plupart de ces différentes structures.

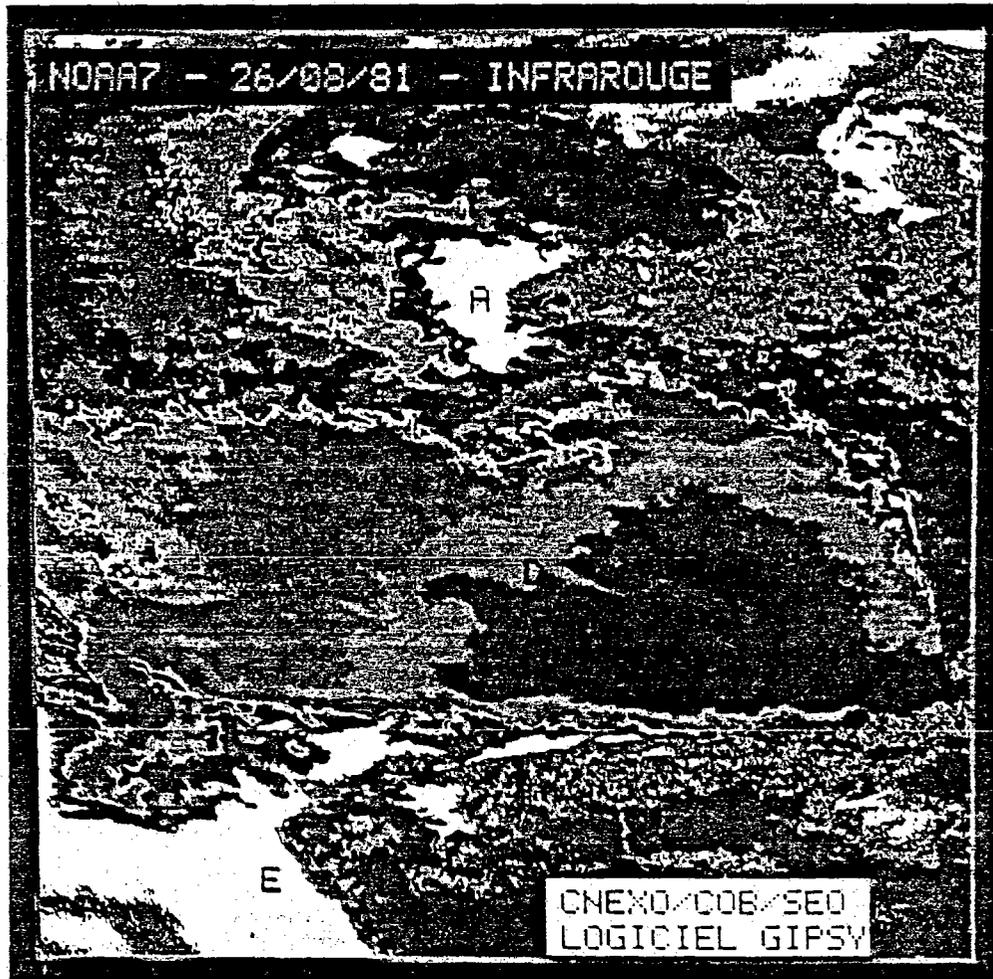


Fig. 2. — Image satellite infra-rouge des structures thermiques dans le golfe de Gascogne et le Proche-Atlantique. Les températures froides (blanc-bleu) et chaudes (rouge et au-delà) permettent de dissocier la zone des fronts d'Iroise (A et B), la région du plateau continental (C), les eaux chaudes du Golfe (D), la résurgence de Galice (E). Satellite TIROS N du 26.08.81.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

Il faut distinguer : une tache d'eau froide, couleurs très claires, à l'W. de la Bretagne (A) séparée des eaux plus chaudes voisines par des zones frontales d'Iroise (B) et d'Ouessant, la résurgence du talus continental breton (C), les eaux chaudes du Golfe (D), l'upwelling côtier de Galice (E.)

Les fronts de l'Iroise font actuellement l'objet d'une étude détaillée par les laboratoires anglais de l'IMER (Plymouth) et par le Laboratoire d'Océanographie Physique de l'UBO. La formation de la zone frontale sur le plateau continental de cette mer à marée dépend de processus unidimensionnels tels que les échanges à l'interface air-mer et le frottement des courants de marée sur le fond (MARIETTE et LE CANN, 1983). La résurgence du talus continental breton (zone C, limite des couleurs bleue à vert) est un phénomène périodique, donc difficilement décelable au cours de campagnes océanographiques classiques, mais souligné par ses conséquences biologiques (LE CORRE et TREGUER, 1976 ; LE FEVRE, 1980). MAZÉ (1980) interprète son apparition comme résultant d'ondes internes engendrées par l'onde de marée.

A la limite sud du Golfe, l'upwelling de Galice est un phénomène classique non analysé plus avant ici, dont les travaux de MANRIQUEZ *et al.*, (1976), FRAGA (1976), FRANCO *et al.*, (1978) établissent les caractéristiques physiques.

### 1.4. CIRCULATION ET TOURBILLON

La circulation générale dans le golfe de Gascogne est déconnectée du courant général nord-atlantique. Elle ne présente pas de modèle caractéristique et les vitesses moyennes seraient très faibles de l'ordre du  $\text{cm.s}^{-1}$ . Ces traits généraux sont confortés par une compilation des données hydrologiques recueillies ces trente dernières années pour l'Atlantique N.-E. (MAILLARD, 1983). L'absence de gradients de densité notables pour le Golfe, correspond à des courants potentiels de très faible vitesse. Ces résultats, ainsi que les calculs géostrophiques de SAUNDERS (1982), indiquent l'existence pour les 850 premiers mètres, d'un flux d'W. se divisant vers 45°N. au niveau de la dorsale médio-atlantique en deux branches portant l'une au N. et l'autre au S., qui évitent ainsi le Golfe. Plus profondément jusqu'à 1 200 m le courant très lent, inférieur à  $0,5 \text{ cm.s}^{-1}$  dérive au N. tandis que de 1 200 à 3 500 m il s'écoule au S. Une analyse plus détaillée de la circulation profonde et des travaux dans la région du plateau de Mériadzek est réalisée par VANGRIESHEIM [3]. Dans la tranche très superficielle, à cause de ces courants très faibles, la circulation dépend essentiellement des courants induits par le vent.

Enfin, on observe, dans le Golfe et le Proche-Atlantique, des tourbillons cycloniques et anticycloniques signalés à plusieurs reprises pour différentes régions de la plaine abyssale (HOWE et TAIT, 1967 ; BRUNDAGE et DAHME, 1969 ; ROSSOV, 1972). L'expérience de bouées dérivantes, conduite de 1976 à 1977 (MADELAIN et KERUT, 1978), met en évidence cette activité tourbillonnaire à moyenne échelle entre 45 et 47°N, 13 et 17°W. Des images infrarouges du satellite TIROS N AVHRR révèlent de nombreux tourbillons similaires pour l'ensemble du Golfe (DICKSON et HUGHES, 1981). Ces structures dynamiques ont un diamètre de 50 à 100 km et affectent toute la tranche d'eau de la surface à 4 000 m de fond. Leur

## DOMAINE PÉLAGIQUE

origine n'est pas éclaircie mais des travaux récents (le groupe « Tourbillon », 1983) établissent leurs natures et caractéristiques. Remarquons que ces tourbillons ne modifient pas les caractéristiques des masses d'eaux définies précédemment bien qu'ils influent sur leur distribution et aient probablement un rôle également dans les mélanges.

De manière globale, les structures décrites ont une influence certaine sur les processus biologiques de production. Influence directe par isolement et concentration des peuplements planctoniques (tourbillons, convergences), indirecte par la modification des structures verticales (dômes; upwelling) dont les conséquences sont un enrichissement de la couche superficielle en nutriments et l'activation de la production. Ces caractéristiques font l'objet du paragraphe 2.2 (infra).

## 2. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DU DOMAINE PÉLAGIQUE

### 2.1. GÉNÉRALITÉS FAUNISTIQUES - COMPOSITION

Les premiers travaux sur le golfe de Gascogne résultent des campagnes océanographiques « historiques » du Prince ALBERT de MONACO (1885-1915) du H.M.S. « RESEARCH » (1900), du THOR (1905-1910), du « DANA II » (1928-1930). Ces observations, bien que ponctuelles, établissent déjà un inventaire faunistique qui met en relief la richesse et la diversité de la faune pélagique. A partir de 1950, les recherches ont été menées par groupe zoologique de manière plus quantitative. Elles définissent l'abondance des individus, leurs variations saisonnières et associent comparaisons biogéographiques et détermination des préférendums de conditions d'environnement particulièrement hydrologique. Une analyse bibliographique très complète (180 références) des connaissances acquises jusqu'en 1975 sur la faune du Golfe a été réalisée par THIRIOT (1976). Ce travail identifie environ 300 espèces et résume les résultats écologiques acquis pour chacune d'entre elles. Cet auteur conclut ainsi que le golfe de Gascogne n'apparaît pas comme une entité, mais plutôt comme une zone de transition et de mélange de faunes d'origines diverses. Limite de l'extension des eaux chaudes de la région méditerranéo-atlantique et des eaux boréales, des espèces d'origine tropicale et subtropicale ainsi que des espèces boréales se surajoutent, dans le Golfe, à la faune tempérée.

L'analyse des principaux groupes zoologiques caractéristiques par leur abondance et leurs préférendums écologiques, illustre ces conclusions. Les siphonophores, très abondants en hiver et au printemps dans la partie océanique et méridionale du Golfe s'étendent à la côte avec la pénétration des eaux chaudes en été. Les espèces dominantes sont *Chelophyes appendiculata*, *Muggiaea kochi* et *M. atlantica*, *Lensia conoidea* et *Eudoxoides spiralis* (BIGELOW et SEARS, 1937; PATRITI, 1965a et b, 1966; BEAUDOIN, 1971).

Les méduses, représentées par une vingtaine d'espèces, sont néritiques et printanières. Elles appartiennent aux faunes arctiques et tropicales qui se mélangent dans le Golfe (KRAMP, 1959). Une analyse plus détaillée de ce groupe à partir des spécimens récoltés au cours des campagnes BIOGAS

## DOMAINE PÉLAGIQUE

figure dans ce volume (J. GOY) [46]. Ptéropodes et hétéropodes sont pour la plupart des formes d'eaux chaudes qui atteignent dans le Golfe la limite septentrionale de leur extension géographique (TESCH, 1946, 1949 et 1950).

Parmi les différents groupes planctoniques du Golfe, une grande attention a été accordée aux chétognathes en raison de la valeur d'indicateurs de masse d'eaux qui leur est attribuée. Ainsi *Sagitta setosa* est associée aux eaux continentales peu salées, *S. serratodentata* et *S. tasmanica* sont caractéristiques des eaux atlantiques plus chaudes et plus salées tandis que *S. elegans* est associée aux eaux de mélange (BAINBRIDGE, 1963 ; REYSSAC, 1963 ; BEAUDOIN, 1971).

Les Thaliacés sont particulièrement abondants dans le Golfe. Pour les Salpes les espèces dominantes, *Thalia democratica* et *Salpa fusiformis* présentent de grandes fluctuations ; pour les Doliolés, *Doliolitta gegenbauri* domine dans la partie nord du Golfe au printemps et *Doliolum nationalis* dans le reste du Golfe. Les déplacements saisonniers de ces groupes sont liés aux flux atlantiques.

L'inventaire faunistique des Copépodes, établi depuis très longtemps, repose sur les travaux de FARRAN (1926), SARS (1925) et ROSE (1933). Pour ce groupe également deux espèces voisines *Calanus helgolandicus* et *C. finmarchicus* d'origine distincte méridionale pour la première, septentrionale pour la seconde, coexistent dans le Golfe. Ce groupe des Copépodes présente, de manière plus ample que les autres, une superposition de fluctuations d'abondances liées aux cycles saisonniers et aux variations spatiales. LAKKIS (1967) distingue trois régions géographiques caractéristiques, le S.-W. de la Manche, la mer Celtique et la région du cap Finistère. Le talus continental français apparaît comme une zone frontière entre les espèces océaniques et néritiques. Pour cette région étudiée au sens large, le cycle annuel est marqué par une période d'extrême abondance (mai-juin) suivie d'une deuxième poussée automnale en octobre. Ces périodes d'abondance sont liées aux développements des espèces néritiques, tandis que les espèces cosmopolites apparaissent plus tardivement en juillet (BEAUDOIN, 1975). Les espèces dominantes sont *Calanus helgolandicus*, *Paracalanus parvus*, *Candacia armata*, *Centropages typicus*, *Temora longicornis*, *Euchaeta hebes*, *Metridia lucens*, *Pleuromamma robusta*, *Acartia clausi* et *Oithona plumifera*.

Les Euphausiacés sont représentés par 14 espèces (RUUD, 1936 ; CASANOVA, 1971). Le mélange des formes d'origine diverse est également pour ce groupe une caractéristique de la région. Les principales espèces sont *Meganyciophanes norvegica*, *Nyctiphanes couchii*, *Euphausia krohnii* et *Nematoscelis megalops*.

Enfin, une place particulière doit être accordée à l'ichthyoplancton du Golfe qui fournit une part très importante des ressources vivantes exploitées par la France. A partir des travaux de l'ISTPM, l'abondance des œufs et larves dans le Golfe, leur période d'apparition, les distributions spatiales sont décrites de manière précise. Une première année d'étude, en 1964, conduit au recensement de 32 espèces de Téléostéens, dont les frayères sont localisées pour la majorité au plateau continental français (ARBAULT et BOUTIN, 1968). Le suivi des variations saisonnières et le développement de ces recherches permet de préciser les zones de frayères, les périodes de pontes et les nourrisseries (ARBAULT et LACROIX, 1971). A partir de ces travaux, l'étude suivie des zones tests choisies à l'entrée de la Manche, sur le

## DOMAINE PÉLAGIQUE

plateau continental breton, Vendée et Arcachon (ARBAULT et LACROIX, 1973) est conduite pour la prédiction des fluctuations de stocks de poissons (recrutement, estimation des stocks de reproducteurs), l'analyse de la distribution des frayères et les relations avec le milieu (ARBAULT et LACROIX, 1977a et b).

Cette analyse des principaux traits de la faune pélagique du golfe de Gascogne n'est pas exhaustive. Elle est volontairement limitée aux grandes caractéristiques biogéographiques, ainsi qu'aux groupes dominants par leur abondance et leur rôle dans l'écosystème. Cependant elle permet de montrer d'ores et déjà l'importance des fluctuations spatiales des peuplements liées à l'hydrologie, ainsi que l'existence d'importantes variations saisonnières. Dans ce domaine, un programme d'enregistrements continus de zooplancton dans l'Atlantique N.-É., est mené par les laboratoires anglais de Plymouth (IMER). Une masse considérable de données et de résultats a été ainsi amassée depuis cinquante ans, à partir desquels des atlas zoologiques et des synthèses par groupes sont publiés annuellement (GLOVER et BARNES, 1959, 1960 et 1961 ; GLOVER *et al.*, 1962, 1963 et 1964 ; GLOVER et ROBINSON, 1965, 1966, 1967, 1968, 1969, 1970, 1972 ; ROBINSON, 1973, 1974). Ces résultats précisent les notions de communautés zooplanctoniques, délimitent les frontières géographiques et les répartitions spatiales. Ils permettent de mieux comprendre la nature des fluctuations à long terme des peuplements et établissent l'influence des facteurs climatiques et hydrologiques sur les variations interannuelles d'abondance, indépendamment de la densité (COLEBROOK, 1978).

## 2.2. ASPECTS QUANTITATIFS, BIOMASSE ET PRODUCTION PLANC- TONIQUE

### — *Phytoplankton*

La répartition des biomasses phytoplanctoniques montre une structure cohérente, influencée par les structures hydrologiques. Elle fait apparaître de manière évidente (TRAVERS, 1969 ; GRALL, 1976) que les zones riches en phytoplancton, susceptibles d'une production primaire élevée, sont localisées à proximité de la rupture de pente des plateaux continentaux. Une coupe réalisée en début de printemps (avril-mai) de la pointe de Penmarch au cap Finistère durant la campagne PHYGAS 32 (TREGUER *et al.*, 1979) caractérise bien l'existence de deux zones riches, la première à proximité du talus continental breton avec des valeurs superficielles de  $3,0 \text{ mg.m}^{-3}$  de chlorophylle *a* et des maximums plus profonds de  $4,0 \text{ mg.m}^{-3}$  à 50 m, la seconde au voisinage des côtes de Galice ( $2,0 \text{ mg.m}^{-3}$ ). Ces biomasses phytoplanctoniques fluctuent avec la saison. Suivant TREGUER *et al.* (1979) et GRALL (1976), la moyenne automnale est de  $24 \text{ mg.m}^{-2}$  (de 11,9 à 47,97) pour la couche superficielle 0-50 m ; en juillet, phase oligotrophe, les valeurs sont plus faibles,  $9,73 \text{ mg.m}^{-2}$  en moyenne. La période printanière montre un maximum marqué de  $52,80 \text{ mg.m}^{-2}$  (de 11 à 150 mg) qui correspond à la phase de poussée planctonique. Ces valeurs sont plus faibles dans la zone sud du golfe de Gascogne (respectivement 19,2 automne, 9,7 été et  $41,9 \text{ mg.m}^{-2}$  au printemps).

Pour la production primaire du golfe de Gascogne peu de mesures sont disponibles. À partir de mesures de sels nutritifs et de calculs d'utilisation, TREGUER *et al.* (1979) estiment la production primaire printanière à 56 g

## DOMAINE PÉLAGIQUE

$C.m^{-2}$ . Ceci correspond, compte tenu de la durée assez longue (2 mois) de la phase d'utilisation des sels nutritifs à une productivité moyenne de 0,4 à 1,9  $g C.m^{-2}.Jour^{-1}$ . Ces estimations concordent avec les mesures de GRALL (1976) de 0,87  $g C.m^{-2}.Jour^{-1}$ . La floraison automnale en octobre présente des valeurs de productivité voisines de celles du printemps. Mais elles correspondent à des essaims de surface et la production décroît avec la profondeur pour atteindre des taux très faibles à 10 m. Les productions intégrées sont alors de l'ordre de 0,5  $g C.m^{-2}.Jour^{-1}$ .

### — Zooplancton

La répartition spatiale des biomasses zooplanctoniques traduit les mêmes caractéristiques mises en évidence pour le phytoplancton. Bien qu'il n'y ait pas de coïncidence spatio-temporelle stricte entre les maximums de phyto- et de zooplancton, celui-ci présente les mêmes périodes d'abondances au cours du cycle saisonnier et les zones riches sont « inféodées » également aux structures hydrologiques particulières de convergence et de divergence : zones frontales d'Ouessant, talus continental breton et upwelling des côtes de Galice. En avril-mai, pour l'ensemble de la partie océanique du Golfe, les biomasses (poids sec) s'échelonnent entre 0,5 et 1  $g.m^{-2}$ . Sur le talus continental, par contre, des valeurs de 3,70 à 4,70  $g.m^{-2}$  sont mesurées pour la couche 0-200 m (LE FEVRE, 1976, campagne PHYGAS 32) ; les valeurs sont plus faibles au S. de l'Irlande et aux abords de l'Espagne (2 à 4  $g.m^{-2}$ ). En octobre ces biomasses généralement plus faibles présentent la même variation spatiale (2,3 à 2,7  $g.m^{-2}$  sur le talus breton).

Au N.-W. du Golfe, dans la région d'Ouessant, les maximums planctoniques sont associés à la zone frontale d'Iroise. Cette structure hydrologique s'installe en été. Des biomasses zooplanctoniques de 2,0 à 4,0  $g.m^{-2}$  sont mesurées en juillet 1979. Les valeurs sont plus fortes en septembre, respectivement pour les années 1979 et 1981 de 2 à 6,0  $g.m^{-2}$  et de 1 à 10  $g.m^{-2}$  (GRALL *et al.*, 1980 ; LE TAREAU *et al.*, 1983).

Les valeurs de biomasse commentées ici, particulièrement pour la partie océanique du Golfe englobant le talus continental, résultent de mesures nocturnes. En effet, pour l'ensemble du Golfe, une migration nyctémérale active des grandes formes vivant entre 200 et 500 m (Euphausiacés, *Pleuromamma* spp.) entraîne la nuit une augmentation de la biomasse de la tranche 200-0 qui peut représenter jusqu'à 50 % d'enrichissement.

La répartition spatiale des biomasses zooplanctoniques dans le Golfe est schématisée sur une carte (fig. 3) à partir des séries les plus complètes, de mesures citées. Une telle carte réunit des mesures provenant de différentes saisons et au cours d'une même campagne un intervalle de 2 à 3 semaines sépare les observations. Aussi on ne peut lui accorder qu'une valeur d'illustration. Elle fait ressortir l'opposition entre le plateau continental français à forte biomasse et les régions océaniques et le centre du Golfe qui sont plus pauvres.

Très peu de mesures établies sur de longues séries temporelles sont disponibles ; il est ainsi difficile de chiffrer les parts respectives dues aux variabilités saisonnières et interannuelles. On dispose essentiellement de quatre années de mesures du biovolume pour des observations trimestrielles d'une centaine de stations réparties sur le plateau continental français au sens large de la Cornouaille à l'Espagne (ARBAULT et LACROIX-BOUTIN,

## DOMAINE PÉLAGIQUE

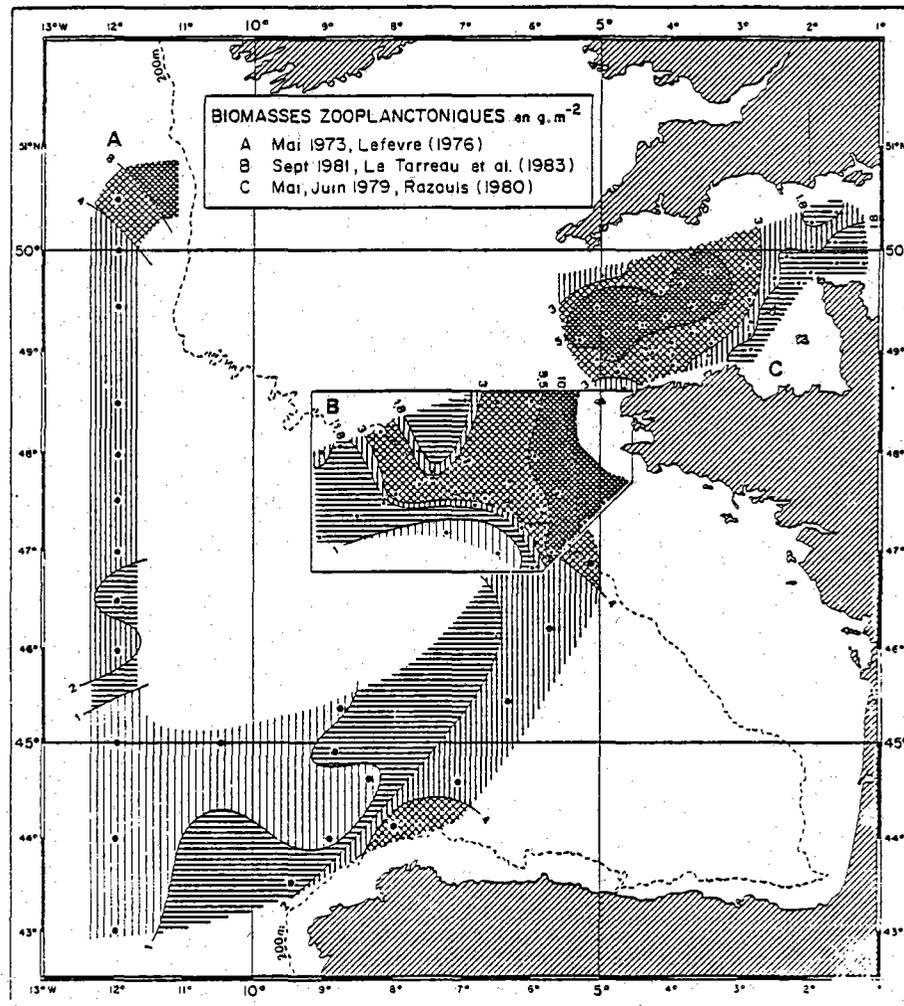


Fig. 3. — Carte de distribution des biomasses zooplanctoniques (poids sec en g.m<sup>-2</sup>) dans le golfe de Gascogne d'après les mesures de LE FEVRE (1976) et LE TARREAU et al. (1983).

1973). Pour être comparées aux valeurs précédentes, elles sont transformées en poids sec (tabl. 1) en utilisant l'équivalent de CUSHING *et al.*, (1958) (il existe un ordre de grandeur de différence entre les différents termes d'équivalence disponibles dans la littérature). La période hivernale est la plus pauvre (43,20 mg.10 m<sup>-3</sup> à 184 mg.10 m<sup>-3</sup>) tandis que le printemps et l'été montrent un enrichissement d'un facteur 6 (220,8 mg.10 m<sup>-3</sup> à 1 393,6 mg.10 m<sup>-3</sup>). Ces chiffres indiquent également pour l'automne l'existence d'un second maximum plus faible que les valeurs printanières. La variation interannuelle est d'amplitude plus restreinte, d'un facteur 2 à 3.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

Tableau 1

Variations saisonnières et interannuelles de la moyenne saisonnière de biomasse de zooplancton (poids sec en  $\text{mg}/10 \text{ m}^{-3}$ , valeurs moyennes pour le plateau continental français) d'après ARBAULT et LACROIX-BOUTIN (1973).

	Hiver	Printemps	Été	Automne
1964	75,20	432,0	361,6	214,4
1965	76,80	220,8	1 393,6	892,8
1966	43,20	337,60		
1967	184,0	144,0	110,4	54,4

A titre d'indication une comparaison avec d'autres systèmes productifs de l'Atlantique N.-E. est réalisée. On compare pour chacun de ces systèmes les valeurs moyennes observées au cours de la saison de développement du zooplancton (tabl. 2). Les biomasses mesurées dans le golfe de Gascogne sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans l'upwelling du Portugal et des côtes N.-W. d'Afrique, seuls les maximums absolus observés sont un peu plus faibles. Une telle comparaison devrait en toute rigueur prendre en compte des valeurs moyennes intégrant l'ensemble de la zone

Tableau 2

Comparaisons des biomasses planctoniques observées pour différents écosystèmes à haute production, de l'Atlantique nord-est.

		Période de mesure	Biomasse phytoplancton poids sec $\text{mg}/\text{m}^3$	Biomasse zooplancton poids sec $\text{mg}/\text{m}^3$
Manche	Large côte	mai	2-5 20 à 50 (5)	3 à 10 30 à 60 (7)
Golfe de Gascogne	Fronts Iroise	juillet septembre	0,5 à 2,0 15 à 25 (6)	20 (6)
	Talus Continental	avril-mai	3-4 (4)	20 à 40 (8)
Upwelling portugais		septembre	1 (9)	30,86 (3)
Upwelling marocain		janvier-mars	4 à 5 (1)	60 (2)

- (1) JACQUES *et al.*, 1976.  
 (2) BOUCHER et THIRIOT, 1973.  
 (3) RAZOULS, 1983.  
 (4) TREGUER *et al.*, 1979.  
 (5) MOAL, 1980.

- (6) GRALL *et al.*, 1980.  
 (7) RAZOULS, 1980.  
 (8) LEFEVRE, 1976.  
 (9) COSTE, 1983.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

d'extension de chacun de ces systèmes et les variations interannuelles, mais là encore la répétition des mesures suivant de longues séries temporelles fait défaut.

— *Utilisation et devenir de la production planctonique*

Le Golfe se présente ainsi comme une région à biomasse et production planctonique élevées. Celles-ci supportent des stocks importants de producteurs tertiaires comme en témoigne la richesse des ressources vivantes exploitées. En 1971 par exemple, 83 000 tonnes de poissons, crustacés et coquillages ont été pêchés dans le Golfe et le Proche-Atlantique, dont plus de la moitié sont des espèces pélagiques (statistiques de pêche de l'ISTPM). Une première question est d'estimer si le réseau trophique pélagique tourne sur lui-même et quel est l'excédent de production reargué pour les domaines plus profonds.

A partir des caractéristiques de biomasses et de productions énumérées précédemment, on peut estimer de manière très globale le taux d'utilisation des ressources pour les premiers niveaux de la chaîne alimentaire. En utilisant une ration journalière moyenne de 100 % du poids des individus (poids sec, GAUDY, 1974, poids de carbone, PAFFENHOFFER, 1971) sur le plateau continental breton au printemps pour des biomasses moyennes de  $3 \text{ g.m}^{-2}$ , ce sont  $1,8 \text{ g de C.m}^{-2}$  qui sont consommés quotidiennement par le zooplancton. Cette valeur correspond exactement à la production primaire de  $1,9 \text{ g. C. m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  estimée par TREGUER *et al.* (1979). Sur la base de ces estimations il apparaît que l'excédent de production, qui pourrait sédimenter, serait très faible ce qui correspond aux valeurs mesurées de flux de carbone sur le fond, représentant 0,5 % de la production primaire de surface (KHRIPOUNOFF *et al.* [5]).

Une seconde source de matière organique peut être due aux fèces, les crustacés planctoniques n'assimilant que de 40 à 60 % de la nourriture ingérée. Dans ce sens on ne dispose pas de connaissances assez précises sur le rôle des coprophages et leurs taux d'utilisation de ces fèces dans la tranche superficielle, pour estimer les quantités d'excrétas utilisés et la part qui sédimente. Cependant, il faut noter que les taux cités sont des estimations très globales et qu'ils peuvent présenter de grandes variations (de 40 à 400 % pour la ration) suivant le stade de développement, la saison et la richesse en nourriture disponible du milieu. Quelques éléments qualitatifs permettent en outre de prévoir que cette contribution peut être un peu plus forte que les estimations précédemment fournies qui doivent être considérées comme minimales. Notamment il existe des multiplications rapides d'organismes, pour lesquels on ne connaît pas ou peu de prédateurs dans le domaine pélagique. C'est le cas des eaux rouges à *Gyrodinium aureolens* (PINGREE *et al.*, 1975) qui atteignent des biomasses de  $100 \mu\text{g}$  de chlorophylle *a* par litre, des développements de *Noctiluca scintillans* (LEFEVRE et GRALL, 1970) et, de manière générale pour le golfe de Gascogne, des blooms de Thaliacés. Pour ces derniers organismes qui sont des microfiltreurs, les fèces produites sont de grandes dimensions ( $0,5 \mu\text{m}$  à  $1 \text{ cm}$ ) et sédimenteront rapidement ce qui permet de supposer qu'elles sont peu utilisées par le zooplancton. Dans les périodes de développement des Thaliacés, la filtration est si rapide que les particules ingérées sont uniquement brisées et que la matière organique n'est pratiquement pas digérée. On estime que des Thaliacés de 5 à 10 cm comme *Salpa fusiformis* avec une abondance maximale de  $50 \text{ individus m}^{-3}$  filtreront  $160 \text{ l.h}^{-1}$

## DOMAINE PÉLAGIQUE

(NIVAL, 1980), ce qui correspond à environ 8 % par jour de relargage de la production primaire dans la couche photique.

Ainsi, à partir des connaissances sur le plancton, des mesures de flux sédimenté à 200 m, aux diverses saisons et aux localisations correspondant à des foyers productifs de zooplancton, permettraient d'une part de mieux connaître le fonctionnement de ce système et d'autre part de préciser les taux d'apport énergétique pour les couches sous-jacentes.

- ARBAULT, S. et BOUTIN, N. - 1968 - Ichthyoplancton, œufs et larves de poissons Téléostéens dans le golfe de Gascogne en 1964. *Rev. Trav. ISTPM*, 32 (4) : 413-476.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1971 - Aires de pontes de la sardine, du sprat et de l'anchois dans le golfe de Gascogne et sur le plateau celtique. Résultats de six années d'études. *Rev. Trav. ISTPM*, 35 (1) : 35-36.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1973 - Ichthyoplancton des zones tests dans le golfe de Gascogne en 1971. *Ann. Biol. Copenh.*, 28 : 68-69.
- ARBAULT, S. et LACROIX-BOUTIN, N. - 1973 - Quatre ans de mesures volumétriques de plancton total dans le golfe de Gascogne. *Rev. Trav. ISTPM*, 34 (1) : 59-68.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1977a - Oeufs et larves de Clupéidés et Engraulidés dans le golfe de Gascogne (1969-1973) - Distribution des frayères - Relations entre les facteurs du milieu et la distribution. *Rev. Trav. ISTPM*, 4 (3) : 227-254.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1977b - Variations de l'abondance des œufs et larves de maquereau dans le golfe de Gascogne (1964-1973). *Rev. Trav. ISTPM*, 4 (3) : 255-269.
- BAINBRIDGE, V. - 1963 - Continuous plankton recorder : contribution towards a plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea - VIII Chaetognatha. *Bull. Mar. Ecol.*, 6 : 40-51.
- BARY, B. MCK. - 1963 - Temperature salinity and plankton in the North Atlantic and coastal waters of Britain. 1957. The characteristics and distribution of surface waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 20 : 789-826.
- BEAUDOIN, J. - 1971 - Données écologiques sur quelques groupes planctoniques indicateurs dans le golfe de Gascogne. *Rev. Trav. ISTPM*, 35 (4) : 375-414.
- BEAUDOIN, J. - 1975 - Copépodes du plateau continental du golfe de Gascogne en 1971 et 1972. *Rev. Trav. ISTPM*, 39 (2) : 121-170.
- BIGELOW, H. B. et SEARS, M. - 1937 - Siphonophorae. *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908-1910, Medit. adj. Seas*, II : 1-44.
- BOUCHER, J. et THIRIOT, A. - 1973 - VII - Biomasse zooplanctonique. In : Résultats de la campagne CINECA-CHARCOT I (22 janvier-15 février 1971). Publ. CNEXO, *Rés. camp. mer*, 6 : 125-134.
- BOUCHET, P. - 1976 - Mise en évidence d'une migration de larves véligères entre l'étage abyssal et la surface. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 283 (D) : 821-824.
- BOUCHET, P. et WAREN, A. - 1979 - Planktotrophic larval development in deep water gastropods. *Sarsia*, 64 (1-2) : 37-40.
- BOUCHET, P. et FONTES, J. C. - 1981 - Migrations verticales des larves de gastéropodes abyssaux : arguments nouveaux dus à l'analyse isotopique de la coquille larvaire et post-larvaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292 (III) : 1005-1008.
- BRUNDAGE, W. et DAHME, A. - 1969 - Temperature and salinity tabulations and profiles with charts from the Northern regions. MILOC 65, Technical report 143, SAACLANTCEN, La Spezia Italy (document non publié).

## DOMAINE PÉLAGIQUE

- CASANOVA, J. P. - 1971 - Considérations sur les peuplements d'Euphausiacés de l'Atlantique eurafricain (de la Bretagne au Rio de Oro). *Cons. Int. Explor. Mer, Comité plancton*, 9 : 1-7.
- COLEBROOK, J. M. - 1978 - Continuous plankton records : zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea, 1948-1975. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 9-23.
- COOPER, L. H. N. - 1952 - The physical and chemical oceanography of the waters bathing the continental slope of the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 30 : 465-526.
- COOPER, L. H. N. - 1967a - The physical oceanography of the Celtic Sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5 : 99-110.
- COOPER, L. H. N. - 1967b - Some theorems and procedures in the shallow water oceanography applied to the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. U.K.*, 39 : 155-171.
- COOPER, L. H. N. - 1949 - Cascading over the continental slope of water from the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28 : 719-750.
- COSTE, B. - 1969 - Échanges de sels nutritifs dissous entre la mer Méditerranée et l'océan Atlantique. *Cah. Océanogr.*, 21 : 943-963.
- COSTE, B. - 1983 - Résultats préliminaires de la campagne RCA I. *Publ. CNEOX, Résult. Camp. mer*, 25.
- CUSHING, D. H., HUMPHREY, G. F., BANSE, K. et LAEVATSU, T. - 1958 - Report of the Committee on terms and equivalents. *Comm. Perm. Int. Explor. Mer, Rapp. P.V.*, 144 : 15-16.
- DICKSON, R. R. et HUGHES, D. G. - 1981 - Satellite evidence of mesoscale activity over the Biscay Abyssal Plain. *Oceanol. Acta*, 4 (1) : 43-46.
- FARRAN, G. P. - 1926 - Biscayan plankton collected during a cruise of H.M.S. Research, 1900. XIV - The copepoda. *Limn. Journ. Zool.*, 36 : 219-310.
- FRAGA, F. - 1976 - Hidrográfica de la region de afloriamento de la costa de Galicia. II - Datos basicos de la campana « Galicia II » (agosto-septiembre 1975). *Result. Exp. Cient. del buque Cornide de Saavedra*, 6 : 151-164.
- FRANCO, J. M., FRAGA, F., FERNANDEZ, J. M., REIRIZ et MOURINO, C. - 1978 - Region de afloriamento de la Costa de Galicia. Datos hidrograficos basicos de la campana « Galicia III » y contaminantes organoclorados. *Result. Exp. Cient. del buque Cornide de Saavedra*, 7 : 33-58.
- GAUDY, R. - 1974 - Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 25 : 125-141.
- GLOVER, R. S. et BARNES, B. I. - 1959 - The plankton around the British Isles in 1957. *Ann. Biol. Copenh.*, 14 : 67-69.
- GLOVER, R. S. et BARNES, B. I. - 1960 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles in 1958. *Ibid.*, 15 : 58-61.
- GLOVER, R. S. et BARNES, B. I. - 1961 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles in 1959. *Ibid.*, 16 : 75-79.
- GLOVER, R. S., COLEBROOK, J. M. et ROBINSON, G. A. - 1962 - The continuous plankton recorder survey ; plankton around the British Isles during 1960 : *Ibid.*, 17 : 85-89.
- GLOVER, R. S., COLEBROOK, J. M. et ROBINSON, G. A. - 1963 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1961. *Ibid.*, 18 : 58-59.
- GLOVER, R. S., COLEBROOK, J. M. et ROBINSON, G. A. - 1964 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1962. *Ibid.*, 19 : 65-69.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1965 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1964. *Ibid.*, 20 : 93-97.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1966 - The continuous recorder survey : plankton around the British Isles during 1964. *Ibid.*, 21 : 56-60.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1967 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1965. *Ibid.*, 22 : 66-71.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1968a - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1966. *Ibid.*, 23 : 86-90.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1968b - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1967. *Ibid.*, 24 : 81-86.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1969 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1968. *Ibid.*, 25 : 87-91.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1970 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1969. *Ibid.*, 26 : 107-111.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1972 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1970. *Ibid.*, 27 : 67-71.
- GRALL, J. R. - 1976 - Production primaire du golfe de Gascogne. In : Caractéristiques chimiques et planctoniques du golfe de Gascogne et du Proche Atlantique. Publ. CNEXO. *Result. Camp. mer*, 9 : 43-56.
- GRALL, J. R., LE CORRE, P., LE FEVRE, J., MARTY, Y. et TOURNIER, B. - 1980 - Caractéristiques estivales de la couche d'eau superficielle dans la zone de fronts thermiques Ouest-Bretagne. *Oceanis*, 6 (2) : 235-249.
- HELLAND-HANSEN, B. et NANSEN, F. - 1926 - The Eastern North Atlantic. *Geof. Publik.*, 4 (2) : 1-75.
- HOWE, M. R. et TAIT, R. I. - 1967 - A subsurface cold core eddy. *Deep-Sea Res.*, 33 : 383-404.
- HOWE, M. R., ABDULLAH, M. I. et DETAE, S. - 1974 - An interpretation of the double T-S maxima in the Mediterranean outflow using chemical tracers. *J. Mar. Res.*, 32 : 377-385.
- ISELIN, C., O'D. - 1936 - A study of the circulation of the Western North Atlantic. *Papers Phys. Oceanogr. and Meteor.*, 4 (4) : 1-101.
- JACQUES, G., PANOUSE, M. et GOSTAN, J. - 1976 - Répartition de la chlorophylle a et de la fluorescence ; coupes et prospections. Publ. CNEXO. *Result. Camp. Mer*, 10 : 1-10.
- KRAMP, P. L. - 1959 - The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Rep.*, 46 : 1-283.
- LAKKIS, S. - 1967 - Distribution et fluctuations quantitatives des copépodes et du phytoplancton dans la Manche et le golfe de Gascogne de 1958 à 1965. Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Paris, 154 p.
- LE CORRE, P. et TRÉGUER, P. - 1976 - Caractéristiques chimiques et planctoniques du golfe de Gascogne et du Proche Atlantique. Campagne POLYGAS A (20/10 au 14/11/1972). Campagne PHYGAS 32 (24/04 au 8/05/1973). Publ. CNEXO, *Résult. Camp. Mer*, 9, 306 p.
- LE FEVRE, J. - 1976 - Mesoplancton. Publ. CNEXO. *Result. Camp. Mer*, 9 : 139-179.
- LE FEVRE, J. - 1980 - Structures thermiques et distribution d'organismes planctoniques : exemples à partir de résultats obtenus dans le secteur Ouest-Bretagne et le Proche Atlantique. *Journées Thermocline Rec. Exp.*, EPSHOM/E/OC, 403 : 1-19.
- LE FEVRE, J. et GRALL, J. R. - 1970 - On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 4 (3) : 287-306.
- LE FLOCH, J. - 1969 - Sur la circulation de l'eau méditerranéenne dans le golfe de Gascogne et ses variations à courte période. *Cah. Océanogr.*, 21 : 653-661.
- LE GROUPE TOURBILLON - 1983 - The Tourbillon experiment : a study of a mesoscale eddy in the Eastern North Atlantic. *Deep-Sea Res.* (sous presse).
- LE TARREAU, J. Y., MAZE, R., LE FEVRE, J., BILLARD, L. et CAMUS, Y. - 1983 - ENVAT 81 campagne de recherche multidisciplinaire en Atlantique. Aspects météorologiques, chimiques, biologiques, hydrologiques et thermodynamiques. *Met. Mar.*, 118 : 6-25.
- MADÉLAIN, F. - 1967 - Étude hydrologique au large de la péninsule ibérique. *Cah. Océanogr.*, 19 : 125-136.
- MADÉLAIN, F. - 1972 - Données sur la circulation d'eaux d'origine méditerranéenne au niveau du Cap Finistère. Publ. CNEXO. *Rap. Sc. Techn.*, 11 : 1-18.
- MADÉLAIN, F. et KERUT, E. G. - 1978 - Evidence of mesoscale eddies in the Northeast Atlantic from a drifting buoy experiment. *Oceanol. Acta*, 1 : 159-168.
- MAILLARD, C. - 1983 - Atlas de l'Atlantique Nord-Est : hydrologie (sous presse).

## DOMAINE PÉLAGIQUE

- MANRIQUEZ, M., FRAGA, F. et MASSOL, R. - 1976 - Datos hidrograficos de las costas N.W. de España. Campana « Galicia I ». *Result. Exp. Cient. del buque Oceanogr. Cornide de Saavedra*, 5 : 1-18.
- MARIETTE, V. et LECANN, B. - 1983 - Simulation of the formation of Ushant thermal front. *Cont. Shelf Res.* (sous presse).
- MAZE, R. - 1980 - Formation d'ondes internes stationnaires sur le talus continental. Application au golfe de Gascogne. *Ann. Hydrogr.*, 754 : 45-58.
- MAZE, R. - 1983 - Mouvements internes induits dans un golfe par le passage d'une dépression et par la marée. Application au golfe de Gascogne. Thèse d'Etat Sciences, Université de Bretagne occidentale, 320 p.
- MOAL, J. - 1980 - Caractéristiques de la matière particulaire en suspension. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, 21 : 41-70.
- NIVAL P. - 1980 - Les relations phytoplancton-zooplancton. *Publ. CNEXO. Act. Coll.*, 10 : 125-152.
- PAFFENHOFFER, G. A. - 1971 - Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 11 : 286-298.
- PATRITI, G. - 1965a - Contribution à l'étude des Siphonophores dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 1. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 37 (53) : 151-160.
- PATRITI, G. - 1965b - Contribution à l'étude des Siphonophores dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 2. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 38 (54) : 15-31.
- PATRITI, G. - 1966 - Contribution à l'étude des Siphonophores dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 3. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 41 (57) : 109-116.
- PINGREE, R. D. - 1973 - A component of Labrador sea water in the Bay of Biscay. *Limnol. Oceanogr.*, 711-718.
- PINGREE, R. D., PUGH, P. R., HOLLIGAN, P. M. et FORSTER, G. R. - 1975 - Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature*, 258 (5537) : 672-677.
- RAZOULS, C. - 1980 - Caractéristiques pondérales du mésozooplancton. *Publ. CNEXO. Res. Camp. Mer*, 21 : 79-90.
- RAZOULS, C. et RAZOULS, S. - 1983 - Données préliminaires sur la répartition des biomasses du mésozooplancton. *Publ. CNEXO, Result Camp. Mer*, 25 : 106-111.
- REYSSAC, J. - 1963 - Chaetognathes du plateau continental européen (de la baie ibéro-marocaine à la Mer Celtique). *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, 27 (3) : 246-299.
- ROBINSON, G. A. - 1973 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1971. *Ann. biol., Copenh.*, 28 : 59-64.
- ROBINSON, G. A. - 1974 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1972. *Ibid.*, 29 : 44-49.
- ROSE, M. - 1933 - Copépodes pélagiques. *Faune de France*, éd. Le Chevallier, Paris, p. 374.
- ROSSOV, V. V. - 1972 - Hydrographical investigations in the Central North Atlantic in 1970. *Annales Biologiques*, 27 : 16-17.
- RUUD, J. T. - 1936 - Euphausiacea. *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908-1910 Med. adj. Seas*, II (D) : 1-86.
- SARS, G. O. - 1925 - Copépodes particulièrement bathypélagiques provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert I<sup>er</sup> de Monaco. *Rés. Camp. Scient. Monaco*, 69 : 1-408.
- SAUNDERS, P. M. - 1982 - Circulation in the Eastern North Atlantic. *J. Mar. Res.*, 40 : 641-657.
- SVERDRUP, H. U., JOHNSON, M. H. et FLEMING, R. H. - 1942 - The oceans. *Prentice Hall Inc.*, New-York, 1 060 p.
- TCHERNIA, P. - 1969 - Cours d'océanographie régionale, Océan Atlantique. *Service central hydro. Mar.*, Paris.
- TESCH, J. J. - 1946 - The Thecosomatous Pteropods. I - The Atlantic. *Dana Rep.*, 18 : 1-27.
- TESCH, J. J. - 1949 - Heteropoda. *Dana Rep.*, 34 : 1-53.
- TESCH, J. J. - 1950 - The Gymnosomata II. *Dana Rep.*, 36 : 1-55.

## DOMAINE PÉLAGIQUE

- THIRIOT, A. - 1976 - Zooplancton et micronecton du golfe de Gascogne. Bibliographie commentée. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, 9 : 63-126.
- TRAVERS, M. - 1969 - Le microplancton du golfe de Gascogne au mois de juillet 1963. 3<sup>e</sup> partie : étude quantitative. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 45 : 56-69.
- TREGUER, P., LE CORRÉ, P. et GRALL, J. R. - 1979 - The seasonal variations of nutrients in the upper waters of the Bay of Biscay region and their relation to phytoplankton growth. *Deep-Sea Res.*, 26 (10A) : 1121-1152.
- VINCENT, A. - 1973 - Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne en 1969 et 1970. *Rev. Trav. ISTPM*, 37 : 5-18.
- VINCENT, A. et KURC, G. - 1969 - Hydrologie. variations saisonnières de la situation thermique du golfe de Gascogne en 1967. *Rev. Trav. ISTPM*, 33 : 79-98.
- WORTHINGTON, L. V. - 1976 - On the North Atlantic circulation. *The Johns Hopkins University Press*, Baltimore-London. 109 p.
- ZENK, W. - 1975a - On the mediterranean outflow west of Gibraltar. *Meteor. Forsch. Ergeb.*, A (16) : 23-34.
- ZENK, W. - 1975b - On the origin of the intermediate double maximal in T-S profiles from the North Atlantic. *Meteor. Forsch. Ergeb.*, A (16) : 35-43.

Annexe n° 2 : 1974, L'Activité Amylasique Indice de la Nutrition du  
Zooplancton ; mise en évidence d'un rythme quotidien  
en zone d'upwelling.

# L'ACTIVITÉ AMYLASIQUE INDICE DE LA NUTRITION DU ZOOPLANCTON ; MISE EN ÉVIDENCE D'UN RYTHME QUOTIDIEN EN ZONE D'UPWELLING (1)

Jean BOUCHER et Jean-François SAMAIN

Centre Océanologique de Bretagne, Brest. FRANCE.

**Summary :** Specific amylase activity was measured during the CINECA III cruise in the moroccan upwelling area. In this region the population is homogeneous and in a steady state during the study. The hypothesis of enzymatic activity rate as a nutrition index is enlarged by a relation with diet, fast and feeding stock.

A mathematical expression is given of the relationship between zooplankton digestive activity and phytoplankton biomass. Analysis of this equation shows a daily physiological rhythm of the amylase activity.

**Résumé :** L'activité spécifique de l'amylase du zooplancton est mesurée au cours de la campagne CINECA III en zone marocaine d'upwelling. La population est homogène, en état d'équilibre physiologique, pour toute cette zone durant la période étudiée. La liaison entre les variations du taux d'activité enzymatique et le régime alimentaire, le jeûne, et la quantité de nourriture disponible, démontre la valeur d'indice de nutrition de ce taux d'activité. Une relation mathématique entre l'activité digestive du zooplancton et la biomasse phytoplanctonique est établie. L'analyse de cette relation permet de démontrer l'existence d'un rythme physiologique quotidien de l'activité spécifique amylasique.

## INTRODUCTION

Quelques dosages enzymatiques ont déjà été utilisés comme indices biologiques dans le domaine marin, notamment pour la détermination de la biomasse (Aleem, 1955) ou de la respiration (Packard, 1969) du phytoplancton, et de quelques animaux (Curl et Sandberg, 1961). De tels indices constituent une mesure instantanée "in situ" de paramètres écologiques. Ils permettent de résoudre deux difficultés de l'étude de la production et de l'écologie pélagique : la faible valeur absolue des taux physiologiques et le temps de latence entre les variations des facteurs du milieu et leur répercussion sur l'abondance des populations.

Nous proposons d'utiliser l'activité amylasique comme indice de la nutrition du zooplancton. La présence d'amylase parmi les enzymes digestives du zooplancton, connue depuis Bond (1934) est mise en évidence chez divers organismes. Les relations entre l'activité de l'enzyme et le régime alimentaire, le comportement trophique et la quantité de nourriture disponible pour ces organismes, sont analysées. Ces divers points ont en commun de pouvoir être mesurés *in situ*, par opposition à une expérimentation *in vitro* qui modifie conditions d'environnement et réponse des organismes.

Cette étude a été réalisée dans la zone marocaine de remontée d'eau profonde, en juillet 1972, au cours de la campagne CINECA III du N.O. "Jean Charcot".

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le zooplancton est prélevé par pêches verticales et horizontales au filet triple WP 2. Ces prélèvements sont fractionnés par tranche de profondeurs susceptibles de correspondre à la distribution des planctontes. Soixante quinze pêches verticales, trente et une horizontales ont été récoltées en quarante stations. Celles-ci quadrillent la zone d'upwelling et le large de manière à définir les influences océaniques.

Chaque prélèvement est divisé en sous-échantillons, par fractionnement (Fulsom *et al.*, 1954) ou par pêches simultanées au filet triple WP 2. Deux des sous-échantillons sont conservés pour la numération des

individus et la mesure du poids sec. Les dosages de l'activité enzymatique de l'amylase, du carbone et de l'azote total sont effectués à bord du navire.

Le zooplancton prélevé est filtré sur une soie de 200 microns de vide de maille, rincé à l'eau distillée, récupéré et broyé dans un Potter en milieu tamponné (tampon phosphate 0.025 M; pH 6,8) à une température inférieure à 5 °C. Le volume du broyat est mesuré; les analyses sont effectuées sur des aliquotes du broyat homogénéisé.

Le carbone et l'azote sont dosés suivant une méthode dérivée de celle de Pregl et Dumas, à l'aide d'un microanalyseur Hewlett-Packard 187 B; 100 microlitres du broyat sont desséchés 24 heures à l'étuve à 60 °C puis analysés. Chaque dosage est répété trois fois. L'analyseur est étalonné quotidiennement par dosage de poids déterminés (Bouchet *et al.*, 1974) d'un standard (2-4 Dinitro cyclohexanone).

L'activité amylasique est dosée selon la méthode iodométrique de Street et Close (1956). Les conditions optimales du dosage ont été déterminées au laboratoire sur du zooplancton prélevé à différentes époques de l'année en rade de Brest (Samain et Boucher, 1974). Ces conditions (pH 6,8, température 35 °C) ne sont pas influencées par la composition spécifique de la population; par contre les propriétés cinétiques de l'enzyme y sont sensibles. L'étude des variations du taux d'activité enzymatique doit donc tenir compte de la composition spécifique de l'échantillon étudié. Le pH optimal d'activité (6,8) confirme le fait que nous sommes en présence d'amylase  $\alpha$  d'origine animale. A ce pH, il n'a pas été possible de mettre en évidence une activité amylasique chez des algues planctoniques (*Monochrysis* et *Tetraselmis*) cultivées au laboratoire.

Le dosage a été effectué manuellement au cours de la campagne. Sa sensibilité permet de doser, suivant leur taille et leur activité enzymatique, de 5 à 10 *Calanus*, de 20 à 30 *Centropages*, 1/3 d'*Euphausiacé* soit une quantité d'azote de 20 à 200 microgrammes environ. L'unité enzymatique est par convention la quantité d'enzyme nécessaire à l'hydrolyse d'un milligramme de substrat (amidon) par minute dans les conditions du dosage. En fait, les résultats sont exprimés en différence d'absorption par minute par millilitre, valeurs à multiplier par  $3 \cdot 10^{-3}$  pour passer en unité enzymatique. Nous appellerons activité spécifique amylasique, le rapport du nombre d'unités enzymatiques à la quantité d'azote total de l'échantillon exprimée en milligramme.

Les dosages sur le prélèvement total sont complétés par des mesures au niveau spécifique. Dix espèces ont été isolées; trois d'entre elles, représentées par un grand nombre d'individus, ont donné lieu à une expérimentation. Les individus d'une même catégorie sont répartis en lots de 10 à 50 suivant leur taille. Ils sont conservés à jeun dans de l'eau de mer filtrée, pendant une période de 48 à 96 heures, à une température voisine de celle de la masse d'eau où ils ont été capturés.

La quantité de nourriture à la disposition du zooplancton peut être définie comme la quantité de particules organiques en suspension, d'une dimension correspondant aux pièces buccales des zooplanc-tontes. En l'absence de cette mesure, nous avons utilisé la biomasse phytoplanctonique exprimée en chlorophylle *a* (ces valeurs nous ont été communiquées par J. Neveux responsable des mesures durant la campagne). Le choix de l'expression en microgramme par litre ou en milligramme par mètre carré sera discuté ultérieurement. Cette approximation de la quantité de nourriture peut être considérée comme satisfaisante en zone d'upwelling où la très forte biomasse et la production primaire élevée masquent les autres sources de nourriture.

Le dénombrement des individus de chaque genre a été réalisé au laboratoire après fractionnement de l'échantillon (méthode des dilutions). Pour chaque prélèvement, les résultats sont exprimés en nombre total d'individus et en pourcentage appartenant à chaque catégorie.

## RESULTATS

### Biologie de la population zooplanctonique

Le zooplancton échantillonné est constitué de Chaetognathes, Salpes, Doliolles, Siphonophores, Appendiculaires, Euphausiacés et pour 95 % de Copépodes. Pour cette dernière catégorie les genres les plus abondants sont *Acartia*, *Temora*, *Centropages* et *Pleuromamma* qui représentent 60 à 90 % des Copépodes capturés. L'observation des échantillons montre que la plupart des individus d'un même genre appartiennent à la même espèce; on ne doit donc pas s'attendre à des variations importantes de la composition spécifique.

Tableau I : Pourcentage du nombre d'individus de chaque genre pour 21 stations réparties sur toute la zone.

Stations	2	8	10	11	13	15	17	18	21	24	28	36	36	39	41	42	42	42	48	52	53	
<i>Acartia</i>	64.91	1.18	5.29	2.82	36.48	57.67	72.45	56.19	36.19	54.36	78.59	83.93	83.95	63.70	44.94	48.00	69.23	20.05	43.69	38.28	58.72	
<i>Temora</i>	1.05	5.29	2.88	18.30	0.41	0.46	1.32	.	.	11.15	6.07	1.54	0.49	12.86	0.60	1.09	1.54	0.36	0.24	9.38	2.38	
<i>Centropages</i>	1.20	7.06	0.96	7.04	1.24	0.46	0.55	0.67	0.81	0.11	0.96	1.75	1.48	1.22	2.40	1.82	0.77	0.61	0.24	1.56	4.77	
<i>Oithona</i>	3.01	.	11.06	.	0.83	4.65	10.10	22.75	.	3.24	1.28	3.60	6.42	8.69	8.99	2.91	11.54	0.49	1.29	8.59	3.58	
<i>Oncaea</i>	0.45	28.23	12.02	29.57	0.83	2.71	0.44	.	2.58	22.45	5.75	0.08	.	5.52	8.40	13.09	7.69	7.82	0.32	3.91	4.77	
<i>Clausocalanus</i>	.	21.17	30.29	15.49	2.07	2.79	1.32	6.69	0.16	0.42	0.96	5.76	0.99	2.76	16.19	2.91	0.77	9.78	1.62	0.78	.	
Copépodites	24.39	30.58	13.94	16.90	1.66	19.53	10.98	13.37	42.00	7.20	4.47	2.88	4.94	2.76	17.39	24.73	4.62	4.45	51.46	0.32	15.50	
<i>Pleuromamma</i>	.	.	4.81	.	0.41	8.14	0.11	.	.	.	.	.	.	.	.	1.09	0.19	.	.	.	.	
<i>Calocalanus</i>	.	0.59	3.36	1.41	.	1.16	1.21	.	.	.	.	.	0.12	.	0.30	1.46	1.35	0.73	.	.	.	
<i>Lucicutia</i>	.	.	0.48	.	.	0.93	.	.	0.32	.	.	.	.	.	.	0.73	0.19	.	0.16	.	.	
<i>Euchaeta</i>	.	.	1.92	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0.46	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Candacia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0.12	.	0.30	0.37	0.19	.	0.08	.	0.30	
<i>Eucalanus</i>	.	0.59	0.48	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Calanus</i>	0.30	.	1.44	.	.	0.23	0.11	.	.	0.18	0.64	0.28	1.11	2.76	.	.	0.19	.	.	.	2.38	
<i>Calanoides</i>	3.02	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Corycaeus</i>	.	.	2.40	2.82	.	.	.	0.33	.	0.14	.	.	.	0.08	0.15	.	0.19	0.12	.	.	.	
<i>Euterpina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0.60	1.28	0.03	.	0.08	.	.	.	.	0.08	.	.	
Scolecithricides	.	.	0.48	.	.	.	.	.	.	0.04	.	.	.	.	.	.	0.19	.	.	.	0.30	
Chaetognates	.	1.18	3.85	2.82	.	0.23	0.88	.	.	0.10	.	0.15	0.24	0.54	0.15	.	0.57	.	.	.	0.60	
Appendiculaires	0.45	4.12	1.92	.	.	0.46	0.44	.	.	.	.	.	0.12	.	.	1.46	0.76	3.30	0.80	5.47	6.00	
Doliolés	.	.	.	.	.	0.23	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0.74
Ostracodes	.	.	2.40	1.41	.	0.23	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0.37	.	.	.	.	.	
Cladocères	1.20	.	.	.	.	.	0.11	.	.	0.04	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Total des individus	106.240	6.800	16.640	2.840	38.600	17.200	36.440	11.960	24.760	113.320	50.080	155.560	32.400	52.240	26.680	11.000	20.800	32.720	49.440	10.240	13.420	

La composition générique des populations est identique à chaque station (tableau 1). La distribution géographique des organismes est semblable pour toute la zone étudiée. Cette homogénéité est confirmée par l'étude du rapport carbone-azote (C/N).

Omori (1969) a mis en évidence que le rapport C/N varie pour différentes espèces de 3,5 à 11,6 et que des variations de 1 à 10 de ce rapport peuvent être attribuées, pour la population, à la composition spécifique, au sex ratio, à l'âge des organismes et aux conditions écologiques.

Nous avons mesuré un rapport C/N moyen de 4,23 avec des variations de 10 % suivant les stations. Le coefficient de corrélation entre le carbone et l'azote est de 0,98 ; la droite de régression passe par l'origine (fig. 1). Ce rapport peut être considéré comme constant pour tous les prélèvements.

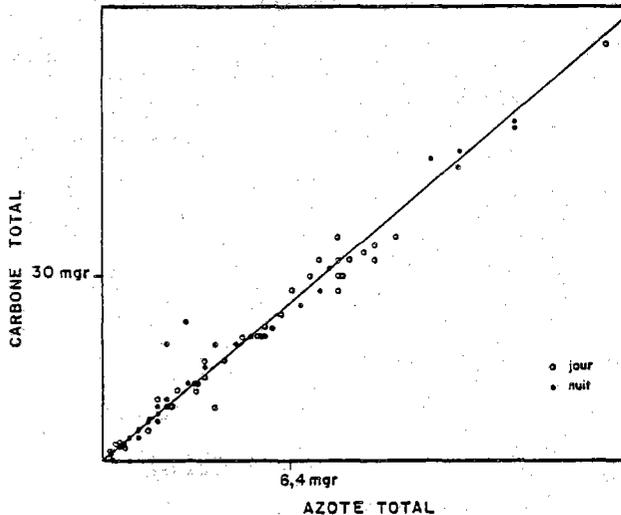


Figure 1 – Droite de régression des mesures de carbone total du zooplancton en fonction de l'azote :  $C = 4,61 N$  ; coefficient de corrélation 0,99.

On doit, par ailleurs, remarquer le régime alimentaire commun de ces espèces. Exceptés les Chaetognathes et les Siphonophores, le seul carnivore *sensu stricto* est le Copépode *Euchirella* qui a été pêché uniquement en profondeur dans les stations du large, éloignées de la zone d'upwelling. Pour les autres zooplanctontes, le régime omnivore est généralement reconnu ; certains présentent des tendances herbivores ou carnivores suivant la quantité et la qualité de la nourriture rencontrée (Boucher, 1970).

Les variations de la composition générique, de la distribution, du rapport C/N et du régime alimentaire du zooplancton sont de trop faible amplitude pour influencer sur la réponse de l'activité enzymatique. Ceci permet de considérer la population comme un "individu moyen", somme des organismes qui la composent, et de comparer les mesures effectuées sur le zooplancton total pour chacune des stations avec les autres paramètres écologiques.

#### Relations entre activité amylasique et comportement alimentaire

Dix espèces différentes ont pu être isolées à partir des prélèvements ; une activité amylasique est décelée pour chacune d'entre elles. Les valeurs absolues de l'activité spécifique de l'amylase (1) et les amplitudes les plus grandes ont été mesurées pour les espèces à tendance herbivore, les plus faibles pour les espèces carnivores (fig. 2).

Cependant, la comparaison des valeurs d'activité spécifique entre les espèces doit être interprétée avec prudence. En effet, le nombre de mesures est inégal pour chaque catégorie, les espèces les plus fréquemment et les plus abondamment capturées ont permis un nombre supérieur de mesures ; les captures ne sont pas réparties régulièrement sur la journée ; il n'a pas toujours été possible de pêcher simultanément des espèces herbivores et des espèces carnivores.

L'activité spécifique des individus conservés à bord pour expérimentation, décroît en fonction de la durée du jeûne (fig. 3). La courbe est semblable pour les cinq expériences : forte activité enzymatique lors de la capture, qui persiste durant 12 heures parfois, puis décroissance rapide jusqu'à un niveau stationnaire probablement équivalent au métabolisme basal.

(1) La quantité d'amylase synthétisée est proportionnelle au nombre d'individus (cette relation sera vérifiée dans l'étude statistique). Ce sont donc les variations de l'activité spécifique amylasique qui peuvent présenter un intérêt écologique.

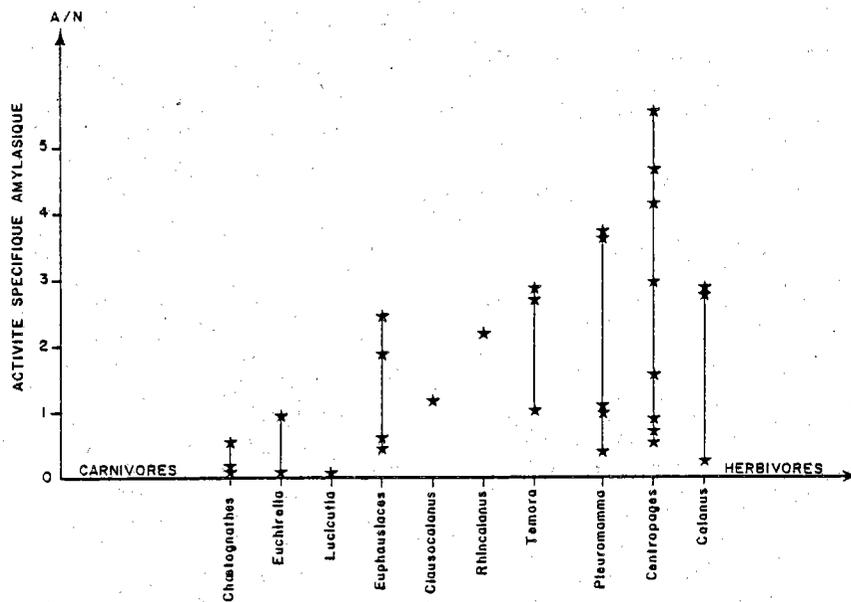


Figure 2 - Variations de l'activité spécifique de l'amylase mesurée *in situ* pour divers organismes zooplanctoniques, prélevés sur différentes stations.

Pour une même espèce les valeurs initiales de l'activité spécifique de l'amylase varient. Ceci peut être expliqué par les différences de localisation et d'heure des captures. Les individus prélevés dans des zones à forte biomasse phytoplanctonique ont une activité plus élevée que ceux prélevés dans une zone pauvre.

Nous avons montré l'influence du régime alimentaire, du jeûne et des conditions du milieu sur les variations de l'activité spécifique amylasique. Les deux premiers points constituent un argument biologique

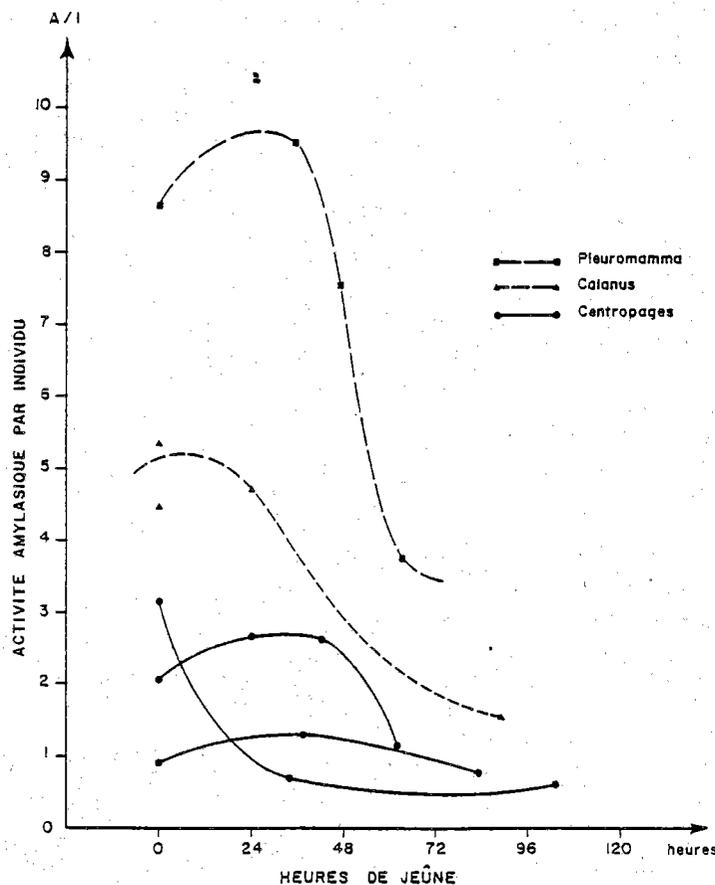


Figure 3 - Décroissance du taux d'activité amylasique par individu en fonction du nombre de jours de jeûne.

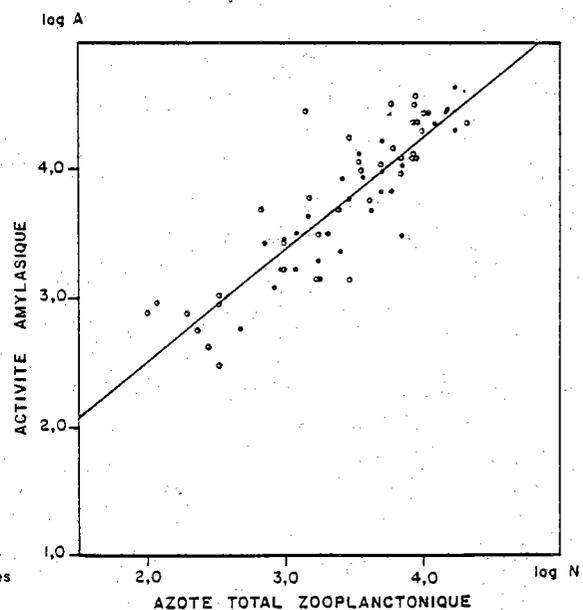


Figure 4 - Droite de régression  $\log A = f \log N$ . Prélèvements de jour  $\circ$  et la nuit  $\bullet$ . (Coefficient de corrélation 0,87).

de la relation entre la nutrition et cette activité enzymatique. Nous pouvons vérifier, sur l'ensemble des prélèvements, que la biomasse phytoplanctonique, représentative de la nourriture disponible, est le facteur écologique lié aux variations du taux d'activité spécifique de cet enzyme.

#### Etude des corrélations entre activité amylasique et facteurs écologiques

L'étude statistique des prélèvements montre la liaison entre l'activité amylasique A et la biomasse zooplanctonique N exprimée en quantité d'azote. Le coefficient de corrélation est de 0,66 significatif au seuil 2,5 %. Cette corrélation est améliorée après une transformation logarithmique des données (fig. 4). Le coefficient de corrélation est alors de 0,87 significatif au seuil 1 %. La pente de la droite de régression  $\log A = f(\log N)$  est égale à 1,1. Ce coefficient n'est pas significativement différent de 1 (test T sur coefficient de régression non significatif). La transformation logarithmique des données permet une normalisation de la distribution des mesures, condition nécessaire à l'application des tests statistiques. Elle permet également une linéarisation des relations multiplicatives avant corrélation. Nous pouvons proposer les modèles suivants :

- 1)  $A = kN$
- 2)  $A = kN.R$   
R = variable résiduelle inconnue.

Rien ne permet d'éliminer avec certitude l'une des deux causes d'amélioration et de choisir entre les deux modèles proposés. Toutefois nous avons montré précédemment l'influence des facteurs externes sur l'activité spécifique. Ceci nous conduit à expliciter A/N en fonction du résidu R que l'on identifie aux paramètres suivants :

- $\varphi_2$  : valeur maximale de la quantité de chlorophylle a en microgrammes par litre pour la tranche d'eau échantillonnée pour le zooplancton.
- $\varphi_3$  : quantité de chlorophylle a en milligramme par mètre carré pour cette même tranche d'eau.
- P : quantité de protéines en milligramme par mètre carré des particules de taille inférieure à 50 microns.
- N : azote total du zooplancton en milligramme par mètre carré.

Les prélèvements ont été scindés en trois groupes : de nuit (n), de jour (j), global (g). Les limites horaires du jour et de la nuit ont été choisies à partir des résultats de mesure d'activité amylasique sur les filets horizontaux périodiques et des heures du lever et du coucher du soleil pour la campagne. La nuit ainsi délimitée commence à 21 heures pour se terminer à 7 heures 30.

Les résultats des corrélations entre ces paramètres et l'activité enzymatique spécifique sont énumérés dans le tableau 2.

Tableau 2.

	$\log \varphi_2$	$\log \varphi_3$	$\log P$	$\log N$	$\log \text{ prof.}$
$\log \frac{A}{N}$ global	0.193	0.195	- 0.002	0.163	- 0.173
$\log \frac{A}{N}$ jour	- 0.011	0.000	- 0.263	0.173	- 0.114
$\log \frac{A}{N}$ nuit	0.356	0.333	0.247	0.162	- 0.104

L'examen des résultats présentés dans le tableau 2 met en évidence que :

- la biomasse phytoplanctonique seule est liée à l'activité spécifique amylasique. Les coefficients de corrélation pour ce paramètre sont les plus grands en valeur absolue, ils approchent la significativité au seuil de 10 %.
- cette relation n'est mise en évidence que pour les mesures effectuées la nuit.

La faible valeur des coefficients de corrélations peut être attribuée à l'expression de la biomasse phytoplanctonique.  $\varphi_2$  représente la valeur de concentration maximale de chlorophylle a généralement localisée en surface ;  $\varphi_3$  représente la valeur moyenne sur la profondeur de pêche zooplanctonique. Nous devons de même tenir compte de la profondeur dans les prélèvements zooplanctoniques. On distingue les prélèvements de surface (0-100 m) de ceux de profondeur (> 100 m).

Les résultats des corrélations montrent une augmentation des coefficients qui deviennent significatifs (tableau 3). De plus l'amélioration des corrélations nocturnes par rapport aux corrélations diurnes est significative au seuil 10% (testées suivant les variables auxiliaires de Fisher).

Tableau 3.

		$\log \varphi_2$	$\log \varphi_3$
$\log \frac{A}{N}$	Jour	Prof.	0.18
		Surf.	- 0.09
	Nuit	Prof.	0.38
		Surf.	0.42

Ce phénomène montre les limites de l'utilisation de la quantité de chlorophylle a comme mesure de la quantité de nourriture ; son expression doit tenir compte de la distribution verticale comparée du zooplancton et de la nourriture. Ces problèmes seront discutés ultérieurement.

La relation entre activité enzymatique digestive et quantité de nourriture, ne peut être mise en évidence que pour les prélèvements de nuit (tableaux 2 et 3). La biomasse phytoplanctonique n'ayant pas de rythme nycthéral, on peut en conclure que l'activité digestive ne se manifeste que la nuit. Ce raisonnement est confirmé par les mesures périodiques en points fixes de l'activité spécifique de l'amylase sur des pêches horizontales (fig. 5). La courbe de variations d'activité en fonction de l'heure fait apparaître ce même rythme journalier avec un maximum nocturne suivi d'un minimum diurne.

L'étude statistique nous a permis de mettre en évidence une corrélation significative entre les logarithmes de l'activité spécifique et de la biomasse phytoplanctonique.

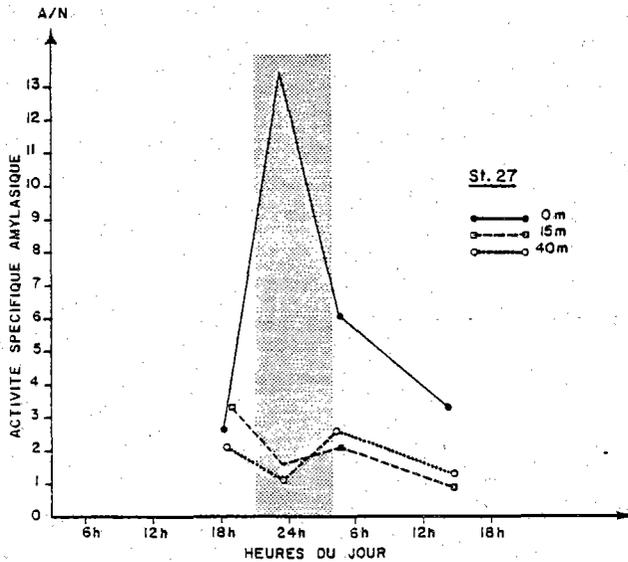


Figure 5 - Variations périodiques de l'activité spécifique de l'amylase en fonction de l'heure mesurées sur des prélèvements horizontaux en point fixe.

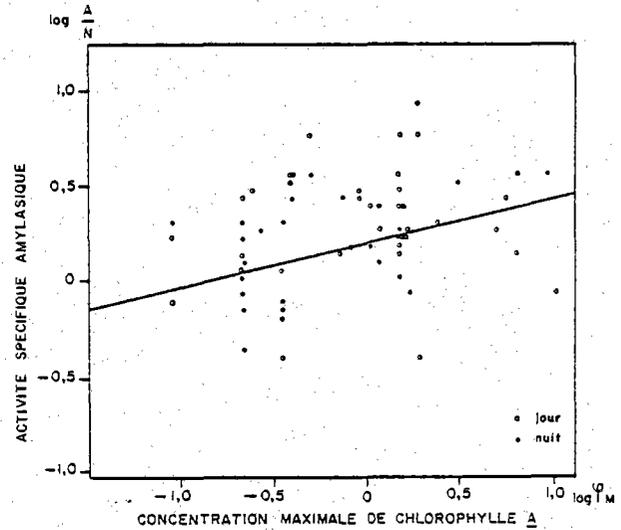


Figure 6 - Droite de régression de l'activité spécifique en fonction de la biomasse chlorophyllienne après transformation logarithmique.

La droite de régression  $\log \frac{A}{N} = \alpha \log \varphi + \log \lambda$  (fig. 6) traduit une relation de la forme :

$$\frac{A}{N} = \lambda \varphi^\alpha$$

( $\alpha$  = pente,  $\lambda$  = résidu, de la droite de régression  $\log A/N = f(\log \varphi)$ ).

L'ensemble de ces résultats montre que la quantité d'amylase synthétisée est proportionnelle à la quantité de nourriture présente. C'est un nouvel argument de la valeur de l'activité spécifique amylasique en tant qu'indice de la nutrition.

## DISCUSSION

L'existence d'un rythme physiologique journalier de la nutrition, chez les Crustacés, n'a été que très rarement mise en évidence. Les rythmes digestifs connus concernent le crabe *Thalamita* (Van Weel, 1960) et la crevette *Penaeus kerathurus* (Van Wormhoudt *et al.*, 1972).

Cette étude constitue la première vérification d'une activité digestive périodique chez les Copépodes. Un tel rythme n'avait jamais été mis en évidence *in situ*.

Ce rythme enzymatique quotidien conduit à rechercher un comportement nutritif périodique des zooplanctontes. Une telle hypothèse a été formulée de nombreuses fois depuis Esterly (1919). Mac Alister (1966) démontre mathématiquement que le grazing nocturne aurait un meilleur rendement que le grazing continu. Il est logique de penser qu'un rythme digestif doit se traduire par un rythme de l'alimentation et qu'il existe des rapports entre le comportement alimentaire et les migrations nycthémerales. Les organismes pourraient migrer, pour se nourrir, vers les zones à quantité, ou qualité, optimale de nourriture. En ce qui concerne les consommateurs de phytoplancton, cette migration doit se faire vers la surface.

Ceci pose le problème de la distribution verticale des animaux et de ses variations dans le temps. Les prélèvements verticaux qui intègrent la distribution spatiale ne conviennent pas pour une telle étude ; les quelques prélèvements horizontaux effectués n'ont pas permis de mettre en évidence une migration nycthémerale.

L'amélioration des corrélations entre l'activité digestive et le phytoplancton après fractionnement des mesures en catégories de profondeurs, peut être discutée. Cette amélioration montre que le phytoplancton n'exerce pas la même influence sur les animaux de surface et ceux de profondeur. C'est la quantité maximale de chlorophylle *a* qui intervient pour les animaux des couches superficielles ; la quantité totale disponible sur la tranche d'eau donne une meilleure corrélation pour les animaux de profondeur. Ceci pourrait s'expliquer par une tendance des animaux de surface à se concentrer au niveau le plus riche en nourriture. Ceci traduit peut-être également la prépondérance en surface des animaux à régime alimentaire plus franchement herbivore.

Ces résultats montrent la limite de la méthodologie choisie et permettent de définir une stratégie pour une prochaine étude. L'échantillonnage du zooplancton doit rendre compte des variations dues aux phénomènes mis en évidence : rythme journalier de la nutrition et son influence sur la distribution spatiale. De même la nourriture disponible doit être traduite par une mesure tenant compte de sa qualité, de sa quantité et de sa distribution. Une telle méthodologie nous permettrait peut-être de distinguer dans le zooplancton les animaux à tendance herbivore de ceux à tendance carnivore.

Dans la zone d'upwelling présentée ici les seules causes de variations perceptibles, sont liées aux conditions trophiques. Cette caractéristique nous a permis de montrer la relation entre quantité de nourriture et activité spécifique. Avec une méthodologie mieux adaptée, en s'affranchissant des conditions d'homogénéité et d'équilibre des populations, il devient possible de comparer des régions géographiques ou des périodes de cycles distincts.

Les arguments présentés (régime alimentaire, jeûne, influence de la nourriture) ne constituent qu'un ensemble de conditions nécessaires pour démontrer la valeur d'indice de nutrition de l'activité spécifique de l'amylase. Une justification plus directe est recherchée au laboratoire par l'étude de la corrélation avec la quantité de nourriture ingérée. Cependant de nombreux auteurs admettent que la quantité de nourriture ingérée est une fonction de la nourriture disponible. L'activité spécifique de l'amylase devient une mesure potentielle de la nourriture ingérée ; après étalonnage, elle serait une estimation de la mortalité du phytoplancton par grazing. L'équation proposée est momentanément celle qui traduit le mieux le phénomène observé. Nous ne discuterons pas dans cet article l'adéquation de l'expression mathématique à la relation entre l'activité spécifique de l'amylase et la concentration de chlorophylle.

## CONCLUSIONS

1) L'activité spécifique amylosique est étudiée comme indice de mesure de la nutrition zooplanctonique. 75 prélèvements verticaux, 31 horizontaux, 5 expérimentations à bord et 10 espèces différentes sont analysées.

2) L'étude systématique des populations montre la présence prépondérante des Copépodes (95 %), l'homogénéité spécifique et le régime alimentaire général omnivore de ces populations.

3) L'expérimentation sur des espèces isolées montre que l'activité spécifique amylasique varie avec le type du régime alimentaire des espèces testées et décroît avec la durée du jeûne.

4) Un rythme journalier de l'activité digestive est observé *in situ*.

5) L'étude statistique des corrélations met en évidence que cet indice est lié à la quantité de chlorophylle *a* par une relation de la forme :

$$\frac{A}{N} = \lambda \varphi^\alpha$$

6) Les relations entre l'activité spécifique amylasique, la quantité de nourriture et le comportement alimentaire confirment sa valeur d'indice de nutrition.

#### REFERENCES

- Aleem A.A., 1955. Measurement of plankton populations by triphenyltetrazolium chloride. *Kieler Meeresforsch.*, 11 : 160-173.
- Bond R.M., 1934. Digestive enzymes of the pelagic copepods *Calanus finmarchicus*. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 67 : 461-465.
- Boucher J., 1970. Ecologie et relations trophiques du zooplancton en Méditerranée nord occidentale. *Thèse spéc. Fac. Sci. Paris*, Ronéo : 109 pp.
- Boucher J., Bougault H., Martinais J., 1974. Ship-board precision weighing. *Deep-Sea Res.*, 21 : 683-687.
- Curl H.Jr., Sandberg J., 1961. The measurement of dehydrogenase activity in marine organisms. *J. mar. Res.*, 19 : 123-138.
- Esterly C.O., 1919. Reactions of various plankton animals with reference to the diurnal migrations. *Univ. Calif., Publ. Zool.*, 26 : 81-129.
- Fulsom T.R., Mc Ewen G.F., Johnson M.W., 1954. A statistical analysis of the performance of the Fulsom plankton splitter based upon tests observations. *Arch. Met. Geophys. u. Klimatol (Ser. A.)*, 7 : 502-527.
- Mc Allister C.D., 1969. Aspects of estimating zooplankton production from phytoplankton production. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26 : 199-220.
- Omori M., 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 3 (1) : 4-10.
- Packard T.T., 1969. The estimation of the oxygen utilization rate in sea water from the activity of the respiratory electron transport system in plankton. Ph. D. thesis. Univ. Wash., Seattle.
- Samain J.F., Boucher J., 1974. Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 50(2) (sous presse).
- Street H.V., Bergmeyer H.U., 1965. *Methods of enzymatic analysis*. Academic Press : 854-858.
- Van Weel P.B., 1960. On the secretion of digestive enzymes by the marine crab *Thalamita crenata*. *Zeit. Vergl. Physiol.*, 43 : 567-577.
- Van Wormhoudt A., Ceccaldi H.J., Le Gal Y., 1972. Activité des protéases et amylases chez *Penaeus kerathurus* : existence d'un rythme circadien. *C.R. Acad. Sci. Paris, (Sér. D)* 274 : 1208-1211.

#### REMERCIEMENTS

Ce manuscrit est inscrit sous le n° de contribution 176 au Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

Annexe n° 3 : 1975, Etude de la Nutrition du Zooplancton en Zone  
d'Upwelling par la Mesure des Activités Enzymatiques  
Digestives.

*Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.*, 1975, pp. 329-341  
 Harold Barnes, Editor  
 Aberdeen University Press

## ÉTUDE DE LA NUTRITION DU ZOOPLANCTON EN ZONE D'UPWELLING PAR LA MESURE DES ACTIVITÉS ENZYMATIQUES DIGESTIVES<sup>1</sup>

J. BOUCHER et J. F. SAMAIN

*Centre Océanologique de Bretagne, Brest, France*

**Resumé:** La nutrition du zooplancton d'un écosystème d'upwelling est étudiée dans les conditions du milieu par la mesure des activités de l'amylase et des protéases. L'hypothèse de la signification d'indice de nutrition de l'activité spécifique de l'amylase est confirmée par une corrélation avec l'indice de broutage de Lorenzen. L'absence de corrélation entre ces deux activités enzymatiques permet de définir le régime alimentaire des principaux composants de la population. Les variations de l'activité trophique de *Calanus*, *Temora*, *Acartia* et *Podon* sont décrites et discutées en fonction des conditions écologiques et trophiques.

**Abstract:** The feeding of the zooplankton has been studied in the natural environment of an upwelling ecosystem by measurements of amylase and protease activities. The hypothesis of enzymatic specific activity as a nutritional index is extended by a correlation with Lorenzen's grazing index. There is no correlation between amylase and protease activity so the diet of the populations is described by the ratio of these two enzymatic activities. Variations of relative feeding rate for *Calanus*, *Temora*, *Acartia*, *Podon*, and for the total sample are discussed in relation to the ecological and trophic characteristics of the environment.

### INTRODUCTION

L'étude de la nutrition du zooplancton dans les conditions du milieu par les méthodes de la physiologie, est particulièrement délicate. En effet, la petite taille et la fragilité des organismes jointes à la difficulté de reproduire "in vitro" les conditions naturelles, rendent difficiles l'extrapolation au domaine marin des mesures effectuées en laboratoire. Nous avons mis au point une méthode d'estimation de la nutrition des animaux *in vivo* en nous basant sur le principe des mécanismes de régulations cellulaires, en particulier au niveau des synthèses enzymatiques. La valeur d'indice de nutrition, des activités de l'amylase et des protéases, est déjà établie pour divers organismes, Vertébrés et

<sup>1</sup> Contribution no. 313 du Département Scientifique.

Invertébrés. La relation entre ces deux paramètres est complexe. En effet les activités enzymatiques, régulées par de nombreux facteurs, apparaissent comme une fonction de la biologie des organismes (âge, conditions de développement, état physiologique) aussi bien que des conditions de nutrition: comportement alimentaire, régime, taux d'ingestion. Cependant l'influence des variations de ces conditions trophiques sur l'activité des enzymes digestives a été mise en évidence. Ben Abdeljlil & Desnuelle (1963) et Reboud *et al.*, (1966) mettent en évidence chez le rat, l'adaptation des enzymes pancréatiques à la composition du régime; Lebas, Corring & Courtot (1971) ont montré, chez le lapin, que la synthèse de l'amylase est stimulée par l'alimentation; Barrington (1962) a rassemblé dans un ouvrage de synthèse les connaissances similaires sur les enzymes digestives des Invertébrés.

Nous avons vérifié la valeur d'indice de la nutrition de l'amylase pour les Copépodes (Boucher & Samain, 1974). Deux types de travaux sont entrepris parallèlement: une vérification expérimentale des facteurs internes et externes influençant les sécrétions enzymatiques digestives, et d'autre part une application aux problèmes écologiques. Ce sont les résultats obtenus dans ce deuxième domaine qui font l'objet de l'étude présentée ici.

Les activités de l'amylase et des protéases du zooplancton ont été mesurées au cours des campagnes *Cineca III* et *Cineca V du N.O. Jean Charcot* dans les zones de remontée d'eau profonde du Maroc et de Mauritanie. Ces mesures permettent: de mettre en évidence la corrélation de ce nouvel indice amylassique avec le pourcentage de dégradation des pigments chlorophylliens, d'expliquer et de quantifier l'influence des variations de la composition faunistique. Le régime alimentaire des principaux composants des populations est défini; les variations de ce régime alimentaire et de l'activité trophique des populations ou des individus sont discutées en fonction des conditions écologiques.

#### MATERIEL ET METHODES

##### PRÉLÈVEMENTS

Le filet W.P.2. et le filet à larve type F.A.O., respectivement de 200 et 500  $\mu\text{m}$  de vide de maille, ont été utilisés pour prélever les échantillons. Nous les désignerons par les initiales W.P. et F.L. Les traits de pêches sont horizontaux, à des profondeurs échelonnées entre la surface et le fond. Les stations ont été choisies suivant leurs caractéristiques physicochimiques et biologiques pour décrire les divers stades d'évolution des processus d'enrichissement par remontée d'eau profonde

(Fig. 1). Une expérience pour suivre l'évolution dans le temps d'une même masse d'eau marquée par une bouée dérivante, a été réalisée par des prélèvements périodiques. En station les prélèvements ont été répétés périodiquement toutes les quatre heures pendant 48 à 70 heures pour s'affranchir de la variabilité due aux rythmes à courtes périodes du type circadien.

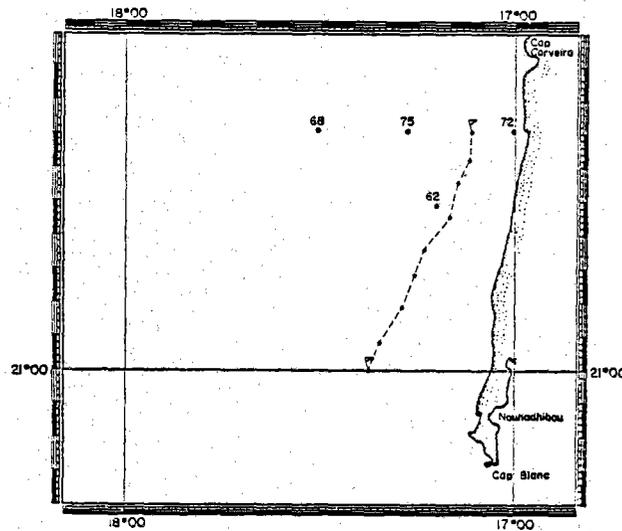


Fig. 1. Disposition des stations et points de prélèvements suivant le trajet de la bouée laboratoire au cours de la campagne *Cineca V*.

#### MÉTHODES DE DOSAGE

Les pêches sont fractionnées en trois aliquotes respectivement utilisées pour l'inventaire faunistique, le tri d'organismes, les mesures biochimiques. Les activités enzymatiques sont dosées sur le broyat d'une aliquote de la pêche et sur des individus triés par catégories spécifiques. L'activité des protéases est mesurée par le dosage des acides aminés libérés à partir de la caséine. L'amylase est dosée par une méthode iodométrique. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry. L'ensemble des techniques utilisées a fait l'objet d'une mise au point adaptée aux propriétés physico-chimiques des enzymes ainsi qu'à la nature du matériel biologique (Samain & Boucher, 1974). Les activités enzymatiques de l'échantillon sont rapportées à son poids de protéines solubles. Les valeurs d'activités peuvent ainsi être comparées entre elles indépendamment des variations de biomasse. Nous désignerons cette valeur par le terme activité spécifique de l'amylase ou des protéases.

## RESULTATS

## COMPOSITION FAUNISTIQUE

Les échantillons prélevés au filet W.P.2 sont essentiellement constitués, pour la région mauritanienne, de Copépodes, de Cladocères et de Chaethognathes. Les Copépodes représentent 80 à 95% du nombre d'individus. Les genres rencontrés sont: *Calanus* sp.<sup>1</sup>; *Clausocalanus*, *Euchaeta*, *Temora*, *Centropages*, *Pleuromamma*, *Candacia*, *Acartia*, *Oithona*, *Oncaea*, *Corycaeus* et *Euterpina*. Ils sont présents dans toutes les pêches et les grosses biomasses sont dues aux abondances de *Calanus*, d'*Acartia* ou d'*Oncaea*. Ces genres sont généralement représentés par une seule espèce<sup>2</sup> par exemple: *Calanoides carinatus* (Krøyer), *Temora stylifera* (Dana), *Acartia clausi* Giesbrecht. Les Cladocères appartiennent à l'espèce *Podon intermedius* Lillejborg. A ce niveau systématique détermination, la composition qualitative des prélèvements est homogène pour toutes les stations. Par contre des variations de biomasse et de rapports entre les différents composants des populations ont été observé. Les pourcentages moyens d'abondance des principaux genres sont résumés dans le Tableau I. On enregistre des variations de l'ordre de 1 à 5 suivant les stations. Toutefois la variabilité de l'échantillonnage dans une même station est d'un ordre de grandeur voisin. L'influence sur ces variations de l'hétérogénéité des distributions verticales des organismes, et des conditions écologiques, ainsi que des comparaisons avec d'autres zones d'upwelling font l'objet d'une autre étude (Boucher, en prep.). Les pêches au filet à larve F.L. complètent cette description de la faune par la capture d'individus de tailles plus importantes. Ce sont quelques larves de Crustacés et de Poissons et un grand nombre de Siphonophores.

## CORRÉLATION AVEC L'INDICE DE GRAZING

Lorenzen (1967) considère que la principale source de phaeopigments est due au broutage des Copépodes sur le phytoplancton. Le rapport de la quantité de pigments dégradés à la somme des pigments chlorophylliens dégradés et non dégradés constitue donc un indice de grazing. Cette théorie est étayée par des observations sur la distribution relative du phyto- et du zooplancton et par une corrélation positive avec la biomasse zooplanctonique. Il était nécessaire de comparer cet indice avec l'activité enzymatique comme estimation de la nutrition. Au cours

<sup>1</sup> Ce genre a été récemment révisé et nous engloberons sous le terme *Calanus* les anciennes et nouvelles dénominations.

<sup>2</sup> Le résultat des mesures sur les individus triés au niveau spécifique sur le bateau, sont désignés par le nom du genre sur les illustrations et le texte.

de la campagne *Cineca-Charcot III* l'activité spécifique amylasique du zooplancton et les pourcentages de phaeophytine dans les pigments phytoplanctoniques ont été mesurés simultanément.<sup>1</sup> Cette comparaison montre que l'activité spécifique de l'amylase croît avec le pourcentage de pigments chlorophylliens dégradés (Fig. 2). La corrélation est significative au seuil 5%, coefficient de corrélation  $r = 0,50$ .

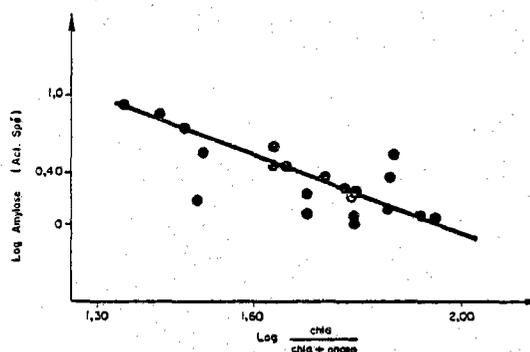


Fig. 2. Corrélation de l'activité spécifique amylasique (en ordonnée) avec l'indice de grazing de Lorenzen après transformation logarithmique des valeurs;  $r = 0,50$ : mesures faites lors de la campagne *Cineca V*.

#### LA RÉGIME ALIMENTAIRE ET SES VARIATIONS

Une activité amylasique et une activité protéasique ont été mises en évidence pour tous les Copépodes et le Cladocère étudiés. Ces organismes sont donc susceptibles de digérer des particules d'origine animale ou végétale. Pour préciser le régime alimentaire de ces omnivores, nous avons comparé les mesures de deux séries d'échantillons prélevés simultanément avec les filets W.P.2. et F.L. en deux stations (Stn 72 et 75). Les échantillons prélevés au filet à larves sont composés de 30 à 80% de Siphonophores et pour le reste de Copépodes et de Cladocères. Les Copépodes de petite taille, *Corycaeus*, *Oithona*, *Oncaea* et les formes juvéniles ne sont pas capturés. La comparaison des courbes (Fig. 3) montre une bonne corrélation entre les activités spécifiques de l'amylase des deux types d'échantillons. Par contre les variations de l'activité protéasique sont indépendantes pour les deux échantillons dans les deux stations. L'activité amylasique correspond à l'activité des *Calanus*, *Clausocalanus*, *Candacia*, *Temora*, *Acartia*, *Pleuromamma* et *Podon*, seuls organismes capturés par les deux types de filet.

La différence qui se situe au niveau des Siphonophores très abondants

<sup>1</sup> Les mesures de pigments chlorophylliens nous ont été communiquées par J. Neveux.

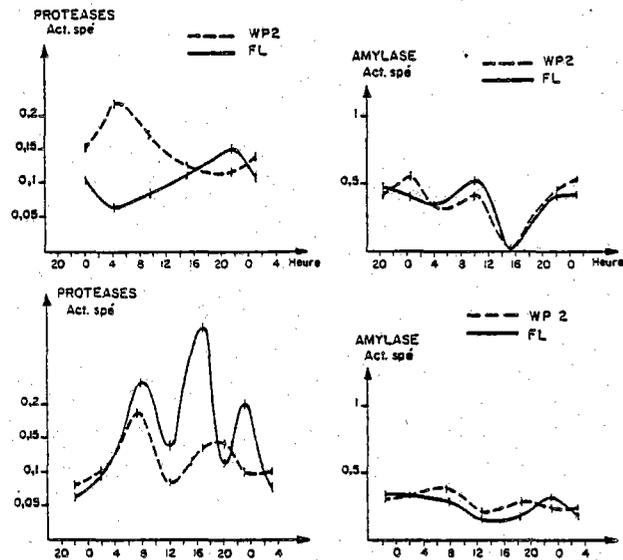


Fig. 3. Comparaison des activités spécifiques de l'amylase et des protéases pour deux séries d'échantillons prélevés au filet W.P.2. et au filet à larve en deux stations (72 et 75) de la campagne *Cineca V*.

dans les pêches prélevées au filet à larves n'affecte pas l'activité amylasique. Par contre elle affecte l'activité protéasique qui montre une grande variabilité d'une station à l'autre. Ceci tend à confirmer le régime carnivore des Siphonophores.

L'expérience réalisée en suivant la bouée dérivante permet de préciser ces premiers résultats. L'activité spécifique de l'amylase est tracée en fonction de la succession dans le temps des prélèvements (Fig. 4). Il n'y

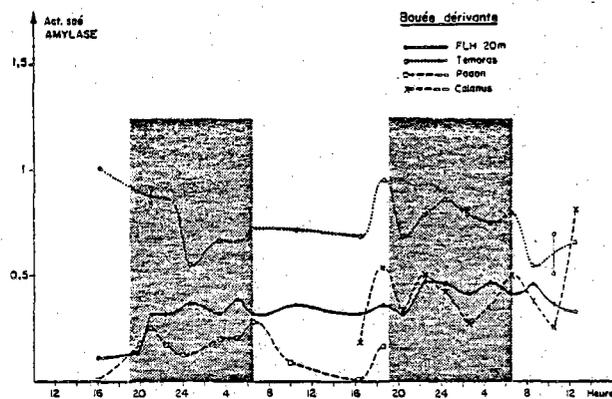


Fig. 4. Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement et de trois espèces triées à partir d'une aliquote, suivant le parcours d'une bouée dérivante marquant une masse d'eau.

a pas d'augmentation nette de cette activité. Sur la même courbe nous avons porté l'activité spécifique mesurée pour *Temora*, *Calanus* et *Podon*. Ces trois genres sont classés par ordre d'activité décroissante et leur activité moyenne apparaît également constante.

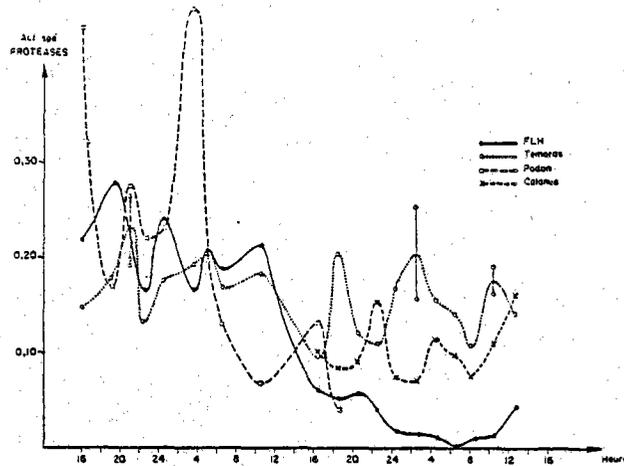


Fig. 5. Variations de l'activité spécifique des protéases du prélèvement et de trois espèces triées à partir d'une aliquote, suivant le parcours d'une bouée dérivante marquant une masse d'eau.

La même représentation est adoptée pour l'activité spécifique des protéases (Fig. 5). On remarque une décroissance de l'activité protéasique du prélèvement qui correspond à la décroissance d'activité des *Podon*. Là encore, *Temora* et *Calanus* ont une activité moyenne constante. Ceci confirme les résultats obtenus pour la comparaison des deux types de prélèvements: pour un même individu il n'y a pas de corrélation entre les activités enzymatiques amylasiques et protéasiques. Ceci est en accord avec la stimulation spécifique des synthèses d'enzymes digestives, par la nature des aliments ingérés montrée chez le rat par Marchis-Mouren, Pasero & Desnuelle (1963). Du rapport entre ces deux activités enzymatiques nous pouvons déduire la constitution du régime alimentaire:

Au niveau spécifique *Podon intermedius* apparaît comme un omnivore à forte tendance carnivore (amylase faible et constante, protéases très variables à forte amplitude), *Calanus* et *Temora* comme des omnivores. *Podon* montre une variation des caractéristiques de la nutrition au cours de l'expérience.

Au niveau des peuplements cette variation peut être attribuée à deux causes: disparition des Siphonophores dans les prélèvements et

diminution de l'activité carnivore de *Podon*. Il est difficile de préciser la part due à chacune de ces causes; de plus il peut s'agir d'une variation du régime alimentaire. Nous avons pu mettre en évidence un tel changement de régime pour *Calanus* et *Temora*. Ces deux genres sont triés dans les prélèvements effectués en deux stations choisies l'une dans la tache de remontée en surface d'eau profonde (Stn. 72) et l'autre en dehors, au-delà du front thermique (Stn. 75). Elles sont distantes de 10 milles nautiques. Les prélèvements y sont effectués successivement avec une périodicité de 4 heures et répétés pendant soixante heures. Les valeurs des activités amylasique et protéasique sont tracées en fonction du temps (Fig. 6) pour chacun des deux genres *Temora* et *Calanus* à chacune des deux stations.

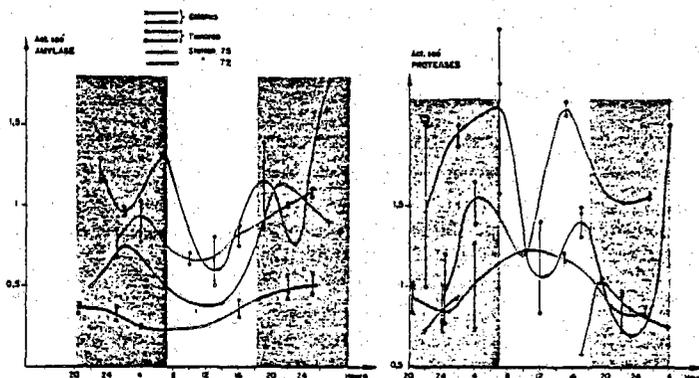


Fig. 6. Comparaisons de l'activité spécifique de l'amylase et des protéases de *Temora* et de *Calanus* pour les Stations 27 et 75.

On remarque une nouvelle fois l'absence de corrélation entre l'activité amylasique et l'activité protéasique. L'activité spécifique des protéases présente une grande variabilité mais les niveaux moyens sont confondus pour les deux stations. Au contraire l'amylase montre une augmentation d'activité à la Station 72 pour *Calanus* et *Temora*. Nous sommes en présence d'une accentuation du caractère herbivore de ces deux Copépodes.

#### VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ NUTRITIVE

Nous avons ensuite comparé l'activité amylasique des prélèvements effectués au filet W.P.2. aux différentes stations (Figs 7 et 8). L'amplitude des variations croît avec le niveau moyen de l'activité. On remarque un gradient d'activité qui permet un classement des stations, soit par ordre décroissant d'activité: Stations 68, 62, 75 et 72. Ce classement

correspond à l'éloignement de la côte. La radiale ainsi définie, perpendiculaire à la côte, recoupe les gradients de paramètres hydrologiques et biologiques. Schématiquement en effet, on peut distinguer parallèlement à la côte au niveau de la Station 72 une tache de remontée d'eau profonde à faible température et riche en phytoplancton, puis vers le large une élévation de la température accompagnée d'une augmentation de la teneur en oxygène dissous et de la stabilité hydrologique. La biomasse phytoplanctonique diminue légèrement et sa distribution verticale est très homogène. La production phytoplanctonique et la biomasse zooplanctonique s'accroissent également vers le large. L'ensemble de ces caractéristiques écologiques sont résumées dans le Tableau II (Nival & Gostan, 1975). Il apparaît ainsi une augmentation de l'activité trophique de la population mésozooplanctonique en fonction de l'amélioration des conditions écologiques. Nous pouvons préciser quels sont les organismes responsables de cette augmentation.

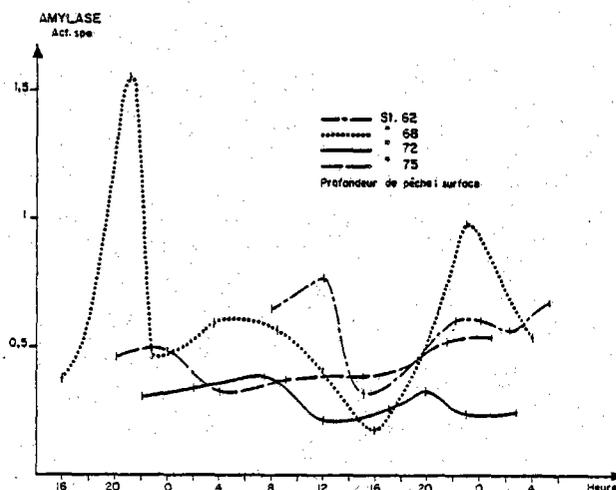


Fig. 7. Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement en fonction de l'éloignement de la côte: pêches effectuées en surface au filet W.P.2.

En effet les variations d'activité amylasique de *Calanus* et *Temora* traduisent une augmentation de l'activité nutritive de ces deux Copépodes. *Temora* a toujours une activité trophique supérieure à celle de *Calanus*. Ces deux genres marquent une augmentation de leur activité trophique de la Station 75 à la Station 72 avec un accroissement plus rapide pour *Calanus*. Ceci correspond à l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique. Dans ce cas la température plus froide et les conditions hydrologiques plus instables à la Station 72, zone côtière de remontée d'eau, qu'à la Station 75 n'ont pas d'effet inhibant.

Nous enregistrons le phénomène inverse au niveau des peuplements. C'est donc parmi les autres genres composant les échantillons que nous devons rechercher les responsables de l'augmentation d'activité mesurée de la côte vers le large. Ce genre doit être abondamment représenté

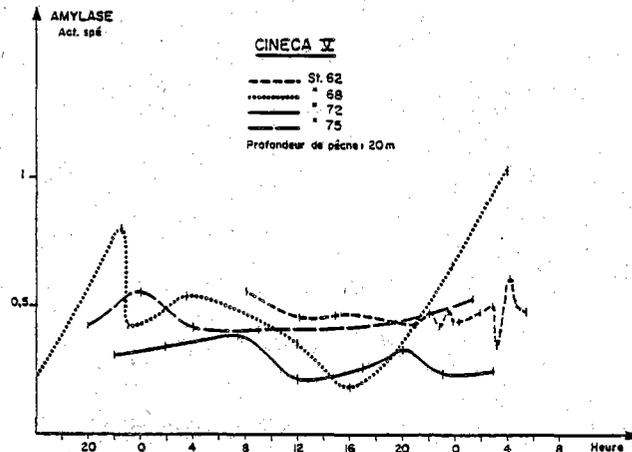


Fig. 8. Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement en fonction de l'éloignement de la côte: pêches effectuées à 20 m de profondeur au filet W.P.2.

pour compenser la variation d'activité de *Calanus* et *Temora*. Nous avons déjà noté que *Podon* avait une activité amylasique inférieure à celle de ces deux Copépodes. La comparaison des pourcentages d'abondance des différentes catégories de la population (Tableau I) fait apparaître la faible représentation de *Calanus* et *Temora* de 1 à 9% ainsi que des *Podon* qui disparaissent vers le large. Ce sont les *Acartia* (35 à 40%) qui dominent en abondance et à un degré moindre les *Onacea* et les *Oithona*. C'est aux *Acartia* que nous attribuons l'augmentation de l'activité trophique herbivore. Pour cette espèce l'influence

TABLEAU I

Comparaisons des pourcentages moyens d'abondance des principaux genres composant les populations mésozooplanctoniques pour trois stations de la campagne *Cineca V*.

<i>Cineca V</i>									
Station	<i>Clausocalanus</i>		<i>Temora</i>	<i>Acartia</i>	<i>Oithona</i>	<i>Oncaea</i>	Copépodes	<i>Euterpina</i>	<i>Podon</i>
Genres	<i>Calanus</i>								
72	0,5	8	9	31	6	14	13	9	4
75	1	2	1	45	0,7	4	7	5	25
68	9	9	1	35	11	15	11	1	4

des conditions écologiques apparaît prépondérante par rapport à la biomasse phytoplanctonique.

#### DISCUSSION

Cette étude sur le comportement nutritif du zooplancton dans son écosystème au moyen d'indices biochimiques spécifiques de l'équipement digestif des animaux comporte deux aspects: la nature des informations obtenues d'une part et les modifications à apporter dans la stratégie de l'étude d'autre part. Nous confirmons des régimes alimentaires connus, notamment pour *Podon intermedius*, *Calanus* et d'une façon plus générale le caractère omnivore du zooplancton introduisant des comportements particuliers d'*Acartia* et de *Temora* qui se révèlent herbivores dans cette étude et pour lesquelles on signale plus généralement des comportements carnivores. Ce caractère omnivore est confirmé par la mise en évidence de possibilités d'adaptation du régime alimentaire des Copépodes aux conditions du milieu. Cette adaptation peut être induite par les conditions trophiques comme c'est le cas pour *Temora* et *Calanus* qui ont une activité amylasique croissante avec la biomasse, ou par d'autres facteurs, les conditions nutritives ne permettant pas toujours d'expliquer les résultats obtenus.

TABLEAU II

Schématisation de la distribution des gradients des paramètres physico-chimiques et biologiques pour quatre stations de la campagne *Cineca V*.

<i>Cineca V</i> / Stat.	Grad. temp. (°C)	Grad. O <sub>2</sub> (ml O <sub>2</sub> dis)	Chloroph. <i>a</i> (µg/l) max. et. moy.	Phaeophyt. %	Product. intégs (mgc./m <sup>2</sup> )	Biomass. zooplant. (mg prot/ coup fil.)
68	16.87 17.08	5.40 5.57	7.5 M=3.20	72 89	2 984	184
62	14.54 16.26	3.13 4.47	4 M=3.62	78 86	1 065	450
75	14.9 18.00	4.20 5.61	7.5 M=2.8	68 100	2 538	150
72	15.62 16.00	3.80 5.66	16 M=3.80	75 87	663	108

En effet, sur la radiale perpendiculaire à la côte nous avons montré que *Temora* et *Calanus* avaient une activité amylasique décroissante de la côte vers le large en relation avec la diminution de la biomasse.

phytoplanctonique (Fig. 6) en opposition avec l'activité croissante d'*Acartia*. Ce comportement particulier pourrait être attribué à la distribution des tailles et particules. La fréquence des petites tailles de particules diminue vers le large tandis que celle des particules de 30  $\mu\text{m}$  augmente<sup>1</sup> (Gostan, comm. pers.). Or l'efficacité de filtration d'*Acartia* est maximale pour des particules de petites tailles (5-10  $\mu\text{m}$ ) alors que *Calanus* et *Temora* ont une efficacité optimale pour de plus grandes particules (35-45  $\mu\text{m}$ ) (Nival & Nival, 1974). Dans ce contexte le comportement nutritif de ces trois genres ne peut être expliqué par les conditions trophiques que s'il y a simultanément une augmentation de la teneur en phytoplancton des particules de 5-10  $\mu\text{m}$  et une diminution de cette teneur pour la catégorie 45  $\mu\text{m}$  de la côte vers le large. Une telle explication paraît peu vraisemblable dans cette zone mauritanienne d'upwelling où les algues phytoplanctoniques en floraison sont des espèces coloniales. Il faut donc accorder une part d'influence au complexe des conditions écologiques dans les variations du régime alimentaire des individus zooplanctoniques.

Au niveau de la stratégie cette étude montre qu'il est nécessaire de trier et de mesurer toutes les espèces sur toute la zone étudiée. Ceci nous permettrait de vérifier des résultats obtenus de façon indirecte. On sait enfin que l'activité protéasique mesurée représente en fait l'activité globale des protéases, uniquement sélectionnées par les conditions physico-chimiques de la méthode de dosage et que des informations plus sélectives seront obtenues par des mesures spécifiques des différentes protéases. Nous avons aussi montré que les différents constituants des peuplements étudiés ne répondent pas de manière uniforme aux conditions écologiques et trophiques; un faible gradient de condition suffit à diversifier leur réponse sur une zone apparemment aussi homogène du point de vue des processus biologiques que l'écosystème d'un upwelling. En particulier la classe des herbivores perd son unité. Ceci augmentera sans doute la difficulté d'estimer la mortalité du phytoplancton par broutage du zooplancton.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARRINGTON, E. J. W., 1962. Digestive enzymes. *Advances in comparative physiology and biochemistry*, Vol. 1, pp. 1-65.
- BEN ABDELJIL, A. & P. DESNUELLE, 1963. Sur l'adaptation des enzymes exocrines du pancréas à la composition du régime. *Biochim. Biophys. Acta*, Vol. 81, pp. 136-149.

<sup>1</sup> J. R. Grall a montré que les variations d'abondance des Diatomées et du nanoplancton confirment ce gradient (comm. pers.).

- BOUCHER, J. & J. F. SAMAIN, 1974. L'activité amylasique indice de la nutrition du zooplancton; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *Téthys*, T. 6, pp. 179-188.
- LEBAS, F., T. CORRING & D. COURTOT, 1971. Equipement enzymatique du pancreas exocrine chez le lapin. Mise en place et évolution de la naissance du sevrage. Relation avec la composition du régime alimentaire. *Annls Biol. anim. Bioch. Biophys.*, T. 11, pp. 393-413.
- LORENZEN, C. J., 1967. Vertical distribution of chlorophyll and phaeopigments: Baja California. *Deep Sea Res.*, Vol. 14, pp. 735-747.
- MARCHIS-MOUREN, G., L. PASERO, & P. DESNUELLE, 1963. Further studies on amylase biosynthesis by pancreas of rats fed on a starch-rich or a casein-rich diet. *Biochim. Biophysic. Res. Comm.*, Vol. 13, pp. 262-266.
- NIVAL, P. & S. NIVAL, 1974. Efficacité de filtration des Copépodes planctoniques, *Annls. Inst. Océanogr., Paris*, T. 49, pp. 135-144.
- NIVAL, P. & J. GOSTAN, 1975. Résultats de la campagne "Cineca-Charcot V" (1er mars-20 avril 1974). *Résultats des campagnes à la mer, Cnexo* (sous presse).
- REBOUD, J. P., G. MARCHIS-MOUREN, L. PASERO, A. COZZONE & P. DESNUELLE, 1966. Adaptation de la vitesse de biosynthèse de l'amylase pancréatique et du chymotrypsinogène à des régimes riches en amidon ou en protéines. *Biochim. Biophys. Acta*, Vol. 117, pp. 351-367.
- SAMAIN, J. F. & J. BOUCHER, 1974. Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. *Annls. Inst. Océanogr., Paris*, T. 50, pp. 199-205.

Annexe n° 4 : 1975, Etude de la Nutrition, du Régime et du Rythme Alimentaire du Zooplancton dans les Conditions Naturelles, par la Mesure des Activités Enzymatiques Digestives.

10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1975. Vol. 2:85-110

*Etude de la nutrition, du régime  
et du rythme alimentaire du zooplancton  
dans les conditions naturelles, par la mesure  
des activités enzymatiques digestives\**

J. Boucher, A. Laurec, J.-F. Samain, et S. L. Smith<sup>1,2</sup>

Centre Océanologique de Bretagne, Centre National pour l'Exploitation des Océans, B. P. 337, 29273  
Brest Cédex, France

et

<sup>1</sup> Duke University Marine Laboratory, Beaufort, North Carolina 28516, U.S.A.

**Abstract**

*Study of the nutrition, the feeding regime and rhythm  
of the zooplankton under the natural conditions,  
through measurement of the digestive enzymatic activities*

The amylase and trypsin activity of the most important zooplankton species has been measured in the upwelling zone of the Spanish Sahara during the "Gibraltar ecophysiological cruise" of the oceanographic vessel Jean Charcot. The analysis of the results was carried out for the double purpose of demonstrating the regulation by the nutrition of the activities of digestive enzymes and utilizing these results to study the feeding behavior under the natural environmental conditions of an ecosystem.

With regard to its biological significance, the influence of the quality and quantity of food available has been demonstrated by a double experimental approach followed by a statistical one. Significant correlations were found between the specific amylase activity and the rates of ingestion and assimilation. An adaptation of amylase- and trypsin activity to the quantity and the quality of food available had been shown. This adaptation allows the organisms to maintain an optimum digestive efficiency. The statistical analysis of the *in situ* results shows the relationship between the digestive enzymatic activities and certain characteristics of the food (particles) available.

\* Contribution no. 423 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

<sup>2</sup> L'un des auteurs a bénéficié du soutien financier partiel d'un contrat N.S.F. Gx 33502.

The dimension of the particles and their chemical composition seem to be preponderant.

The alimentary regime and rhythm are described from the ecological point of view. The regime was analysed for each of the eight species of copepods and the cladoceran studied. From the characteristics of the food ingested and the respective variations in the amylase and trypsin, which do not seem to be correlated, one can conclude the nature of the food ingested. The species studied appear to be omnivorous with carnivorous tendencies for *Oncaea sp.* and *Podon intermedius*, and herbivorous for *Calanoides carinatus*, *Acartia clausi* and *Pleuromamma gracilis*.

A feeding rhythm which is regulated by external factors (trophic conditions) was demonstrated. The constancy of its periodicity with respect to the variation of the external conditions, as shown by the repetition of the measurements in, an oceanic zone 50 miles wide, forces one to also admit the existence of internal factors. It is a nycthemeral feeding rhythm.

### Résumé

L'activité de l'amylase et de la trypsine des principales espèces du zooplancton a été mesurée dans la zone d'upwelling du Sahara espagnol au cours de la campagne d'écophysologie de Gibraltar, du N. O. Jean Charcot. L'analyse des résultats est menée dans la double optique de montrer les régulations des activités enzymatiques digestives par la nutrition et d'utiliser ces résultats pour l'étude du comportement alimentaire dans les conditions naturelles d'un écosystème.

Au point de vue de la signification biologique, l'influence de la quantité et de la qualité de nourriture disponible est mise en évidence par une double approche expérimentale puis statistique. Des corrélations significatives lient l'activité spécifique de l'amylase aux taux d'ingestion et d'assimilation. Une adaptation des activités amylasique et trypsique à une variation de la quantité et de la qualité de nourriture disponible est mise en évidence. Cette adaptation permet aux individus de conserver une efficacité optimale de la digestion. L'analyse statistique des résultats obtenus in situ montre la relation liant les activités enzymatiques digestives à certaines caractéristiques de la nourriture (particules) disponible. La taille des particules et leur composition chimique apparaissent comme prépondérantes.

Du point de vue écologique, le régime et le rythme alimentaire sont décrits. Le régime est analysé pour chacune des huit espèces de Copépodes et du Cladocère étudié. Les caractéristiques de la nourriture disponible et les variations respectives de l'amylase et de la trypsine, qui ne présentent pas de corrélation, permettent de conclure quant à la nature de la nourriture ingérée. Les espèces étudiées apparaissent comme omnivores avec des tendances carnivores pour *Oncaea sp.* et *Podon intermedius* herbivores pour *Calanoides carinatus*, *Acartia clausi*, et *Pleuromamma gracilis*.

Un rythme alimentaire est mis en évidence. Ce rythme est régulé par des facteurs externes (conditions trophiques). La constance de sa périodicité devant la variation des conditions externes traduite par la répétition des mesures sur une zone océanique de 50 milles de côté, nécessite d'admettre également l'existence de facteurs internes de régulation. C'est un rythme nycthémeral de nutrition.

## Introduction

L'étude du rôle du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes, dans le fonctionnement d'un écosystème, nécessite des mesures de la nutrition. En fait, des petites variations de grazing ont une influence capitale sur l'équilibre du système (Steele, 1974).

De nombreux travaux ont été consacrés à ces problèmes de nutrition. Cependant, la plupart des résultats ont été obtenus après expérimentation sur des animaux conservés en élevage, ce qui hypothèque la possibilité d'utiliser ces mesures pour expliquer les processus naturels. En effet, retranchés des conditions du milieu naturel, les zooplanc-  
tontes présentent *in vitro* des stress, des adaptations, des mécanismes d'auto-régulations qui se traduisent par des variations des taux physiologiques dont on ne mesure que le résultat.

Pour s'affranchir de ces erreurs méthodologiques, nous avons recherché une méthode de mesure de la nutrition des individus dans les conditions du milieu. Le principe consiste à mesurer les mécanismes cellulaires de régulation du métabolisme intermédiaire, correspondant au taux physiologique que l'on désire quantifier. Barrington (1962) rapporte de nombreuses relations entre les activités enzymatiques digestives des invertébrés et les conditions de nutrition. Au cours de travaux antérieurs, nous avons établi l'existence de telles relations pour les principales espèces composant le zooplankton (Boucher et Samain, 1974, 1975). Parallèlement, les mécanismes de régulation des activités enzymatiques digestives ont été étudiées expérimentalement pour *Artemia salina* L. (Samain *et al.*, 1976).

Nous proposons donc d'utiliser la mesure de l'activité de deux enzymes digestives: l'amylase et la trypsine, pour mesurer la nutrition. Cette mesure est effectuée sur les animaux dès leur capture. Compte-tenu de la vitesse de synthèse et de dilution de ces enzymes, elle permet une estimation de l'activité trophique des organismes au moment de leur capture.

Une mesure de la nutrition utilisant cette méthode biochimique de mesure a été réalisée pour les Copépodes et les Cladocères planctoniques au cours de la campagne Gibraltar 1975 du N. O. Jean Charcot, consacrée à l'écophysiologie pélagique. Les mesures ont été réalisées durant cette campagne dans le double but de mettre en évidence la régulation des activités enzymatiques digestives par la nutrition et de décrire le comportement alimentaire de quelques espèces du mesozooplancton. Dans cette optique on vérifiera *in vitro* l'existence d'une relation quantitative entre l'activité spécifique de l'amylase et les taux d'ingestion et d'assimilation. L'analyse *in situ* des variations d'activité de l'amylase et de la trypsine en fonction des conditions trophiques et du rythme journalier sera ensuite utilisée pour décrire le régime alimentaire et mettre en évidence une alimentation périodique du meso-zooplancton.

## Matériel et méthodes

### Prélèvements de zooplancton

Les prélèvements ont été réalisés du 27 mars au 29 avril dans la zone d'upwelling du Sahara espagnol ( $21^{\circ} 30' N$ ,  $17^{\circ} 10' W$ ). Le zooplancton est récolté par pêche horizontale de 5 min au filet type WP2 ( $200 \mu m$  de vide de maille) ou F.A.O. ( $300 \mu m$  de vide de maille). Les pêches ont été réalisées simultanément à trois profondeurs (surface, 30 m et fond ou 100 m). Cette série de prélèvements est répétée périodiquement toutes les 4 heures pendant 36 à 72 heures en points fixes (zones A, B, C, D, E) ou suivant le parcours d'une bouée dérivante avec la masse d'eau de surface (zone F). Les zones de prélèvements (Fig. 1) ont été choisies de manière à présenter le maximum de variation des conditions écologiques et biologiques pour la zone d'étude.

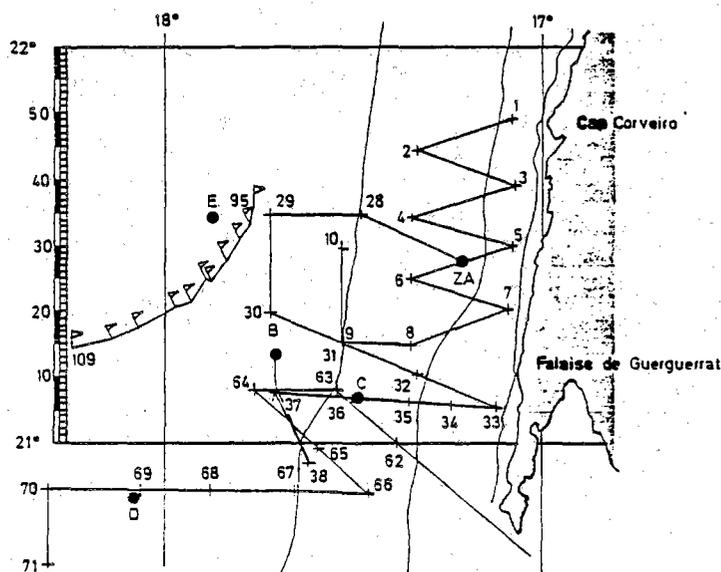


FIG. 1. Disposition des zones de prélèvement (A, B, C, D, E), des prospections (+---+) et du trajet de la bouée dérivante (P) au cours de la campagne Gibraltar du N.O. Jean Charcot.

Des lots d'individus des espèces les plus abondantes sont triés à la pipette dans chacun des prélèvements. Une aliquote de chaque prélèvement est fixée au formol et conservée pour une numération faunistique ultérieure. Les lots d'individus adultes triés sont utilisés pour déterminer les activités enzymatiques digestives des différentes espèces au moment de leur capture. Les lots supplémentaires sont conservés en élevage à bord pour expérimentation sur la nutrition.

*Expérimentation (in vitro)*

Les individus triés sont conservés dans l'eau de mer filtrée, à température constante voisine de celle du lieu de prélèvement. Après un délai de 2-5 heures des lots de 50 individus de même origine sont transférés dans des bouteilles inactiniques contenant 210 ml d'eau de mer filtrée (0.45  $\mu\text{m}$ ) enrichie d'une culture de phytoplancton. La concentration en cellules du milieu d'élevage est de  $2.2-2.5 \times 10^4$  cellules/ml (1.2  $\mu\text{g C/ml}$ ). Ce phytoplancton provient d'une culture de *Tetraselmis suecica* Butcher avec enrichissement en sels nutritifs selon Guillard et Ryther (1962) en présence de carbone radioactif (40  $\mu\text{Ci/ml}$ ) ajouté sous forme de  $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$  jusqu'à ce que la culture soit uniformément marquée. Des flacons témoins ne contenant pas d'animaux sont préparés simultanément, de la même manière. La suspension des cellules et l'oxygénation sont assurées par un bullage d'air comprimé. L'ensemble des flacons ainsi préparés est conservé à l'obscurité. Leur nombre permet de répéter les mesures toutes les quatre heures pendant 1-2 jours.

A chaque mesure, les animaux sont séparés du milieu d'élevage. Des aliquotes du milieu (essai et témoin) sont prélevées pour numération du nombre de cellules. La quantité de cellules ingérées par intervalle de quatre heures est déduite du nombre de cellules présentés dans les flacons essai et témoin en tenant compte de leur évolution au cours de l'expérience.

Un nombre de 40 individus est homogénéisé au broyeur de Thomas pour mesurer des activités de l'amylase et de la trypsine. Les 10 individus restants sont transférés à raison d'un par flacon dans 10 ml d'eau de mer filtrée (0.22  $\mu\text{m}$ ). Un délai de 4-12 heures est observé pour l'excrétion du contenu du tube digestif. Au terme de ce délai chaque animal et les pelotes fécales produites sont recueillis séparément sur filtre Millipore, rincés à l'eau de mer acidifiée par 0.01  $\text{NHCl}$  puis desséchés à 55 °C. Un comptage de radioactivité est réalisé pour chacun des deux filtres (compteur à scintillation liquide Beckmann LS 133). La radioactivité des échantillons est convertie en teneur de carbone par étalonnage de ces deux paramètres sur la culture de phytoplancton utilisée comme source de nourriture. Le carbone organique particulaire est mesuré par un dosage adapté de la méthode de Menzel et Vaccaro (1964).

Cette stratégie a été adoptée pour rendre compatible les trois types de mesures et permettre leur comparaison. La méthodologie utilisée pour mesurer les taux d'ingestion et d'assimilation implique un certain nombre d'erreurs qui ont déjà été analysées, notamment pour la méthode utilisant les éléments radioactifs par Conover et Francis (1973). Il en résulte que les valeurs absolues ainsi déterminées sont peu précises. Cependant ces difficultés ne diminuent pas la précision des valeurs relatives qui nous importent pour la comparaison des différents types de mesures.

*Etude in situ*

Les différents lots d'individus de même espèce isolés de chaque prélèvement sont aussitôt broyés à 5 °C (broyeur de Thomas). Les activités enzymatiques sont mesurées sur chacun de ces homogénats. La quantité de protéines de l'extrait brut est mesurée

selon la méthode de Lowry (1951). L'activité de l'amylase est mesurée par iodométrie. L'ensemble de ces analyses et la préparation des échantillons ont fait l'objet d'une adaptation des méthodes à la nature particulière du matériel biologique utilisé (Samain et Boucher, 1974). L'activité trypsique est mesurée par dosage de la nitroaniline libérée après hydrolyse enzymatique du pseudo-substrat spécifique L. Bapna. (N  $\alpha$  benzoyl L arginine 4 nitro aniline). Les conditions de la mesure ont été ajustées après détermination des propriétés physicochimiques de l'enzyme (substrat 1.74 mg/ml, tampon Tris 0.05 M, pH 8.0, température 50 °C). Une série de prélèvements à la bouteille de 30 l est réalisée juste avant les pêches de zooplancton et aux mêmes profondeurs, pour la mesure des caractéristiques du matériel particulaire en suspension. Le nombre de particules par classe de tailles (5-10  $\mu$ m, 10-20  $\mu$ m, 20-50  $\mu$ m et supérieure à 50  $\mu$ m) est analysé au Coulter counter. Après filtration sur Millipore (0.45  $\mu$ m) la quantité de protéines, d'amidon, de glucides et de chlorophylle *a* de la matière particulaire est mesurée (J. R. Grall, A. G. Martin et C. Riaux ont réalisé ces mesures à bord du navire. Les méthodes et les résultats obtenus feront l'objet d'une analyse distincte).

## Résultats

### Signification biologique des activités enzymatiques digestives: relations avec la nutrition

#### 1. Approche expérimentale

##### A. Etude expérimentale (in vitro), relation quantitative

La comparaison des mesures simultanées de l'activité amylasique, du taux d'ingestion et du taux d'assimilation faites sur les élevages met en évidence une relation quantitative directe entre ces trois paramètres.

L'activité spécifique de l'amylase est corrélée positivement avec la quantité de cellules phytoplanctoniques ingérées (Fig. 2). Le coefficient de corrélation  $r = 0.538$  est significatif au seuil 2 %.

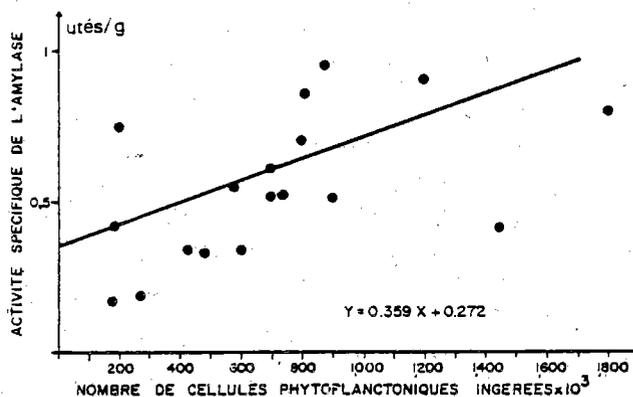


FIG. 2. Corrélation de l'activité spécifique de l'amylase et de la quantité de cellules phytoplanctoniques ingérées, mesurées sur les élevages;  $r = 0.538$  significatif au seuil 2 %.

Une relation semblable est mise en évidence entre l'activité spécifique de l'amylase et la quantité de carbone assimilé. La corrélation ( $r = 0.934$ ) est significative au seuil 0.1 % (Fig. 3).

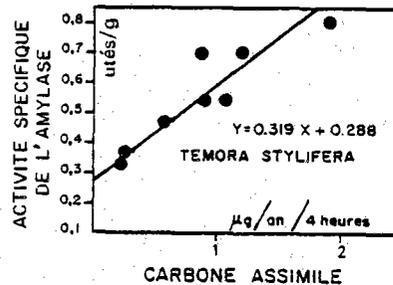


FIG. 3. Corrélation de l'activité spécifique de l'amylase et de la quantité de carbone assimilé, mesurées en élevage;  $r = 0.934$  significatif au seuil 0.1 %.

La première corrélation est établie à partir des résultats de dix expériences utilisant des *Temora stylifera* prélevés dans les diverses situations écologiques étudiées. Pour la deuxième corrélation, les résultats ont été obtenus à partir de deux expériences utilisant des *T. stylifera* capturés en une même station. Les différences dans le nombre de mesures ainsi que l'amplitude différente des deux paramètres explicatifs, taux d'ingestion et taux d'assimilation, ne permettent pas de comparer les significativités des deux corrélations. Il est cependant possible que la variation de physiologie suivant l'évolution des conditions écologiques intervienne comme une cause d'explication de la relation déterminée par la première corrélation. Les deux relations obtenues illustrent l'augmentation de l'activité amylasique avec le taux d'ingestion ou d'assimilation et justifient son emploi pour comparer l'activité trophique *in situ*, des zooplanctontes.

#### B. Relations qualitatives

Nous mettrons tout d'abord en évidence les capacités d'adaptation de l'activité de l'équipement enzymatique digestif à des variations de la nourriture disponible. Une telle adaptation des activités enzymatiques digestives à des variations de la teneur en protéine et en amidon de la nourriture a déjà été mise en évidence pour la crevette *Penaeus kerathurus* Forsskal (Van Wormhoudt, 1974). Dans notre étude, ceci est suggéré par la comparaison des activités enzymatiques de *Temora stylifera* (Dana) dans le milieu naturel avec une source de nourriture diversifiée mais peu abondante et après transfert dans un milieu expérimental avec une nourriture abondante monospécifique (*Tetraselmis suecica*).

Les mêmes paramètres sont mesurés sur des *T. stylifera* au moment de leur capture puis sur des individus du même prélèvement, conservés à l'obscurité et à température constante voisine de celle de la profondeur de capture. La comparaison du poids de seston et du poids de protéines des particules en suspension avec le poids de matière

organique dans le milieu d'élevage, des taux d'assimilation et des activités amylasique et trypsique est résumée dans le Tableau I. Il apparaît lorsque l'on passe du régime naturel à un régime phytoplanctoné monospécifique abondant, que l'activité amylasique est multipliée par un facteur 2 tandis que l'activité trypsique est divisée par 5. L'efficacité théorique d'assimilation correspondant à la quantité de nourriture assimilée par minute, par action conjuguée des deux enzymes, reste du même ordre de grandeur. Ceci pourrait correspondre à une adaptation de l'activité des enzymes digestives à la nature de la nourriture disponible, permettant une efficacité optimale de la digestion.

TABLEAU I  
Comparaison des mesures en élevage de la quantité de nourriture disponible et des activités digestives avec les valeurs mesurées dans les conditions naturelles pour des *Temora stylifera* de même origine

	<i>Temora stylifera</i>	
	<i>In vivo</i> (milieu naturel)	<i>In vitro</i> (élevage)
Quantité de nourriture disponible	0.18 µg/ml de protéines 1.023 µg/ml de seston	2.3 × 10 <sup>4</sup> cellules/ml 1.16 µg C/ml
Poids de matière assimilée	1.25 µg C/an/jour (estimé de l'activité spécifique de l'amylase)	3.0 µg C/an/jour
Activité spécifique de l'amylase	0.393 utés/mg	0.898 utés/mg
Activité spécifique de la trypsine	0.078 mg prot./mg	0.016 mg prot./mg
Efficacité théorique d'assimilation	0.566 µg/min	0.733 µg/min

Cette capacité d'adaptation permettrait d'expliquer comment les Copépodes parviennent à satisfaire les besoins métaboliques élevés que l'on peut mesurer en élevage (Gaudy, 1974) à partir de la quantité de nourriture très faible, disponible dans le milieu naturel.

Une standardisation exhaustive de cette méthodologie biochimique de mesure de la nutrition nécessiterait d'étendre l'expérimentation aux diverses espèces du zooplancton pour quantifier et hiérarchiser les facteurs explicatifs. Ceci nécessiterait un lourd protocole expérimental et une sophistication des méthodes qui peut être évité en partie. Dans ce but, nous utiliserons une seconde approche pour caractériser les facteurs régulant l'activité enzymatique digestive: l'analyse statistique des mesures effectuées dans le milieu naturel.

## 2. Exploitation statistique des données collectées in situ

### A. Remarques méthodologiques

Le traitement qui va être présenté repose sur les méthodes classiques de régression simple ou multiple, de corrélation totale ou partielle. Quelques remarques s'imposent à propos de l'utilisation de ces méthodes. La corrélation n'implique nullement la causalité. Ceci est d'autant plus vrai que l'on ne dispose pas en général de tous les paramètres souhaitables, et une corrélation entre deux paramètres peut être due à la liaison de ces deux paramètres avec un troisième, absent de l'étude.

Les modèles utilisés sont linéaires. Lorsqu'une corrélation simple est étudiée, un graphique bi-dimensionnel s'avère précieux pour détecter *de visu* d'éventuelles non linéarités.

La non linéarité peut encore être étudiée par l'utilisation de modèles polynomiaux et par le test de l'utilité des termes non linéaires.

De façon générale, il est extrêmement utile, comme le soulignent Draper et Smith (1966), de procéder à des études des liens des résidus avec les variables explicatives comme avec les valeurs prédites.

Bien évidemment, des transformations préalables des données peuvent être envisagées, par exemple en logarithmes pour aboutir à des modèles multiplicatifs et non additifs dans les régressions multiples. Mais il faut bien se garder de conclure à la nécessité d'une transformation au simple vu de l'augmentation des coefficients de corrélation. Une transformation implique l'utilisation d'un modèle nouveau, et c'est l'adéquation des modèles qui s'étudie comme il a été dit par un examen détaillé des résidus et de leur éventuel lien avec les différentes variables explicatives comme avec les valeurs prédites.

L'inférence statistique, qui se fait essentiellement à l'aide de test-F où de tests qui s'y ramènent, repose: 1) sur l'adéquation des modèles; 2) sur la normalité des résidus, et 3) sur l'indépendance stochastique des divers résidus.

Le point 1) a déjà été discuté. Le point 2) a été étudié sur les données traitées en traçant l'histogramme des résidus. En règle générale, une légère dissymétrie apparaît dans la distribution des résidus. Ces écarts de distribution diminueront plus vite avec les valeurs négatives. Les résidus importants en valeur absolue sont positifs, et correspondent donc à des pics d'activité inexplicables. Le phénomène auquel en toute rigueur on pourrait remédier par l'utilisation de méthodes non paramétriques nous semble toutefois d'importance mineure vis-à-vis du point 3). Ce point, qui est souvent négligé, est en effet d'une importance capitale, toutes les inférences classiques reposant sur l'indépendance stochastique des différents échantillons. Or dans les exemples présentés, comme dans de nombreuses données océanographiques qu'il nous a été donné de traiter, cette condition n'est pas respectée. On s'en aperçoit en reportant sur un graphique la série des résidus. Il apparaît ainsi nettement une corrélation entre résidus successifs, ce que confirme le calcul de la fonction d'autocorrélation. En toute rigueur, il faudrait donc pouvoir faire appel aux séries temporelles et aux méthodes d'ajustement des modèles comme aux tests présentés par Box et Jenkins (1972). Les contraintes matérielles du travail à la mer rendent cependant difficiles la nécessaire

régularité du pas d'échantillonnage. Le problème posé est très général en océanographie, car dû à ce que de nombreux paramètres sont distribués spatialement avec une certaine continuité. En pratique ceci signifie que la valeur de ces paramètres à un endroit dépend de leur valeur dans le voisinage. La corrélation, dans nos exemples, des résidus successifs, provient probablement de la proximité spatiale des points de numéros d'ordre voisins.

Ceci diminue de beaucoup la valeur des inférences et ceci d'autant plus que la dépendance entre résidus est marquée. Un traitement rigoureux est hors de portée, les tests de signification doivent donc être interprétés avec prudence.

Ils fournissent cependant une indication précieuse, au moins en indiquant qu'une corrélation n'est pas significative. Elle le serait probablement encore moins si un test rigoureux était disponible. Lorsqu'un test paraît significatif, la prudence conduit à s'assurer que la valeur trouvée serait significative avec un nombre de degrés de liberté très inférieur à celui que donne le calcul à partir du nombre d'échantillons.

En définitive donc, le traitement des données demeure utile en montrant qu'un modèle explicatif est préférable à un autre, les inférences devant être considérées avec prudence.

## B. Résultat des traitements

### a. Corrélations

Des coefficients de corrélation multiple significatifs ont été mis en évidence pour les variations d'activité spécifique de l'amylase et de la trypsine pour les neuf espèces étudiées, en fonction des paramètres écologiques mesurés: le poids d'amidon, de glucides, de protéines et de chlorophylle *a* en  $\mu\text{g/l}$  dans la matière particulaire en suspension, le nombre de particules par classe de taille 2-5  $\mu\text{m}$ , 5-20  $\mu\text{m}$ , 20-50  $\mu\text{m}$  et 50-70  $\mu\text{m}$ . L'ensemble de ces paramètres caractérise les conditions trophiques du milieu. Un paramètre écologique de portée plus générale est également utilisé: la température.

Seules deux de ces relations ont résisté à l'épreuve des tests de significativité et aux critères de prudence énumérés au chapitre précédent. Bien que l'ensemble des corrélations obtenues permette d'obtenir une information supplémentaire, nous nous limiterons à l'exposé de ces deux relations. On essaiera donc, pour *Calanoides carinatus* (Krøyer) et *Temora stylifera* d'expliquer les variations d'activité enzymatique digestive par les paramètres écologiques et trophiques mesurés.

*Calanoides carinatus*: sur un échantillon de 68 points de mesure, on obtient avec l'activité amylasique les corrélations simples qui sont résumées dans le Tableau II.

Il apparaît une forte corrélation avec la température dont la significativité ne semble pas contestable. Toutefois, le problème d'une action directe ou indirecte de la température se pose. En utilisant des régressions multiples avec les paramètres mesurés hormis la température, on n'obtient jamais de coefficient de corrélation multiple aussi élevé que le coefficient de corrélation simple avec la température. Le rôle de la température apparaît donc comme essentiel.

TABLEAU II  
Coefficients de corrélations de l'activité spécifique  
de l'amylase et de la trypsine avec les paramètres du milieu

	<i>Calanoides carinatus</i>		<i>Temora stylifera</i>	
	Activité spécifique de l'amy- lase	Activité spécifique de la trypsine	Activité spécifique de l'amy- lase	Activité spécifique de la trypsine
Nombre de particules taille 2-5 µm:T1	0.17	0.12	0.12	0.33 <sup>a</sup>
Nombre de particules taille 5-20 µm:T2	0.28 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	0.04	0.33 <sup>a</sup>
Nombre de particules taille 20-50 µm:T3	0.08	0.14	-0.04	-0.07
Nombre de particules taille 50-70 µm:T4	-0.07	-0.04	-0.13	0.03
Poids d'amidon (µg/l):A	0.21	0.01	0.06	-0.07
Poids de glucide (µg/l):G	-0.08	-0.12	0.13	-0.10
Poids de protéines (µg/l):P	-0.08	-0.08	0.10	-0.10
Poids de chlorophylle (µg/l):Chl.a	-0.35 <sup>a</sup>	-0.27 <sup>a</sup>	0.09	-0.19
Température:T°	0.62 <sup>a</sup>	0.21	0.05	0.10
Nombre d'échantillons	68	68	86	84

<sup>a</sup> Coefficients significatifs au seuil 5 %.

On recherchera ensuite si d'autres paramètres parmi ceux étudiés ont une influence sur cette activité. La corrélation simple calculée avec le nombre de particules de taille 5-20 µm (T 2) ne suffit pas dans la mesure où T 2 est lui-même corrélé à la température. Il faut donc avoir recours aux coefficients de corrélation partielle pour éliminer l'influence de la température (Tableau III).

TABLEAU III  
Coefficients de corrélations partielles de l'activité spécifique de l'amylase de *Calanoides carinatus*  
avec les paramètres explicatifs lorsque l'influence de la température est soustraite

	T1	T2	T3	T4	A	G	P	Chl.a
Activité spécifique amylase sans influence de T°	0.34	0.31	0.05	0.11	-0.25	-0.16	-0.23	-0.30

Le nombre de particules des deux premières catégories de taille (T 1 et T 2) ainsi que la chlorophylle a à un degré moindre présentent des coefficients significatifs à 5 %. Il apparaît donc que l'activité amylasique est liée à l'abondance des particules les plus fines. Il est intéressant de noter que dans les corrélations simples (cf. Tableau II), ces paramètres n'apparaissent pas comme facteurs explicatifs, l'influence de la

température venant masquer les relations. Le calcul de corrélations partielles supplémentaires en éliminant l'influence de ces paramètres ( $T^0$ ,  $T_1$  et  $T_2$ ) ne permet pas d'envisager l'action d'autres paramètres explicatifs parmi ceux qui ont été mesurés.

Avant de clore cette première analyse, nous envisagerons une dernière objection quant à l'élimination de l'influence de la température qui pourrait être non linéaire. La représentation graphique ne suggère pas une telle non linéarité et l'introduction d'un terme quadratique n'apporte pas d'amélioration significative des corrélations et régressions.

Pour l'activité trypsique, les coefficients de corrélation simple sont résumés dans le Tableau II. Les paramètres explicatifs avec coefficient significatif sont les mêmes que ceux mis en évidence pour l'activité amylasique. Les corrélations multiples et partielles mettent en évidence des explications similaires: influence de la taille des petites particules et à un degré moindre de la température. Il faut remarquer que la corrélation entre activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine n'est pas significative.

*Temora stylifera*: la même analyse est réalisée. Dans le cas de cette espèce, il apparaît pour l'activité spécifique de la trypsine une influence des particules des deux petites tailles ( $T_1$  et  $T_2$ ) (cf. Tableau II). Les coefficients de corrélation sont comparables aux coefficients de corrélation partielle pour l'activité spécifique de l'amylase chez *Calanoides carinatus* après élimination de la température. L'introduction d'autres paramètres parmi ceux mesurés n'apporte aucune amélioration significative de l'explication de l'activité trypsique.

Cette série d'analyse des corrélations permet de mettre en évidence l'importance de deux types de paramètres explicatifs des variations d'activité spécifique des enzymes digestives: l'un, la température, traduit une influence physiologique ou écologique; l'autre, la taille des particules disponibles, est un facteur trophique.

Le type d'échantillonnage utilisé, compte tenu de sa discontinuité spatiale, ne permet pas une exploitation plus approfondie par cette méthode d'analyse des corrélations. Nous utiliserons donc un second type de traitement permettant une spatialisation de l'information.

#### b. Analyse factorielle

On cherche alors à définir quelques zones à caractéristiques trophiques typiques. Pour chacune de ces zones, la moyenne de chacun des paramètres mesurés sera calculée et l'on raisonnera avec le même nombre de points que de zones caractéristiques définies.

Pour étudier au mieux les variations spatiales de l'ensemble des paramètres explicatifs, une analyse multivariable du type analyse d'inertie a été pratiquée. Les divers paramètres ont été standardisés (centrés et réduits); un recentrage a été pratiqué pour se placer au barycentre du nuage dans l'espace des prélèvements (Chardy *et al.*, sous presse).

Les résultats de cette analyse factorielle sont reportés sur la Fig. 4. Les deux premiers vecteurs extraient respectivement 58 et 14 % de la variance. Suivant la distribution des

prélèvements puis des variables dans l'espace dual, nous définissons quatre ensembles typiques I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub> et II<sub>2</sub> qui correspondent aux quatre cadrans.

Suivant ces quatre groupes, nous comparerons maintenant les variations des paramètres trophiques aux variations des activités enzymatiques.

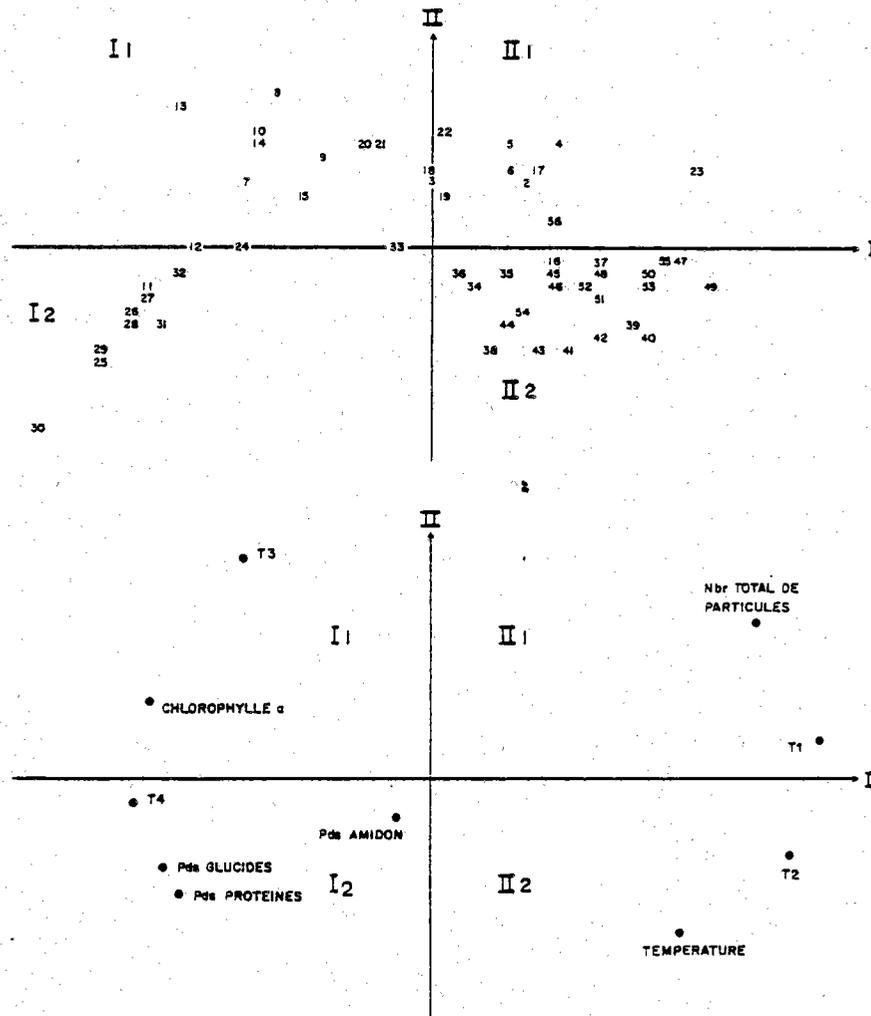


FIG. 4. Définition des quatre groupes I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub> et II<sub>2</sub> de points de mesures à caractéristiques similaires des particules, par l'analyse factorielle. T<sub>1</sub>: nombre de particules de taille 2-5 µm; T<sub>2</sub>: nombre de particules de taille 5-20 µm; T<sub>3</sub>: nombre de particules de taille 20-50 µm; T<sub>4</sub>: nombre de particules de taille 50-70 µm; A. G. P. chlorophylle a : poids d'amidon, de glucides, de protéines et de chlorophylle a du seston; T°: température.

Les quatre groupes définis peuvent se scinder en deux ensembles I et II qui correspondent à une augmentation du nombre des particules de petite taille; chacun de ces deux ensembles est divisé en deux sous-ensembles I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub> et II<sub>2</sub> pour lesquels on remarque une augmentation du poids de protéine et d'amidon des particules en suspension (Fig. 5). Pour ces quatre mêmes groupes de points de mesures les activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine des trois espèces les plus abondantes (*Calanoides carinatus*, *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht, *Temora stylifera*) montrent des variations similaires à celles des caractéristiques trophiques. Augmentation générale des activités enzymatiques lorsque l'on passe de l'ensemble I à II; augmentation des activités suivant chacun des sous-groupe I<sub>1</sub> à I<sub>2</sub> et II<sub>1</sub> à II<sub>2</sub>. Nous retrouvons ainsi l'in-

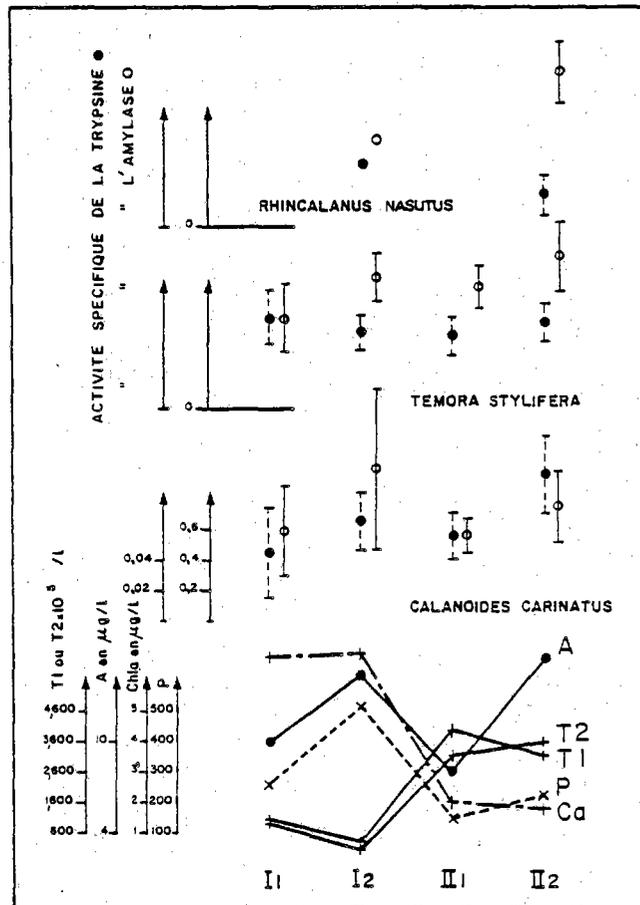


FIG. 5. Comparaison suivant les quatre groupes définis par l'analyse factorielle, des variations des caractéristiques trophiques et des variations d'activité enzymatique digestive de *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera* et *Rhincalanus nasutus*.

fluence déjà mise en évidence de la quantité de particules de petite taille. Un second paramètre explicatif est maintenant mis en évidence: la composition biochimique des particules. En effet, l'augmentation d'activité de la trypsine et de l'amylase est parallèle à l'augmentation de poids de protéines et d'amidon du seston entre chacun des sous-groupes.

La température n'a pas été prise en compte pour ce traitement. L'influence de ce paramètre est mise en évidence de manière plus directe par l'analyse des corrélations et ses variations ne se superposent, après une telle définition des groupes à caractéristiques similaires, à aucun des paramètres utilisés.

### 3. Conclusion de la première partie

Cette double analyse expérimentale et statistique des facteurs expliquant les variations d'activité enzymatique digestive nous permet de mettre en évidence quelques mécanismes de régulation. Nous avons montré, par des expériences *in vitro*, l'existence d'une relation quantitative entre ces activités enzymatiques et la nutrition, ainsi que la possibilité d'une influence qualitative de la nature de la nourriture disponible. Ces deux relations sont confirmées par l'analyse statistique des mesures effectuées dans le milieu naturel qui mettent en évidence l'influence de l'abondance et des caractéristiques de certaines particules (tailles de 5-20  $\mu\text{m}$  et composition biochimique) sur les variations d'activité enzymatique digestive. Dans le cas de *Calanoides carinatus*, un autre mécanisme de régulation pourrait intervenir, traduit par l'influence de la température qui peut soit caractériser de manière indirecte l'évolution des conditions écologiques, soit de manière directe un effet physiologique. Il faut remarquer ici que *T. stylifera* est une espèce néritique tandis que *C. carinatus* est océanique. La distribution de cette dernière espèce lors de la campagne, avec des maxima d'abondance vers le large, correspond assez bien au réchauffement des eaux de la zone d'upwelling côtière au large. Cependant, nous ne disposons pas de critère définitif pour choisir entre ces deux hypothèses.

Compte-tenu des critères draconiens de sécurité qui ont été respectés au cours de cette étude en faisant appel à de nombreux tests et en ne conservant que la part la plus évidente de l'information acquise. Ces relations qui expliquent de 10 à 50 % de la variance du phénomène et sont caractérisées par des mesures *in situ*, peuvent être considérées comme crédibles. Naturellement, il est apparu au cours de cette étude que tous les paramètres explicatifs du phénomène n'avaient pas été mesurés ou que l'expression de certains n'était pas adéquate. Il serait par exemple nécessaire de mesurer la composition chimique du stock de particules par classe de tailles. De même, une mesure pour chacune de ces catégories de la part d'origine végétale et détritique est nécessaire. Les faibles corrélations obtenues pour certains cas d'analyse des activités amyliques et tryptiques sont certainement dues pour une part à ces imprécisions.

Cette première partie de l'étude a été limitée à la mise en évidence des mécanismes de régulation. De ce point de vue biologique, deux types de mécanismes de régulation, physiologique et trophique, sont mis en évidence. A partir de cette clarification de la signification des activités amyliques et tryptiques, nous analyserons les résultats obtenus d'un point de vue écologique dans la deuxième partie de cette étude.

### Aspects écologiques : le régime et le rythme alimentaire

#### 1. Le régime alimentaire

L'analyse des régressions partielles entre les deux activités enzymatiques lorsque l'on supprime l'influence de la biomasse, ne montre pas de relation directe entre ces deux paramètres. Les coefficients de régression sont généralement très faibles. Cependant, pour *Temora stylifera* (nombre très important de mesures) une tendance générale similaire bien explicable peut être décelée. Nous utiliserons donc, pour discuter le régime alimentaire, les variations d'activité amylasique et trypsique des différentes espèces étudiées ainsi que les paramètres trophiques explicatifs mis en évidence au cours de la première partie de cette étude.

##### A. *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera*

Pour ces deux espèces, ce sont les petites tailles de particules de 5-20  $\mu\text{m}$  qui ont une influence sur l'activité digestive ; nous les considérerons comme constituant l'essentiel de la nourriture ingérée. Ceci est en accord, pour *T. stylifera*, avec les observations de différents auteurs sur son régime observé en élevage. Par contre, le comportement de *C. carinatus* est plus original. On décrit généralement, à partir d'expériences de grazing utilisant *Calanus helgolandicus* (Claus) à la morphologie très voisine, une filtration sélective de cellules de plus grande taille, de l'ordre de 30  $\mu\text{m}$  (Gaudy, 1974). Cette observation est à rapprocher de celle de Poulet (1974) qui montre une variation saisonnière de la taille des particules filtrées par *Pseudocalanus minutus* (Krøyer). Pour les autres espèces étudiées, aucune des corrélations avec les différentes classes de taille ne sont significatives. Ces espèces ne présentent donc pas de filtration sélective.

##### B. Comparaison des niveaux moyens d'activité enzymatique

L'activité spécifique de l'amylase et de la trypsine a été mesurée au moment de leur capture sur des lots d'individus de même espèce. Huit espèces de Copépodes: *Calanoides carinatus*, *Rhincalanus nasutus*, *Temora stylifera*, *Pleuromamma gracilis* (Claus), *Centropages typicus* (Krøyer), *Candacia* sp., *Acartia clausi* Giesbrecht, *Oncaea* sp. et une espèce de Cladocères, *Podon intermedius* Lilljeborg, ont été analysées.

Nous avons représenté la moyenne des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine et l'écart type pour l'ensemble des mesures effectuées durant la campagne (Fig. 6). Les espèces sont rangées suivant les valeurs croissantes du rapport amylase-trypsine.

Une activité amylasique (assimilation de l'amidon) et une activité trypsique (assimilation des protéines) a été mise en évidence pour tous les Copépodes et le Cladocère étudiés. Au contraire, l'analyse des Chaetognathes n'a permis de mettre en évidence une activité amylasique que pour quelques espèces et ceci de manière erratique. Aucun des Copépodes et du Cladocère étudiés, susceptibles d'assimiler de l'amidon, ne peut donc être considéré comme un carnivore strict.

Pour *Oncaea* et *Podon intermedius*, les niveaux d'activité trypsique sont élevés. Compte tenu du très faible taux protéique et de la petite biomasse du phytoplancton

disponible, il faut admettre l'ingestion de particules d'origine animale pour expliquer ces hauts niveaux d'activité trypsique.

*Rhincalanus nasutus* et *Candacia sp.* présentent des activités amylasique et trypsique du même ordre de grandeur. Les autres espèces au contraire montrent une activité amylasique élevée, prépondérante. L'amidon et les glucides étant essentiellement d'origine végétale, cette activité de l'amylase traduirait une tendance herbivore du régime.

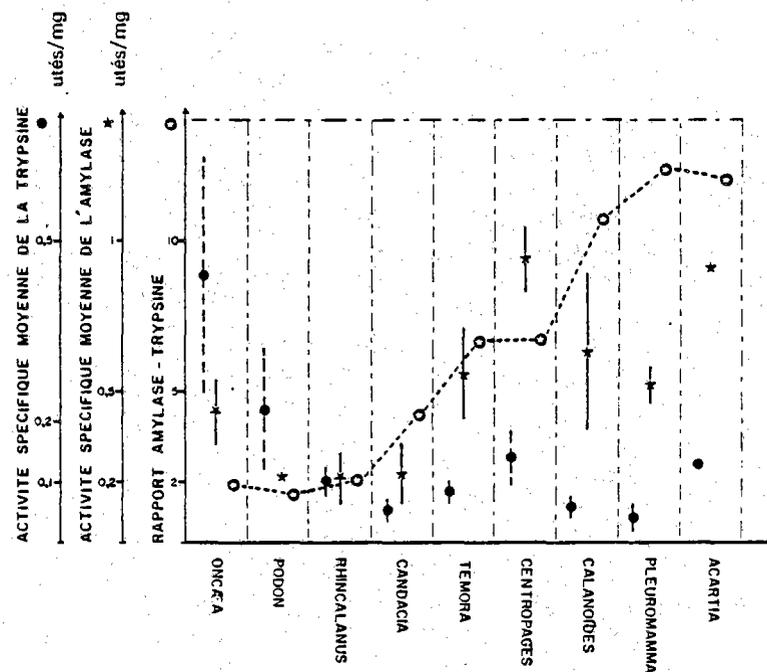


FIG. 6. Comparaison des variations de la moyenne et de l'écart type des activités de l'amylase et de la trypsine, et du rapport amylase-trypsine, pour neuf espèces du méso-zooplankton durant la campagne Gibraltar.

En conclusion, l'ensemble des espèces considérées est capable d'assimiler des particules d'origine animale ou végétale. Une sélection des particules ingérées suivant leur nature, nécessiterait la présence de mécanismes buccaux de capture et de rejet des particules, des organes de goût et un système nerveux très diversifié. Enfin, nous n'avons pas mis en évidence une influence prépondérante d'un type donné de particules qui traduirait un mécanisme très sélectif de filtration. Ceci nous conduit à admettre un régime alimentaire omnivore pour ces organismes. Ce régime peut comporter des tendances carnivores ou herbivores plus ou moins marquées suivant l'abondance et la nature de la nourriture qui peut être captée par les organismes.

## 2. Rythme alimentaire

Nous avons montré dans la première partie les relations quantitatives et qualitatives qui lient les activités enzymatiques digestives à la quantité de nourriture ingérée disponible. Une augmentation d'activité enzymatique correspond donc à une augmentation d'ingestion. Un rythme d'activité enzymatique traduirait ainsi un rythme alimentaire.

Les mesures effectuées sur des prélèvements verticaux périodiques de mesozooplankton, lors d'une première campagne (CINECA III), ont montré l'existence d'une discontinuité de l'activité enzymatique au cours du temps (Boucher et Samain, 1974).

La répétition des mêmes mesures au cours de campagnes successives permet de retrouver cette discontinuité dans le temps (Fig. 7); elle se traduit par une augmentation nocturne de l'activité spécifique de l'amylase qui est indépendante de la profondeur de pêche. Cependant la comparaison des courbes de variations de l'activité spécifique de l'amylase en fonction du temps (Fig. 7), ne permet pas de mettre en évidence un comportement rythmique. Le rythme apparaît très net au cours de CINECA V, beaucoup moins évident lors des autres campagnes. Ces difficultés d'exploitation peuvent être expliquées par deux causes de variations de l'activité amylasique. Elle est régulée par la quantité de nourriture disponible; mesurée sur l'échantillon total, elle varie avec la composition spécifique de celui-ci (Boucher et Samain, 1975). Afin d'éliminer ces deux causes de variation, une nouvelle stratégie a été utilisée lors de la campagne Gibraltar.

### A. Mise en évidence du rythme

Les mesures sont effectuées sur des lots d'individus de même espèce. Les résultats de ces mesures sont standardisés pour être comparables, quel que soient les conditions trophiques du lieu de prélèvement. La standardisation adoptée est l'écart à la moyenne. Cette valeur permet de chiffrer l'augmentation ou la diminution de la variable (activité amylasique ou trypsique); ce sont ces variations qui traduisent plus simplement l'existence ou non d'un rythme. Pour simplifier la lecture des graphiques, nous utiliserons la moyenne des valeurs standardisées (écarts à la moyenne).

Les variations de la moyenne des écarts à la moyenne par tranche horaire, de l'activité spécifique de la trypsine (Fig. 8) et de l'amylase (Fig. 9) ont été tracées en fonction des heures du cycle diurne pour *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera*.

Pour l'activité trypsique, un seul pic quotidien est observé vers 18 h. Toutes les autres valeurs sont plus faibles. L'activité spécifique de l'amylase présente deux maximums, l'un diurne dans la matinée vers 10 h., l'autre nocturne, à 18-22 h. Les rythmes des deux activités enzymatiques sont synchrones. Compte tenu de la régulation des activités enzymatiques par la nutrition, ils traduisent une alimentation périodique des deux espèces de Copépodes considérés.

On ne retiendra pas l'hypothèse d'une induction de ce rythme alimentaire par la migration nyctémérale, suivant laquelle les animaux traversant au cours de leur ascension vers la surface des couches de nourriture plus dense pourraient se nourrir plus activement. En effet, le rythme identique mis en évidence pour les animaux des deux espèces toujours prélevés à proximité du fond infirme cette hypothèse.

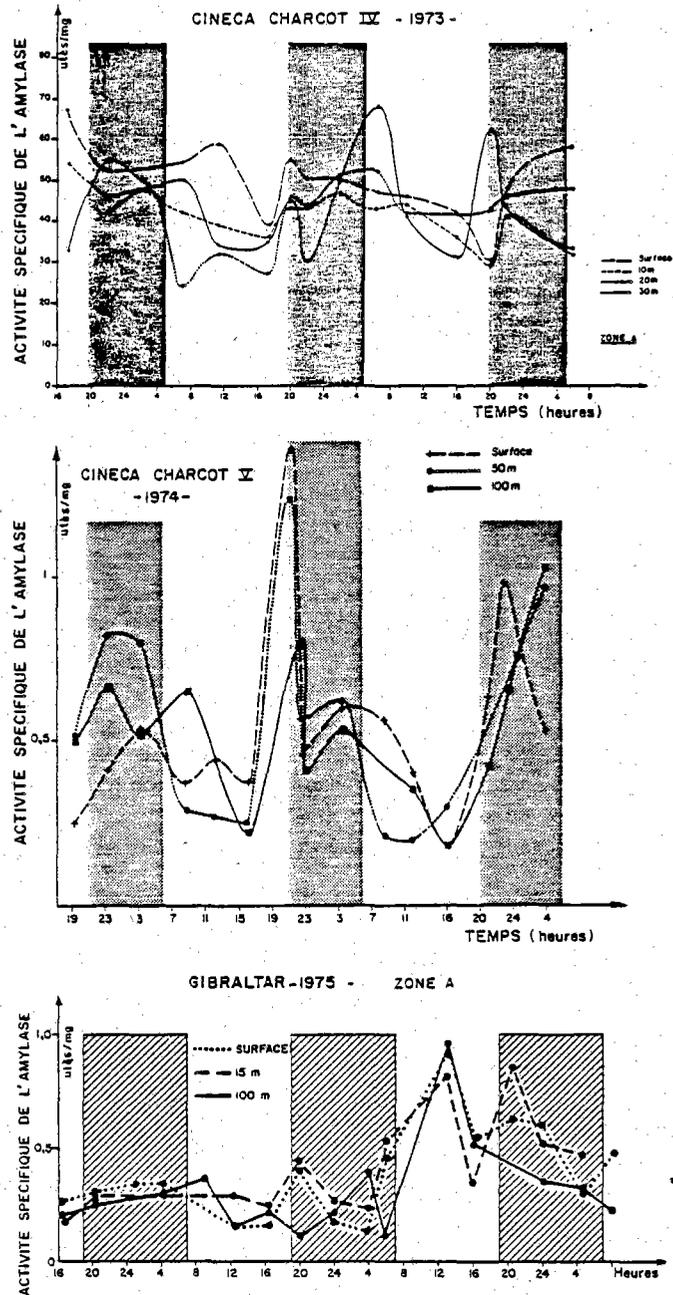


FIG. 7. Variations de l'activité spécifique de l'amylase mesurée sur des prélèvements totaux périodiques. Comparaisons des variations d'activité en trois points fixes géographique de prélèvements, réalisés au cours des campagnes Cineca IV, Cineca V et Gibraltar du N. O. Jean Charcot.

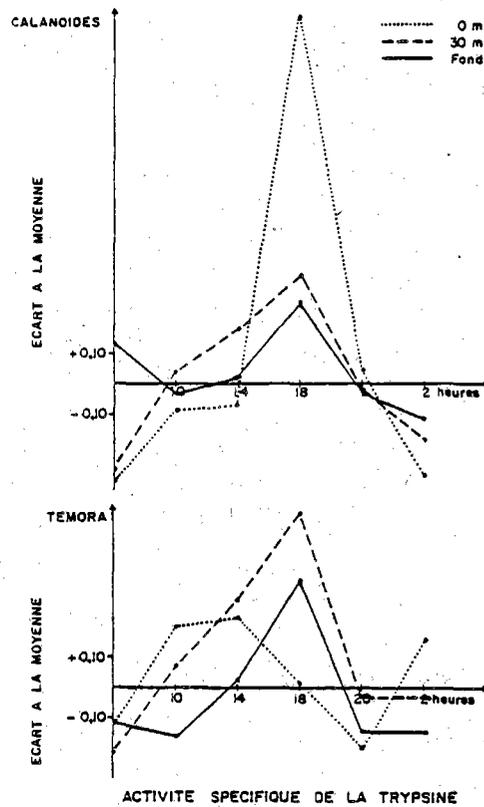


FIG. 8. Variations des moyennes horaires d'augmentation (écart à la moyenne) de l'activité spécifique de la trypsine en fonction du cycle horaire quotidien pour deux espèces de Copépodes: *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera*. Ces mesures ont été réalisées durant la campagne Gibraltar.

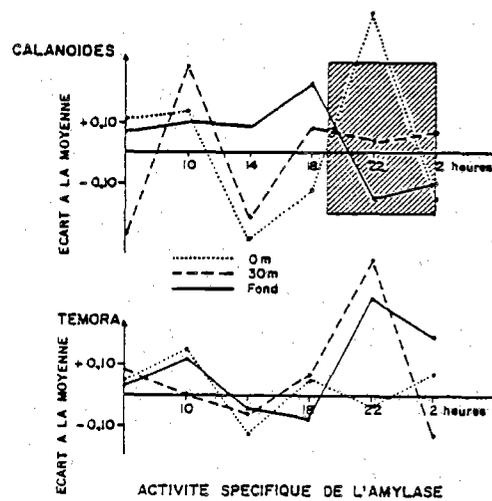


FIG. 9. Variations des moyennes horaires d'augmentation (écart à la moyenne) de l'activité spécifique de l'amylase en fonction du cycle horaire quotidien pour deux espèces de Copépodes: *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera*. Ces mesures ont été réalisées lors de la campagne Gibraltar.

## B. Analyse du rythme d'activité en fonction de quelques facteurs externes

Les variations d'activité spécifique de l'amylase (exprimée en moyenne par heures correspondantes, des écarts à la moyenne) sont comparées pour deux espèces *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera* en fonction de trois profondeurs de pêche, de deux zones géographiques de prélèvement et du cycle diurne (Fig. 10). Ces deux zones, l'une néritique, l'autre océanique (cf. Fig. 1), ont été choisies après prospection des conditions écologiques de manière à réunir un maximum de différences de ces conditions donc des facteurs externes. Les différences de niveau d'activité trophique entre ces deux zones pour différentes espèces confirmera le bien-fondé de ce choix.

Deux caractéristiques du rythme, la périodicité et l'amplitude de variation, sont prises en considération.

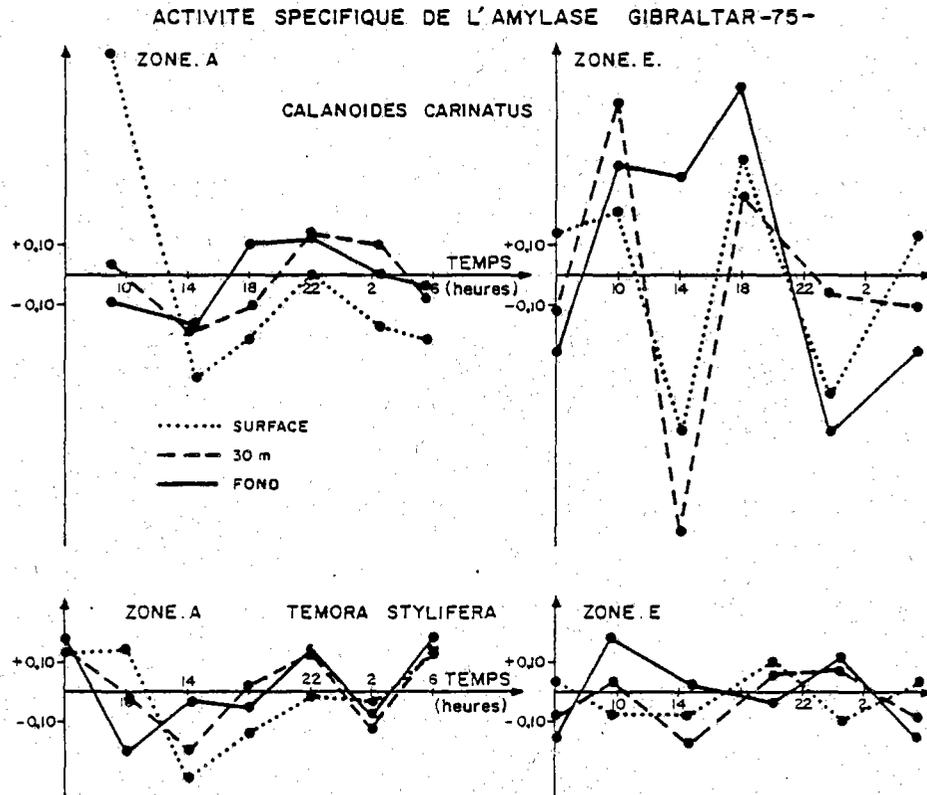


FIG. 10. Comparaison du rythme nyctéméral d'activité spécifique de l'amylase suivant différentes conditions externes, profondeur et stations de prélèvements, pour les Copépodes *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera*. Les valeurs portées en ordonnée sont les moyennes pour les heures identiques des écarts à la moyenne des activités spécifiques enzymatiques.

Aucune différence de périodicité n'est introduite par les trois causes de variation analysées. Maximums et minimums apparaissent aux mêmes heures du début de la matinée et de la nuit décrites précédemment (Fig. 9). Les variations d'activité amylasique de *Rhincalanus nasutus* sont représentées de la même manière pour cinq zones de prélèvement réparties sur toute l'aire étudiée (Fig. 11). Cette comparaison conduit aux mêmes conclusions: la périodicité du rythme d'activité est la même pour toutes les causes de variations envisagées. Elle ne varie ni avec la profondeur, ni avec les conditions écologiques ni même avec l'espèce étudiée. La périodicité n'est donc pas influencée par les facteurs externes.

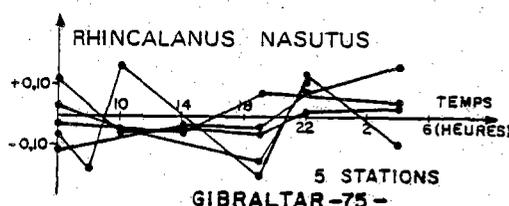


FIG. 11. Comparaison du rythme nyctéméral d'activité spécifique de l'amylase du Copépode *Rhincalanus nasutus* aux cinq zones de prélèvements échantillonnées lors de la campagne Gibraltar. Les valeurs portées en ordonnées sont les moyennes pour groupe d'heure correspondante des écarts à la moyenne de l'activité spécifique de l'amylase.

Au contraire, l'amplitude des variations d'activité diffère avec ces conditions externes. Pour *Calanoides carinatus* par exemple (Fig. 18), l'amplitude augmente lorsque l'on passe de la zone A à la zone E de prélèvements. *Temora stylifera* montre une amplitude de variations moins importante que *Calanoides carinatus*. Cette variation d'amplitude du rythme est comparée aux niveaux moyens d'activité amylasique correspondants (Tableau III). Pour *Calanoides carinatus* la moyenne de l'activité amylasique décroît de 0.27 à 0.12 tandis que l'amplitude de variation croît de 0.40 à 1.20 lorsqu'on passe de la zone A à la zone E. De même si l'on compare *C. carinatus* et *T. stylifera* l'amplitude de variation décroît lorsqu'on passe de l'un à l'autre (0.40-1.20 à 0.25) tandis que la moyenne d'activité croît (0.27-0.12 à 0.46).

TABLEAU IV

Comparaison des variations d'amplitude du rythme avec le niveau moyen d'activité spécifique amylasique correspondant

	<i>Calanoides carinatus</i>		<i>Temora stylifera</i>	
	Zone A	Zone E	Zone A	Zone E
Amplitude de variation	0.40	1.20	0.25	0.23
Moyenne de l'activité spécifique	0.27	0.12	0.46	0.48

La variation d'amplitude du rythme trophique est de sens inverse à l'activité trophique. Cette activité trophique est régulée par les conditions de nutrition. Il apparaît donc que le comportement alimentaire rythmé est d'autant plus marqué que les conditions de nutrition sont moins favorables. Une telle conclusion a déjà été formulée par Wimpenny (1938). Cet auteur a mis en évidence des résultats similaires en inventoriant le contenu du tube digestif de *Calanus helgolandicus*. Il montre ainsi que le nombre de proies ingérées (diatomées) est significativement plus élevé de nuit que de jour. Cette différence s'atténue lorsque les conditions trophiques deviennent plus favorables.

Ce comportement rythmé qui limite la nutrition à la période nocturne permet un meilleur rendement de la production primaire (MacAllister, 1969). Son apparition lorsque le stock de nourriture disponible est faible, correspond à une autorégulation du système qui améliore son fonctionnement. Cette limitation disparaît lorsque la nourriture est abondante.

Le même rythme, synchrone de celui de l'amylase, a été mis en évidence pour la trypsine (Fig. 8). Une analyse similaire de l'influence des facteurs externes ne fait apparaître aucune différence remarquable avec les résultats obtenus pour l'amylase; cette étude n'est donc pas détaillée ici.

### C. Discussion et conclusion

Un rythme d'activité enzymatique digestive a été mis en évidence. Nous avons montré dans la première partie de cette étude la relation quantitative liant ces activités à la nutrition. On peut déduire de ces résultats qu'il existe un rythme de nutrition.

La périodicité de ce rythme apparaît comme indépendante des variations de conditions externes, ce qui conduit à conclure à l'existence de facteurs internes de régulation. Par contre, les manifestations du rythme (son amplitude) sont régulées par les conditions externes trophiques.

Il est difficile, à partir de ces résultats, de discuter plus avant l'importance relative des facteurs externes et internes de régulation. Il est possible qu'une horloge physiologique régule les variations périodiques d'activité enzymatique digestive. Ce peut être le résultat d'une mémorisation induite par des facteurs externes. Toutefois, un apport périodique de nourriture indépendant des migrations nyctémérales et un éclaircissement identiques sur une zone océanique de 50 milles est peu crédible. Enfin, les individus conservés en élevage à l'obscurité pendant 40 à 60 heures présentent le même rythme. Il serait cependant nécessaire de les observer pendant des périodes beaucoup plus longues pour décider de la conservation ou de la disparition du comportement périodique.

Dans l'état actuel de nos mesures, ce rythme apparaît comme un phénomène endogène non autonome; c'est un rythme nyctéméral de nutrition.

### Conclusion

L'étude de la signification biologique des variations d'activité enzymatique digestive nous a conduits à mettre en évidence des relations avec la nutrition. Des corrélations significatives sont établies entre l'activité spécifique de l'amylase et les taux

d'ingestion et d'assimilation. Cette corrélation traduit l'augmentation de l'activité spécifique de l'enzyme lorsque l'ingestion et l'assimilation augmentent. Une variation des rapports d'activité de l'amylase et de la trypsine apparaît lorsque la nature de la nourriture disponible change. Cette étude expérimentale est complétée par l'analyse statistique des mesures effectuées sur les organismes dès leur capture. L'utilisation des corrélations simples, multiples et partielles, puis une analyse factorielle, permettent de montrer que l'activité de l'amylase et de la trypsine est régulée par les conditions trophiques (taille des particules, quantité et composition biochimique de la nourriture). Par exemple pour *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera* l'abondance de particules de la taille 5-20  $\mu\text{m}$  apparaît comme facteur explicatif des variations d'activité spécifique de l'amylase et de la trypsine.

Dans le cas de *C. carinatus* la relation avec la température suggère l'existence possible d'une autre régulation de type physiologique si cette influence est directe; dans le cas contraire, elle traduirait une tendance générale d'ordre écologique.

La standardisation des variations d'activité de ces enzymes comme mesure de la nutrition dans les conditions naturelles est approchée. Les équations de régression linéaire obtenues avec le taux d'ingestion et le taux d'assimilation, constituent une première calibration utilisable lorsque la nature du régime est constante et voisine de celle utilisée expérimentalement pour l'étalonnage. Dans les conditions naturelles, une expression quantitative satisfaisante de la nutrition devrait prendre en compte les activités de diverses enzymes digestives. Cependant, la standardisation d'un tel modèle reste délicate car il n'existe pas actuellement d'autre méthode comparable de mesure de la nutrition *in situ*. Dans ces conditions, il faut envisager une approche pas-à-pas alliant une quantification indirecte (*in vitro*) des lois de régulation des activités enzymatiques digestives, à une vérification dans les conditions de l'écosystème. Cependant, les relations établies avec les taux d'ingestion, d'assimilation et de nourriture disponible justifient l'utilisation des activités de l'amylase et de la trypsine comme indice de la nutrition. De ce point de vue, le comportement alimentaire des principales espèces du méso-zooplancton (Copépodes et Cladocère) est analysé. Ainsi pour *Calanoides carinatus* et *Temora stylifera*, le nombre de particules de taille 5-20  $\mu\text{m}$ , qui est un des facteurs explicatifs des variations d'activité enzymatique digestive, peut être considéré comme le type de nourriture ingérée. Pour les autres espèces, nous n'avons pas pu mettre en évidence une influence directe d'une taille particulière de particules. Comme il est décrit pour les Calanoidés, de nombreuses variations du type de particules filtrées et que des mécanismes de goût pour choisir la nourriture paraissent peu probables chez ce type d'animaux, il nous faut conclure à un comportement omnivore. L'équipement enzymatique digestif et ses possibilités d'adaptation correspondent à un tel régime alimentaire. Enfin, il n'y a pas de corrélation significative entre les activités de l'amylase et de la trypsine. Les variations de rapport entre ces deux activités enzymatiques traduisent donc le type de nourriture qui est assimilé. La comparaison des résultats obtenus permet de mettre en évidence une tendance herbivore qui se manifeste par une intense digestion des polysaccharides pour *Temora stylifera*, *Calanoides carinatus*, *Pleuromamma gracilis* et *Acartia clausi*. *Oncaea sp.* et *Podon in-*

*termedius*, au contraire, qui ont de fortes activités trypsiques (assimilation des protéines) manifestent une tendance carnivore.

Enfin, des variations périodiques d'activité enzymatique digestive ont été recherchées. A ce premier stade de l'étude nous n'avons pas fait appel à des méthodes statistiques sophistiquées de traitement qui aurait nécessité une stratégie d'échantillonnage beaucoup plus lourde. Nous nous sommes contentés de rechercher une augmentation périodique des activités enzymatiques digestives en utilisant une standardisation des variables pour les rendre comparables. Cette méthode permet de mettre en évidence un rythme des activités amylasiques et trypsiques. Les résultats de la première partie de l'étude qui ont montré la valeur de ces activités enzymatiques en tant qu'indice de nutrition permettent d'identifier le rythme d'activité à un rythme alimentaire.

Les caractéristiques du rythme sont ensuite comparées suivant les variations des conditions externes traduites par une répétition des mesures pour diverses stations géographiques, profondeurs, conditions écologiques, etc. La périodicité du rythme est conservée dans tous les cas de mesure tandis que son amplitude varie. Il apparaît que le comportement rythmé est d'autant plus marqué que les conditions trophiques sont plus défavorables. Les trois espèces analysées *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera* et *Rhincalanus nasutus* présentent le même comportement. Ceci conduit à admettre l'existence de facteurs de régulation d'origine interne et externe. Dans l'état actuel des mesures, il n'est pas possible de discuter plus avant de l'importance des deux types de régulation. Nous concluons ainsi à un rythme nycthéméral de nutrition.

### Bibliographie

- BARRINGTON, E. J. W. 1962. Digestive enzymes. *Adv. comp. Physiol. Biochem.* 1:1-65.
- BOUCHER, J., et J. F. SAMAIN. 1974. L'activité amylasique, indice de la nutrition du zooplancton; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *Téthys* 6 (1,2): 179-188.
- BOUCHER, J., et J. F. SAMAIN. 1975. Etude de la nutrition du zooplancton en zone d'upwelling par la mesure des activités enzymatiques digestives. p. 329-341. *In: Proc. mar. Biol. Symp.*, Oban, Scotland, Oct. 2-8, 1974. Barnes, H. (Ed.), Aberdeen Univ. Press, Aberdeen. 760 p.
- BOX, G. E. P., and G. M. JENKINS. 1972. Time series analysis forecasting and control. Holden Day, San Francisco. 553 p.
- CHARDY, P., M. GLEMAREC, and A. LAUREC. (in press). Applications of inertia methods to benthic marine ecology practical implications of the basic options. *Estuar. coast. mar. Sci.*
- CONOVER, R. J., and V. FRANCIS. 1973. The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains. *Mar. Biol.* 18:272-283.
- DRAPER, N. R. and J. SMITH. 1966. Applied regression analysis. Wiley Ser. Probab. math. stat. J. Wiley and Son, New York, London, Sydney. 40 p.
- GAUDY, R., 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.* 25:125-141.
- GUILLARD, R. R. L., and J. H. RYTHER. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve), *Gran. Can. J. Microbiol.* 8:229-239.
- LOWRY, O. H., N. J. ROSEBROUGH, A. L. FAIR, and R. J. RANDALL. 1951. Proteins measurements with the Folin phenol reagent. *J. biol. chem.* 193:265-275.

- MAC ALLISTER, C. D. 1969. Aspects of estimating zooplankton production from phytoplankton production. *J. Fish. Res. Bd Can.* 26:199-220.
- MENZEL, D. W., and R. F. VACCARO. 1964. The measurement of dissolved organic and particulate carbon in seawater. *Limnol. Oceanogr.* 9:138-142.
- POULETS, S. 1974. Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particles. *Mar. Biol.* 25:109-123.
- SAMAIN, J. F., et J. BOUCHER. 1974. Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. *Annls Inst. océanogr.*, Paris 50 (2):199-205.
- SAMAIN, J. F., J. BOUCHER et D. BUESTEL. 1976. Signification biologique des teneurs protéiques et des activités de l'amylase et des protéases chez *Artemia salina* L. Aspects d'application à l'étude de la nutrition. p. 391-417. In: Proc. 10th Eur. Symp. mar. Biol., Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1975. Persoone, G., and E. Jaspers (Eds). Universa Press, Wetteren. Vol. 1. 622 p.
- STEELE, J. H., 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard Univ. Press, Cambridge. 128 p.
- VAN WORMHOUDT, A. 1974. Etude des enzymes de l'hépatopancreas chez *Penaeus kerathurus* et *Penaeus serrata*, Crustacés Décapodes, dans les conditions physiologiques normales et en élevage. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Océanogr. biol., Univ. Aix-Marseille II, France. 197 p.
- WIMPENNY, R. S. 1938. Diurnal variations in the feeding and breeding of zooplankton related to the numerical balance of the zoophytoplankton community. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 13:323-337.

Annexe n° 5 : 1983, Relation Between Respiration, Excretion (Ammoniac and Inorganic phosphorus) and Activity of Amylase and Trypsin in Different Species of Pelagic Copepods from an Indian Ocean Equatorial Area.

## Relation between respiration, excretion (ammonia and inorganic phosphorus) and activity of amylase and trypsin in different species of pelagic copepods from an Indian Ocean equatorial area

R. Gaudy<sup>1</sup> and J. Boucher<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire d'Hydrobiologie marine, Faculté des Sciences de Luminy, F-13009 Marseille, France

<sup>2</sup> Centre Océanologique de Bretagne, F-29293 Brest, France

### Abstract

The relationship between respiration, nitrogen and phosphorus excretion and specific activity of amylase and trypsin was investigated from shipboard experiments with several species of copepods from the equatorial divergence area of the Indian Ocean, in June 1978. Statistical analysis of O:N ratios in 6 of the most common species revealed three main groups: a group displaying low O:N (*Pontella fera*, *Candacia pachydaetyla*); a group with high O:N (*Undinula darwini*, *Euchaeta marina*, *Temora discaudata*); and a species displaying an intermediate O:N ratio: *Scolecithrix bradyi*. O:P and N:P did not differ significantly between species. There was a direct relationship between average O:N and the ratios of specific activity of the digestive enzymes amylase and trypsin. Species displaying low O:N and/or A:T ratios such as *P. fera*, *C. pachydaetyla* and *Oncaea venusta* probably metabolize proteins more efficiently than they do plant carbohydrates (high nitrogen excretion and low amylase activity). Species displaying high O:N and A:T ratios, such as *U. darwini*, *E. marina* and *T. discaudata* (low nitrogen excretion and high amylase activity) were assumed to use carbohydrates (starch) and proteins with equal efficiency. *S. bradyi* showed a large range of variations in trypsin activity and low amylase activity, resulting in a low average A:T ratio, but its O:N ratio was intermediate. Variations in O:N and O:P ratios were related to differences in the nutritional strategy of the different species, based on literature data concerning the anatomy of their mouth parts and their selectivity for animal material in mixed-food experiments.

### Introduction

Due to the importance of pelagic copepods in the marine food chain, their feeding habits have been the object of numerous qualitative and quantitative studies (cf. reviews of Marshall, 1973 or Conover, 1978). In an effort to gain

insight into their role in the transformation of organic matter, different approaches have been used to try to determine the quality of their diet. Some of the most interesting findings were obtained by examination of buccal appendages (Beklemishev, 1959; Wickstead, 1962; Anraku and Omori, 1963; Arashkevich, 1969; Itoh, 1970); by study of gut content (Marshall, 1924; Mullin, 1966; Harding, 1974), and by laboratory feeding experiments on algal cultures, prey or detritus (Mullin, 1966; Haq, 1967; Taguchi and Ishii, 1972; Gaudy, 1974; Ikeda, 1977 a, b; Robertson and Frost, 1977; Fernández, 1978; Petipa, 1978; Paffenhöfer and Knowles, 1980; etc.)

The data thus amassed indicates that pelagic copepods vary greatly in dietary behaviour (herbivorous, carnivorous, omnivorous, detritivorous) but that it is not easy to unambiguously classify a given species into a well defined category.

Metabolic rates (respiration and excretion) can be used to ascertain the nature of the substrate oxidized by a species experimented on either immediately after capture or after a period of food deprivation, especially when they are presented as atomic ratios of respiration (O) and excretion (N or P). Thus, O:N ratios differ according to the proteic content of the substrate metabolized. A value close to 17 is generally considered as indicating a substrate corresponding to the average constitution of particles present in sea water; the theoretical minimum of this ratio (exclusive use of protein) is calculated between 7 to 9 according to various authors (Conover and Corner, 1968; Ikeda, 1974, 1977 a).

Another possible way is to assess the nature of catabolized substrate from the specific activity of digestive enzymes, such as amylase, which metabolizes carbohydrates and trypsin, which metabolizes proteins (Boucher *et al.*, 1975; Conover and Mayzaud, 1975).

Unlike the situation in temperate areas, where a great deal of research has been done, there is still little data available on copepod feeding in tropical oceanic regions (cf. Ikeda, 1977 b). During a cruise of the oceanographic

vessel "Professor Vodianitskii" (South Seas Biological Institute, Sebastopol), near the 50th East meridian in the equatorial divergence zone of the Indian Ocean, we had the opportunity to carry out experiments on respiration, excretion and enzymatic activity of the most characteristic copepod species in this area. Our purpose here is to present and discuss our results in an attempt to further clarify the following questions, namely:

(1) do different species of copepods from the same plankton assemblage have characteristic O:N, O:P and amylase:trypsin ratios?

(2) What is the relationship and significance of these different types of physiological indexes according to the nutritional strategy of species?

### Materials and methods

Zooplankton was collected by vertical hauls from 100 to 400 m depth to the surface at different times of the day and night between 17 and 26 June 1978, from the equatorial divergence area of the Indian Ocean. Copepods were immediately sorted and prepared for experiments within 1 or 2 h.

For respiration and excretion experiments, a given number of adults (1 for large species such as *Euchirella* spp. to 20–30 for the smaller species such as *Temora discaudata* or *Oncaea venusta*) were put into 125 ml flasks filled with filtered sea water (Millepore HA, 0.45  $\mu\text{m}$ ) with a penicillin-streptomycin mixture (50 mg l<sup>-1</sup>) to avoid possible bacterial interference with the metabolic rates. Controls were prepared in the same way. Flasks were incubated in thermostatic baths at two temperatures: 28°C (the temperature of surface sea water) and 20°C (the temperature of about 100 m depth). The incubation period lasted about 24 h to account for day-night variations (Boucher *et al.*, 1975; Duval and Green 1976) and to obtain significant changes in the parameters being measured (Taguchi and Ishii, 1972), given the relatively low concentration of the organisms in the flasks (3 to 8 mg dry wt l<sup>-1</sup>). Incubation periods under starvation conditions for up to 24 h seem to have no significant effect on the respiration-excretion ratios (Le Borgne, 1979; Ikeda and Skjoldal, 1980). After the incubation period, the dissolved oxygen in the flasks was measured with an oxymetre YSI 57 equipped with a Clark electrode. Ammonia nitrogen was assayed by the Koroleff method (1969), and inorganic phosphorus according to Strickland and Parsons (1972). Metabolic rates, deduced from differences from controls, were expressed per individual or in dry-weight units, and atomic ratios were calculated.

For measurements of enzyme activities, batches of various numbers of individuals (2 to 5 for large species, such as *Euchirella* spp., 15 to 20 for medium-sized species such as *Scolecithrix bradyi*, 40 to 70 for small species such as *Temora discaudata* and *Oncaea venusta*) were crushed in a Potter grinder after addition of 1 ml distilled water, at 0°C to 4°C. Homogenates were kept at -20°C pending

analysis, after the cruise. Amylase, trypsin and soluble protein content (used as a weight reference) were measured according to Samain *et al.* (1977). Specific enzymatic activity was expressed as the ratio of the enzyme concentration to the soluble protein weight.

### Results

#### Respiration and excretion experiments

Obviously, temperature did affect metabolic rates, as for all poikilotherms (in our experiments respiratory  $Q_{10}$  averaged 2.14). However, there was no significant difference between the O:N and O:P atomic ratios of a given species for the two temperatures used. Consequently, they were combined for statistical treatment and are discussed together.

Because data on respiration and excretion of tropical species is scarce in the literature, results concerning "rare species" in our samples are included in Table 1 for information purposes only, but the main discussion is based on six species where replicates were sufficient to allow statistical treatment.

For the latter, O:N ratios ranged between 6.01 and 13.96 (Table 1), increasing in order as follows: *Pontella fera*, *Candacia pachydactyla*, *Scolecithrix bradyi*, *Undinula darwini*, *Euchaeta marina* and *Temora discaudata*. The Student-Neumann-Keuls test (SNK test as described by Sokal and Rohlf, 1969) indicated that the O:N ratios of *P. fera* and *C. pachydactyla* did not differ significantly, but were different from the values found in all other species ( $P < 0.05$  between *C. pachydactyla* and *S. bradyi*;  $P < 0.01$  in all other combinations; Table 2). Means obtained for *U. darwini*, *E. marina* and *T. discaudata* did not differ significantly between themselves, but differed from means of other species ( $P < 0.01$ ). *S. bradyi* occupied a central position, its O:N ratio differing significantly from species of lower rank and from species of higher rank ( $P < 0.01$ , except between *S. bradyi* and *U. darwini* where  $P$  was  $< 0.05$ ; Table 2).

The less abundant species showed a larger range of O:N values, from very low ones (*Calanus robustior*, *Pleuromamma xiphias*) to rather high levels (*Euchaeta acuta*, *Chirundina streetsi*). In some species, O:N ratios varied greatly from one experiment to another (*Euchirella* sp., *Euchaeta spinosa*).

The O:P ratios ranged from 36.16 to 110.3 in the 6 most abundant species where there was enough data for statistical treatment. They could be ranked as follows (order of increasing values): *Candacia pachydactyla*, *Undinula darwini*, *Pontella fera*, *Temora discaudata*, *Euchaeta marina* and *Scolecithrix bradyi* (Table 1). Although the value noted in *C. pachydactyla* was much lower than those of the other species, mean comparison via the SNK test failed to demonstrate any significant difference at  $P < 0.05$ , due to the high variability among individuals.

Of the less abundant species, *Calanus robustior* and *Euchirella* spp. had the lowest O:P ratios. Also displaying

**Table 1.** Respiration, mineral excretion and atomic ratios for copepod species from the surface waters of the Indian Ocean equatorial area. Individual values or mean  $\pm$  SD are given. The number of measurements is shown in parentheses. ind: individual. nd: no data

Species	Length (mm)	Weight (mg)	T (°C)	Respiration ( $\mu$ l O <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> )		Excretion ( $\mu$ g h <sup>-1</sup> ind <sup>-1</sup> )		Atomic ratios		
				per ind	per mg	N·NH <sub>3</sub>	P·PO <sub>4</sub>	O:N	O:P	N:P
<i>Candacia pachydaetyla</i>	2.02	0.18	28.5	0.74 $\pm$ 0.29 (4)	4.21 $\pm$ 1.68 (4)	0.152 $\pm$ 0.033 (4)	0.0475 $\pm$ 0.0152 (4)	6.59 $\pm$ 2.57 (4)	36.16 $\pm$ 9.77 (4)	6.32 $\pm$ 3.27 (4)
<i>Pontella fera</i>	2.20	0.15	28.5	0.61 $\pm$ 0.11 (8)	4.13 $\pm$ 0.71 (8)	0.159 $\pm$ 0.054 (8)	0.0246 $\pm$ 0.0090 (8)	6.01 $\pm$ 2.65 (11)	73.28 $\pm$ 21.23 (11)	12.35 $\pm$ 5.25 (11)
			20	0.36 $\pm$ 0.07 (3)	2.89 $\pm$ 0.49 (3)	0.056 $\pm$ 0.015 (3)	0.0176 $\pm$ 0.0055 (3)			
<i>Scolecithrix bradyi</i>	1.68	0.13	28.5	0.77 $\pm$ 0.16 (12)	5.94 $\pm$ 1.32 (12)	0.099 $\pm$ 0.039 (12)	0.0206 $\pm$ 0.0023 (12)	9.37 $\pm$ 1.72 (15)	110.30 $\pm$ 30.72 (15)	11.87 $\pm$ 3.07 (15)
			20	0.41 $\pm$ 0.05 (3)	3.21 $\pm$ 0.48 (3)	0.054 $\pm$ 0.010 (3)	0.0141 $\pm$ 0.0034 (3)			
<i>Urdimula darwini</i>	2.32	0.15	28.5	1.13 $\pm$ 0.06 (3)	7.48 $\pm$ 0.42 (3)	0.137 $\pm$ 0.029 (3)	0.0441 $\pm$ 0.0062 (3)	11.29 $\pm$ 2.33 (7)	72.41 $\pm$ 10.58 (9)	6.97 $\pm$ 1.09 (7)
			20	0.56 $\pm$ 0.05 (6)	2.87 $\pm$ 0.33 (6)	0.052 $\pm$ 0.012 (4)	0.0208 $\pm$ 0.0650 (6)			
<i>Euchaeta marina</i>	2.40	0.22	28.5	1.30 $\pm$ 0.13 (3)	5.86 $\pm$ 0.71 (3)	0.131 $\pm$ 0.041 (3)	0.0523 $\pm$ 0.0101 (3)	12.80 $\pm$ 3.98 (5)	64.27 $\pm$ 18.95 (5)	5.40 $\pm$ 2.57 (5)
			20	0.64 $\pm$ 0.07 (3)	2.87 $\pm$ 0.26 (3)	0.073 $\pm$ 0.043 (2)	0.0302 $\pm$ 0.0190 (2)			
<i>Temora discaudata</i>	1.20	0.034	28.5	0.23 $\pm$ 0.08 (4)	6.71 $\pm$ 3.33 (4)	0.020 $\pm$ 0.006 (4)	0.0102 $\pm$ 0.0032 (4)	13.96 $\pm$ 2.28 (5)	75.07 $\pm$ 12.13 (5)	4.99 $\pm$ 0.68 (5)
			20	0.12 (1)	3.53 (1)	0.010 (1)	0.0035 (1)			
<i>Calanus robustior</i>	2.88	0.32	20	0.64	2.00	0.219	0.0620	3.66	29.61	8.09
<i>Eucalamus attenuatus</i>	2.76	0.29	28.5	1.09	3.68	0.307	nd	4.44	nd	nd
<i>Euchirella</i> sp.	2.40	0.26	28.5	0.99	3.80	0.296	0.1439	4.17	19.62	4.71
<i>Euchirella</i> sp.	3.06	0.41	20	1.36	3.31	0.124	0.0664	13.65	58.45	4.28
<i>Euchirella bitumida</i>	3.88	0.82	28.5	1.91	2.33	0.248	0.1358	9.64	111.61	11.57
<i>E. bitumida</i>	4.88	0.89	28.5	4.88	5.48	0.626	0.3490	9.74	39.83	4.09
<i>Euchirella intermedia</i>	2.84	0.29	20	0.29	1.00	0.060	0.0284	5.98	28.99	4.84
<i>Euchaeta spinosa</i>	3.68	0.62	28.5	3.71	5.99	0.187	nd	24.82	nd	nd
<i>E. spinosa</i>	3.17	0.43	28.5	2.39	5.61	0.417	0.0627	7.16	108.79	15.19
<i>E. spinosa</i>	3.60	0.47	20	1.34	2.83	0.085	0.0637	19.75	60.13	3.20
<i>Euchaeta acuta</i>	3.56	0.51	20	2.77	5.40	0.121	0.0266	28.64	296.89	10.37
<i>Undeuchaeta intermedia</i>	3.33	0.67	20	0.97	1.45	0.140	0.0467	8.69	59.63	6.86
<i>Undeuchaeta major</i>	3.40	0.62	20	1.10	1.77	0.129	0.0520	10.64	60.29	5.67
<i>Chironomina streetsi</i>	3.84	0.83	20	1.99	2.40	0.096	0.0965	26.00	58.96	2.27
<i>Pleuromamma xiphias</i>	3.28	0.24	28.5	1.14	4.82	0.523	0.0893	2.71	36.37	13.42
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	3.37	0.35	20	1.73	4.93	0.172	0.0221	12.57	223.18	17.75
<i>Arietellus plumifer</i>	4.30	1.53	20	4.29	2.81	0.488	0.0299	11.06	410.04	37.04
<i>Pontella</i> sp.	3.22	0.53	28.5	1.20	2.26	0.347	nd	4.32	nd	nd
<i>Pontella</i> sp.	3.96	1.06	28.5	2.40	2.26	0.462	0.134	6.50	51.02	7.85
<i>Pontella atlantica</i>	4.88	2.72	28.5	6.17	2.27	0.690	0.230	11.17	76.53	6.85
<i>Oncaea venusta</i>	0.82	0.02	20	0.08	3.56	0.017	0.0009	5.89	261.89	44.46

Table 2. Multiple comparison of means of O:N by Student-Neuman-Keuls test. + = significant at  $P$  0.05; ++ = significant at  $P$  0.01; ns = non significant. Those species whose ratios did not differ significantly between themselves are bracketted together at bottom of the table

O:N atomic ratio	<i>P. f.</i>	<i>C. p.</i>	<i>S. b.</i>	<i>U. d.</i>	<i>E. m.</i>	<i>T. d.</i>
<i>n</i> measurements	11	4	15	7	5	5
<hr/>						
<i>Pontella fera</i> ( <i>P. f.</i> )						
<i>Candacia pachydactyla</i> ( <i>C. p.</i> )	0.494 <sup>ns</sup>					
<i>Scolecithrix bradyi</i> ( <i>S. b.</i> )	3.277 <sup>++</sup>	2.782 <sup>*</sup>				
<i>Undinula darwini</i> ( <i>U. d.</i> )	5.455 <sup>++</sup>	4.960 <sup>++</sup>	2.178 <sup>*</sup>			
<i>Euchaeta marina</i> ( <i>E. m.</i> )	5.644 <sup>++</sup>	5.150 <sup>++</sup>	2.367 <sup>+</sup>	0.578 <sup>ns</sup>		
<i>Temora discaudata</i> ( <i>T. d.</i> )	7.872 <sup>++</sup>	7.377 <sup>++</sup>	4.950 <sup>++</sup>	2.806 <sup>ns</sup>	2.277 <sup>ns</sup>	
<hr/>						
<i>P. fera</i>	<i>C. pachydactyla</i>	<i>S. bradyi</i>	<i>U. darwini</i>	<i>E. marina</i>	<i>T. discaudata</i>	

rather low ratios were *Undeuchaeta* spp., *Chirundina streetsi*, *Pleuromamma xiphias* and the large pontellids *Pontella* sp. and *P. atlantica*. By contrast, some very high rates exceeding 350 were found in *Eucalanus attenuatus*, *Euchaeta acuta* and *Arietellus plumifer*.

The N:P ratios ranged from 4.99 to 12.35 in the most frequent species, which could be arranged in the following increasing order: *Temora discaudata*, *Euchaeta marina*, *Candacia pachydactyla*, *Undinula darwini*, *Scolecithrix bradyi* and *Pontella fera* (Table 1). The last two species had very similar values which exceeded those of the other species. Nevertheless, taking into account the individual variations, these differences were not significant (SNK test).

In the less abundant species, N:P ratios appeared to vary more widely. The lowest values (4 to 7), found in

*Euchirella* spp., *Undeuchaeta* spp. and *Chirundina streetsi*, contrasted with the much higher values displayed by *Eucalanus attenuatus*, *Arietellus plumifer* and *Oncaea venusta*.

#### Specific enzymatic activity for amylase and trypsin

Amylase catabolizes the hydrolysis of starch and trypsin that of proteins. Fig. 1 shows the values of specific activities of both enzymes for the different copepods tested. Table 3 gives the raw data and values of the amylase-trypsin activity ratio (A:T ratio).

Each species displayed trypsin and amylase activities, but their enzymes activities values were rather scattered. For example, *Scolecithrix bradyi* displayed a wide range of

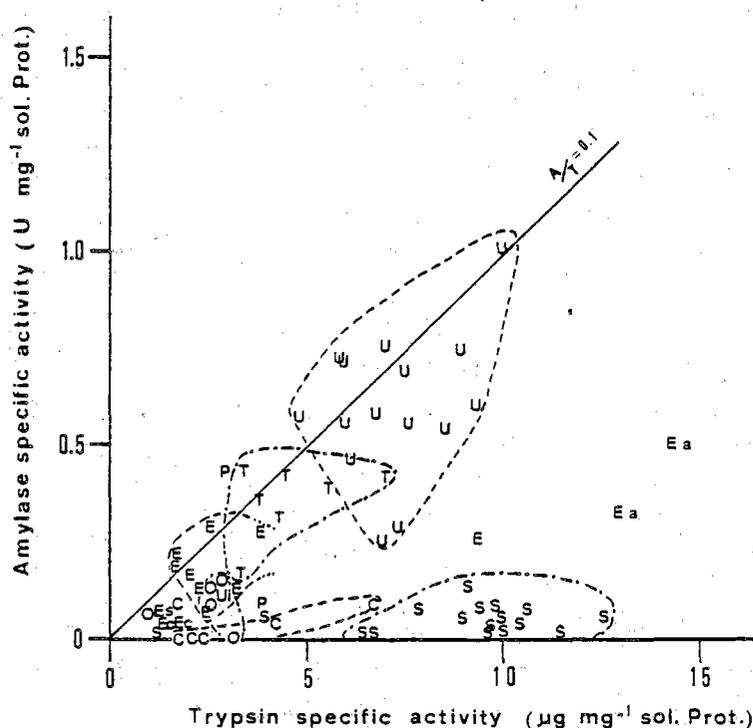


Fig. 1. Relationship between amylase and trypsin activity of different species of copepods. C: *Candacia pachydactyla*; E: *Euchaeta marina*; Ea: *Eucalanus attenuatus*; Ec: *Eucalanus crassus*; Es: *Euchirella* sp.; O: *Oncaea venusta*; P: *Pleuromamma abdominalis*; S: *Scolecithrix bradyi*; T: *Temora discaudata*; U: *Undinula darwini*; Ui: *Undeuchaeta intermedia*. sol. Prot. = soluble protein

Table 3. Specific enzyme activities for amylase (A) and trypsin (T), soluble protein (P) content per individual, and amylase:trypsin activities ratio in different species of pelagic copepods. Values are means  $\pm$  SD. Number of measurements (*n*) are shown

Species	A:P (U mg <sup>-1</sup> P 10 <sup>-1</sup> )	T:P ( $\mu$ g mg <sup>-1</sup> P)	P (mg ind <sup>-1</sup> )	A:T (U $\mu$ g <sup>-1</sup> 10 <sup>-2</sup> )	<i>n</i>
<i>Candacia pachydactyla</i>	0.37 $\pm$ 0.47	2.87 $\pm$ 1.91	1.17 $\pm$ 0.49	1.20 $\pm$ 1.91	7
<i>Scolecithrix bradyi</i>	0.50 $\pm$ 0.36	8.99 $\pm$ 2.80	1.80 $\pm$ 0.36	0.58 $\pm$ 0.48	17
<i>Undinula darwini</i>	6.04 $\pm$ 1.37	7.15 $\pm$ 1.49	1.65 $\pm$ 0.67	8.67 $\pm$ 2.88	15
<i>Euchaeta marina</i>	1.91 $\pm$ 0.79	3.21 $\pm$ 2.37	1.76 $\pm$ 0.22	7.35 $\pm$ 4.01	9
<i>Temora discaudata</i>	3.65 $\pm$ 0.95	4.56 $\pm$ 1.29	0.59 $\pm$ 0.09	8.31 $\pm$ 2.74	7
<i>Eucalanus</i> sp.	0.35 $\pm$ 0.11	1.56 $\pm$ 0.35	0.74 $\pm$ 0.04	2.36 $\pm$ 1.24	2
<i>Eucalanus attenuatus</i>	4.23 $\pm$ 1.22	13.56 $\pm$ 0.87	3.88 $\pm$ 0.29	3.10 $\pm$ 0.70	2
<i>Euchirella</i> sp.	0.65 $\pm$ 0.04	2.89 $\pm$ 2.26	4.64 $\pm$ 1.25	3.29 $\pm$ 2.70	2
<i>Undeuchaeta intermedia</i>	1.32	2.86	10.50	4.63	1
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2.64 $\pm$ 2.41	3.39 $\pm$ 0.62	2.72 $\pm$ 0.64	8.57 $\pm$ 8.69	2
<i>Oncaea venusta</i>	0.88 $\pm$ 0.62	2.41 $\pm$ 0.84	0.38 $\pm$ 0.12	4.18 $\pm$ 2.66	5

trypsin activity values in the different experiments carried out with this species.

As far as the A:T ratio is concerned, the species can be separated in two main groups, as indicated by the scattering of data in Fig. 1: *Candacia pachydactyla*, *S. bradyi* and *Oncaea venusta* had low A:T ratios (0.6  $\cdot$  10<sup>-2</sup> to 4.2  $\cdot$  10<sup>-2</sup>, Table 3). *Undinula darwini*, *Euchaeta marina* and *Temora discaudata* had high A:T ratios (7.4  $\cdot$  10<sup>-2</sup> to 8.7  $\cdot$  10<sup>-2</sup>). Thus, the first group displayed a mainly protein-oriented catabolism, while the second catabolized carbohydrates and proteins equally well. For other species of *Eucalanus*, *Euchirella* and *Pleuromamma*, where few data were available, A:T ratios were in the range of the two groups described above. Except for *Eucalanus attenuatus*, which exhibited high trypsin activity, the enzymatic activities recorded in these species were always low.

## Discussion

Table 4 presents some literature data for metabolic atomic ratios in zooplankton. Our O:N values for various copepods fall within the general range reported so far. For O:P values, our data are in several cases inferior to most frequent values from previous authors, except that reported by Harris (1959) for mixed zooplankton, but the general mean we obtained (131.0 for "rare" species; 73.76 for "frequent" species) is comparable to literature values. Similarly, the mean N:P ratio (12.58 in "rare" species; 7.98 in "frequent" species) is close to the value of 10 generally obtained during previous measurements.

In freshly caught animals, phosphorus excretion appears to vary and O:P ratios do not therefore permit classification of the different species. This result is not surprising, because turnover of phosphorus is greater than that of nitrogen (Butler *et al.*, 1970), and slight differences in the previous feeding of individuals could result in variable phosphorus excretion rates.

Conversely, the observed O:N and A:T ratios show that, in a given environment, different species or group of species can be characterized by the degree of efficiency

with which they can digest proteins or carbohydrates (starch). For several species, there is good agreement between O:N and A:T ratios (Fig. 2): the more nitrogen excreted (low O:N ratio), the higher the trypsin activity is, compared to the amylase activity.

Nevertheless, these ratios do not allow to ascertain whether diet is based on animal prey or plants (phytoplankton), because (1) almost all copepods are omnivorous (Arashkevich, 1969; Robertson and Frost, 1977; Paffenhöfer and Knowles, 1980), so the proteins they can utilize can be drawn either from animals or plants; (2) amylase specific activity is closely linked to chlorophyll, phytoplankton or carbohydrate (Boucher *et al.*, 1975; Mayzaud and Poulet, 1978; Hirche, 1981), although starch is absent in diatomeae or very scarce in other phytoplankton groups. Thus, amylase activity does not seem to be a good index of grazing. A much better index appears to be laminarinase activity, since chrysolaminarin is the principle polysaccharide storage product of phytoplankton (Cox, 1981). The efficiency of protein or carbohydrate intake would depend not only on potential ability to digest these substrate (the activity of enzymes), but also on the quantity of food available, time necessary for gut transit, or seasonal acclimation (Mayzaud and Poulet, 1978). Thus, a direct relationship between the observed enzyme activity and the real acquisition of energy from proteins or carbohydrates can hardly be expected. O:N ratios more probably reflect the nutritional strategy of the animals rather than what they have recently eaten. For example, Conover and Corner (1968) showed that the phytoplankton cycle causes seasonal variations in metabolic ratios of some copepod species. Such variations in O:N were greater in *Calanus* spp., which tend to feed intermittently and store fat according to phytoplankton richness, than in omnivorous-carnivorous species, less dependant from a vegetal cycle and without lipid reserves, such as *Metridia* and *Pareuchaeta* species.

Nevertheless, strong seasonal variations in metabolic ratios have sometimes been correlated with food quality, such as in *Palaemonetes varians* (Snow and Williams, 1971). In *Crangon franciscorum*, ammonia excretion rate

Table 4. Published data on metabolic ratios of copepod species and zooplankton. nd: no data

Species	O:N	O:P	N:P	Source
Mixed zooplankton	7.7	54	7	Harris (1959)
Mixed zooplankton	nd	nd	9.3	Martin (1968)
Mixed zooplankton	25-40	nd	nd	Conover and Mayzaud (1975)
Mixed zooplankton	27.6	276	10	Le Borgne (1973)
<i>Acartia clausi</i>	17-21	nd	nd	Fernandez (1978)
<i>A. clausi</i>	4-8	nd	nd	Ikeda and Skjoldal (1980)
<i>Acartia australis</i>	11-18	84-309	6-27	Ikeda (1974)
<i>Calanus helgolandicus</i>	nd	nd	10-12	Butler <i>et al.</i> (1970)
<i>Calanus finmarchicus</i>	22-30	nd	nd	Fernandez (1978)
<i>C. finmarchicus</i>	27	nd	nd	Nival <i>et al.</i> (1974)
<i>Calanus hyperboreus</i>	22-35	nd	nd	Conover and Corner (1968)
<i>Calanus cristatus</i>	5-7	110	19	} Taguchi and Ishii (1972)
<i>Calanus plumchrus</i>	7	89	13	
<i>Calanus robustior</i>	16	nd	nd	Ikeda (1974)
<i>C. robustior</i>	13-14	129-217	7-33	Fernández (1978)
<i>Calanus gracilis</i>	16-22	nd	nd	} Ikeda (1974)
<i>Calanus minor</i>	12-14	nd	nd	
<i>Centropages typicus</i>	18-19	138-191	7-11	Harris (1959)
<i>C. typicus</i>	8	nd	nd	Conover and Corner (1968)
<i>Centropages brachiatus</i>	12-15	nd	nd	Ikeda (1974)
<i>Temora stylifera</i>	18-29	120-250	7-14	Fernandez (1978)
<i>T. stylifera</i>	7-15	nd	nd	Nival <i>et al.</i> (1974)
<i>Pleuromamma gracilis</i>	27-36	329	10	Fernandez (1978)
<i>Pleuromamma robusta</i>	17	nd	nd	Conover and Corner (1968)
<i>P. robusta</i>	25	nd	nd	Ikeda (1974)
<i>Euchirella rostrata</i>	29	nd	nd	Conover and Corner (1968)
<i>Undinula darwini</i>	6	nd	nd	} Ikeda (1974)
<i>Undinula vulgaris</i>	9-22	nd	nd	
<i>Candacia aethiopica</i>	17	nd	nd	
<i>Pontella danae</i>	23	nd	nd	
<i>Labidocera nerii</i>	13	nd	nd	
<i>Labidocera acuta</i>	17	nd	nd	} Reeve <i>et al.</i> (1970)
<i>Sagitta hispida</i>	7	nd	nd	

changed according to prey types (Nelson *et al.*, 1979). Like Ikeda (1977a), these authors emphasize that observed rates are partially dependant on recent feeding.

A complementary way to ascertain the relationship between metabolic or enzymatic ratios and feeding ethology of copepods is to examine certain anatomic features

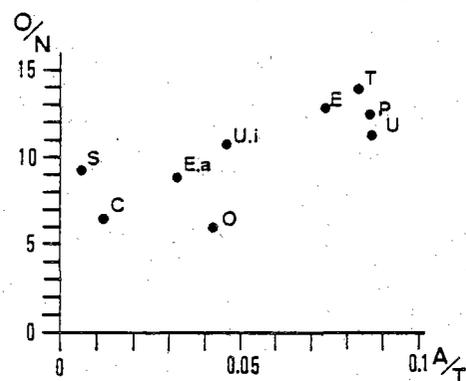


Fig. 2. Relationship between O:N and A:T ratios for different species of copepods. C: *Candacia pachydactyla*; E: *Euchaeta marina*; E.a: *Eucalanus attenuatus*; O: *Oncaea venusta*; P: *Pleuromamma abdominalis*; S: *Scolecithrix bradyi*; T: *Temora discaudata*; U: *Undinula darwini*; U.i: *Undeuchaeta intermedia*

involved in food collection, such as the mouth appendages, furnished with more or less narrowly spaced setae or setules allowing filtration, or armed with sharp or blunted teeth. Itoh (1970), analyzing the morphology of mandible teeth in many species of copepods, calculated an "edge index" for their aptitude to eat prey: low values (< 500) correspond to "herbivorous", high values (> 900) to "carnivorous". Edge index values for the species considered here were taken from Itoh's data and are reported in Table 5.

This table also reports the results of a mixed-food experiment carried out by Petipa (1978) on the same copepods or closely related species in a tropical area. The analysis of results obtained by different methods shows that the amount of ammonia excreted by the animals relative to their respiration rate is a good indication of their efficiency in digesting proteins, as illustrated by the importance of trypsin activity comparative to amylase activity. The physiological ratios O:N and A:T are also related to the edge index values and to the ability of species to use animal prey in mixed-food experiments. The low O:N ratios of *Pontella fera* and *Candacia pachydactyla* approach the theoretical value for a pure protein diet. *C. pachydactyla* also displays a very low amylasic activity resulting in a low A:T ratio. *P. fera* and *C. pachydactyla*

Table 5. Comparison of edge index (low values, < 500 = herbivorous; high values, > 900 = carnivorous; Itoh, 1970), selectivity for animal food in mixed-food experiments (Petipa, 1978), and physiological ratios O:N and A:T in several species of copepods. nd: no data

Species *	Edge index	Animal material in food ration (%)	O:N (at. ratio)	A:T (U mg T 10 <sup>-2</sup> )
<i>Undinula darwini</i>	340	51	11.29	8.67
<i>Temora discaudata</i>	500	nd	13.96	8.31
<i>Scolecithrix bradyi</i>	570*	nd	9.37	0.58
<i>Euchaeta marina</i>	750	91	12.80	7.35
<i>Pontella fera</i>	810	nd	6.01	nd
<i>Candacia pachydactyla</i>	2 360	90*	6.59	1.20
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	nd	82	12.57	8.57
<i>Oncaea venusta</i>	nd	74	5.89	4.18

\* The edge index value was given for *Scolecithrix danae* by Itoh (not for *S. bradyi*), while Petipa reported food selectivity for the very similar *Candacia aethiopica* (not for *C. pachydactyla*). All other species were identical to those in present study. All O:N and A:T data are from present study

have high index values, corresponding to the good adaptation of their mandibles for carnivory, which is confirmed in *C. pachydactyla* by its high preference for animal prey in mixed-food experiments. For *Oncaea venusta*, the only value of O:N obtained and the A:T ratios also displayed low values. Its aptitude to eat prey is developed, although less marked than in *P. fera* and *C. pachydactyla*. On the other hand, O:N ratios of *Undinula darwini*, *Temora discaudata* and *Euchaeta marina* are the highest, but still below 17, which is supposed to correspond to a balanced diet consisting in equal parts of proteins, lipids and carbohydrates. These species also display the highest A:T ratios, corresponding to an equal aptitude to digest proteins and carbohydrates. Edge index values of *U. darwini* and *T. discaudata* are the lowest. *U. darwini*'s value falls into the range corresponding to "herbivorous" according to Itoh (1970). The edge index of *T. discaudata* is at the threshold between herbivorous and omnivorous. In mixed-food experiments, *U. darwini* reveals the best aptitude to complement its diet with plant material: animal prey accounted only for about half its diet. *T. discaudata* was not studied by Petipa (1978), but the very similar species *T. stylifera* was considered by Paffenhöfer and Knowles (1980) to be a mixed feeder, preferentially herbivorous.

Some discrepancy appears in the classification of *Euchaeta marina*: Generally, Euchaetidae are considered as chiefly carnivorous; this view is supported by the shape of their maxillipeds, suggesting ability to seize prey (Itoh, 1970). Mixed-food experiments indicate that *E. marina* selects animal food, but in another Pacific area, an upwelling region, animal food is overlooked by this species in favour of algae or bacteria, which accounted for 99% of its food ration (Petipa, 1978). Thus, its feeding ethology, which switches from carnivorism to herbivorism, seems to depend on the nature of available food. Its edge index classes it as omnivorous, and is in agreement with its equal aptitude to digest protein and starch as indicated by our O:N and A:T ratios. Moreover, sexual differences are sug-

gested by higher amylase activity found in females comparative to males and also by a higher O:P ratio recorded in a batch of ovigerous females in one experiment (90.78), as compared to the general mean (75.36) for the total adult population. These differences could be related to the special nutritional needs of females at the moment of egg ripening: ovogenesis involves a high phosphorus turnover in the ovary (Marshall and Orr, 1961; Comita and Comita, 1966). Thus, during egg formation, more phosphorus would be retained by females, resulting in a reduced excretion of this element and a high O:P ratio. The phosphorus needed is probably drawn mainly from algae, as has been shown for temperate copepods by Butler *et al.* (1970). Indeed, in the divergence area where the study was carried out, algae were relatively abundant. The higher amylase activity of females would indicate a more plant-oriented diet, allowing the species to increase its egg production.

*Scolecithrix bradyi* belongs to a family of typically mixed-feeders, according to Arashkevich (1969). *S. danae*, a species similar in shape and in habitat, has an edge index ranking it among omnivorous in Itoh's classification. The O:N ratio of *S. bradyi* is also of intermediate value. On the contrary, the A:T ratio is very low as a result of a weak amylase activity and a strong and widely variable trypsin activity. Mixed food experiments were not performed by Petipa (1978) with this species, but during our cruise, a shipboard experiment using individuals maintained several days under different feeding conditions (starvation, algal-cell culture and mixed-food) showed that trypsin activity was strongly increased by availability of animal food in the diet (Boucher, 1980). Thus, the large variation of trypsin activity in freshly caught individuals could be related to variations in their hunting activity. If nitrogen excretion varies as rapidly as trypsin activity in this species, the incubation period for excretion experiments is perhaps too long to give realistic values for nitrogen excretion, which could explain the divergence between O:N and A:T ratios.

Except for *Scolecithrix bradyi*, where the relation between O:N, A:T and feeding ethology is not very clear, there is rather good agreement for other species between the physiological indices indicating an aptitude to metabolize proteins, and their feeding ethology as reflected by the structure of their mandibles and by their prey selectivity, which indicates the degree of their tendency to eat prey: the lower the O:N and A:T are, the stronger is the tendency to eat prey. Thus, most of the nitrogen metabolized must come from animal material.

Nevertheless, generalisation must be avoided, because many factors can play a role, such as seasonal or geographic acclimation of enzymes or the special qualitative need for ovogenesis suggested for *Euchaeta marina*.

It is hoped that further research using complementary techniques will provide additional information as to the validity of physiological indexes for assessing the nature of feeding processes in copepods.

#### Literature cited

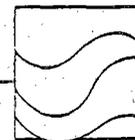
- Anraku, M. and M. Omori: Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouthparts of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 8, 116-126 (1963)
- Arashkevich, Ye. G.: The food and feeding of copepods in the Northwestern Pacific. *Oceanology*, Wash. 9, 695-709 (1969)
- Beklemishev, K. V.: Anatomy of mouth parts of copepods (masticatory surfaces of the mandibles in some calanids and eucalanids). [in Russ.]. *Trudy Inst. Okeanol.* 30, 148-155 (1959)
- Boucher, J.: Exemples d'application des mesures d'activité enzymatique à l'étude de la croissance et de la nutrition du zooplancton. In: Production primaire et secondaire: Colloque Franco-Soviétique. Station Marine d'Endoume. Publ. Cent. natn. Exploit. Océans (Sér. Act. Colloques) 10, 91-104 (1980)
- Boucher, J., A. Laurec, J. F. Samain et S. L. Smith: Etude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles, par la mesure des activités enzymatiques digestives. *Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp.* 2, 85-110 (1975). (Ed. by G. Persoone and E. Jaspers. Wetteren, Belgium: Universa Press)
- Butler, E. I., E. D. S. Corner and S. M. Marshall: On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea-area. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 50, 525-560 (1970)
- Comita, G. W., and J. J. Comita: Egg production in *Tigriopus brevicornis*. In: Some contemporary studies in marine science, pp 171-185. Ed. by H. Barnes. London: Allen & Unwin 1966
- Conover, R. J.: Feeding interactions in the pelagic zone. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 173, 66-76 (1978)
- Conover, R. J. and E. D. S. Corner: Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48, 49-75 (1968)
- Conover, R. J. and P. Mayzaud: Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential food supply. *Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp.* 2, 151-163 (1975). (Ed. by G. Persoone and E. Jaspers. Wetteren, Belgium: Universa Press)
- Cox, J. L.: Laminarinase induction in marine zooplankton and its variability in zooplankton samples. *J. Plankton Res.* 3, 345-356 (1981)
- Duval, W. S. and G. H. Green: Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21, 823-829 (1976)
- Fernández, F.: Metabolismo y alimentación en copepodos planctónicos del Mediterraneo: respuesta a la temperatura. *Investigación pesq.* 42, 97-139 (1978)
- Gaudy, R.: Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.* 25, 125-141 (1974)
- Haq, S. M.: Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *M. longa* from the Gulf of Maine. *Limnol. Oceanogr.* 12, 40-51 (1967)
- Harding, G. C. H.: The food of deep-sea copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54, 141-155 (1974)
- Hirche, H. J.: Digestive enzymes of copepodids and adults of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in relation to particulate matter. *Kieler Meeresforsch. (Sonderh.)* 5, 174-185 (1981)
- Harris, E.: Oceanography of Long Island Sound. The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* 17, 31-65 (1959)
- Ikeda, T.: Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 22, 1-97 (1974)
- Ikeda, T.: The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.* 41, 241-252 (1977 a)
- Ikeda, T.: Feeding rates of planktonic copepods from a tropical sea. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 29, 263-277 (1977 b)
- Ikeda, T. and H. R. Skjoldal: The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton VI. Changes in physiological activities and biochemical components of *Acetes sibogae australis* and *Acartia australis* after capture. *Mar. Biol.* 58, 285-293 (1980)
- Itoh, K.: A consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton Soc. Japan* 17, 1-10 (1970)
- Koroleff, F.: Direct determination of ammonia in natural water as indophenol blue. *Int. Council. Explor. Sea Comm. Meet. (Hydrography Comm.) C 9*, 1-6 (1969)
- Le Borgne, R. P.: Etude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanktoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). *Mar. Biol.* 19, 249-257 (1973)
- Le Borgne, R. P.: Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 37, 127-137 (1979)
- Marshall, S. M.: The food of *Calanus finmarchicus* during 1923. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 13, 473-479 (1924)
- Marshall, S. M.: Respiration and feeding in copepods. *Adv. mar. Biol.* 11, 57-120 (1973)
- Marshall, S. M. and A. P. Orr: On the biology of *Calanus finmarchicus*. XII. The phosphorus cycle: excretion, egg production, autolysis. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 41, 463-488 (1961)
- Martin, J. H.: Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. III. Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance. *Limnol. Oceanogr.* 13, 63-71 (1968)
- Mayzaud, P. and S. Poulet: The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1144-1154 (1978)
- Mullin, M. M.: Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. In: Some contemporary studies in marine science, pp 545-554. ed. by H. Barnes. London: Allen & Unwin 1966
- Nelson, S. G., M. A. Simmons and A. W. Knight: Ammonia excretion by the benthic estuarine shrimp *Crangon franciscorum* (Crustacea: Crangonidae) in relation to diet. *Mar. Biol.* 54, 25-31 (1979)
- Nival, P., G. Malara, R. Charra, I. Palazzoli et S. Nival: Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes

- planctoniques (Crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 15, 231-260 (1974)
- Paiffenhöfer, G. A. and S. C. Knowles: Omnivorousness in marine planktonic copepods. *J. Plankton Res.* 2, 335-365 (1980)
- Petipa, T. S.: Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels. *Mar. Biol.* 49, 285-293 (1978)
- Reeve, M. R., J. E. G. Raymond and J. K. B. Raymond: Seasonal biochemical composition and energy sources of *Sagitta hispida*. *Mar. Biol.* 6, 357-364 (1970)
- Robertson, S. B. and B. W. Frost: Feeding by an omnivorous planktonic copepod *Aetideus divergens* Bradford. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 29, 231-244 (1977)
- Samain, J. F., J. Y. Daniel et J. R. Le Coz: Trypsine, amylase et protéines du zooplancton: dosage automatique et manuel. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 29, 279-289 (1977)
- Snow, N. B. and P. J. LeB. Williams: A simple method to determine the O:N ratio of small marine animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 51, 105-109 (1971)
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf: *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* 776 pp. San Francisco: W. H. Freeman & Co 1969
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons: *A practical handbook of seawater analysis*, 2nd ed. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* 167, 1-310 (1972)
- Taguchi, S. and H. Ishii: Shipboard experiments on respiration, excretion, and grazing of *Calanus cristatus* and *C. plumchrus* (Copepoda) in the Northern North Pacific. *In: Biological oceanography of the Northern North Pacific Ocean*, pp 419-431. Ed. by Yositada Takenouti *et al.* Tokyo: Idemitsu Shoten 1972
- Wickstead, J. H.: Food and feeding in pelagic copepods. *Proc. zool. Soc. Lond.* 139, 545-555 (1962)

Date of final manuscript acceptance: April 8, 1983.

Communicated by J. M. Pères, Marseille

Annexe n° 6 : 1982, Peuplement de Copépodes des Upwellings côtiers Nord-Ouest Africains. I. Composition faunistique et structure démographique.



# Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains

## I. Composition faunistique et structure démographique

Copépodes calanoides  
Upwelling africain  
Taxonomie  
Biogéographie  
Dynamique de population  
Calanoid copepods  
African upwelling  
Taxonomy  
Biogeography  
Population dynamic

J. Boucher  
Centre Océanologique de Bretagne, B.P. n° 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 17/4/81, révisé le 24/9/81, acceptée le 30/9/81.

### RÉSUMÉ

L'étude comparée des copépodes peuplant les écosystèmes d'upwelling du Cap Ghir (Maroc) et du Cap Blanc (Nord-Mauritanie) est réalisée. 187 espèces différentes sont déterminées pour cette région centrale nord-est atlantique. Parmi celles-ci *Diaxis pigmaea* (T. Scott) au Maroc et au Cap Blanc, *Temora longicornis* (Müller) au Cap Blanc, sont mentionnées pour la première fois. La comparaison de cet inventaire faunistique avec ceux des régions voisines fait ressortir son identité biogéographique marquée par la limite méridionale de distribution de *Calanus helgolandicus* et *Oncaea curta*. Parmi les 87 espèces présentes en zone côtière les formes dominantes sont *Acartia clausi*, *Oncaea curta*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus jobei*, *Temora styliifera* et *Temora longicornis*. Espèces présentes, proportions, formes dominantes, sont similaires pour les régions nord-ouest africaines étudiées. La similitude est renforcée par la présence sur le plateau continental d'espèces océaniques telle *Metridia lucens* ou de profondeur comme *Eucalanus crassus*, *Rhincalanus nasutus*, *Euchirella messinensis*. Ces caractéristiques permettent de définir un peuplement type de ces régions. Cette notion est renforcée par l'analyse de la structure des principales populations *O. curta*, *A. clausi*, *T. longicornis*, *T. styliifera* et *C. helgolandicus*. Les mensurations et l'identification du stade de développement permettent de déterminer les individus allochtones et de définir générations et cohortes. Les tailles moyennes, leur faible variabilité pour les petites formes par rapport aux grandes, l'homogénéité des classes, sont similaires pour les deux régions marocaine et nord-mauritanienne. Ceci indique la prédominance des conditions ambiantes sur les différences géographiques. La durée du développement est supérieure pour chaque stade à la durée des observations (5 à 8 jours). Les observations effectuées en d'autres saisons (Cineca I et II) combinées aux résultats d'autres auteurs conduisent à estimer la durée maximale de génération à 2 mois. Les tailles, leurs dispersions et la durée du développement sont comparées avec les observations disponibles pour les mêmes espèces en zone tempérée et saison printanière (15 à 18°C). L'influence prépondérante de la température mise en évidence, est discutée en fonction des résultats expérimentaux d'autres auteurs sur la régulation du développement par les facteurs thermiques et trophiques.

*Oceanol. Acta*, 1982, 5, 1, 49-62.

### ABSTRACT

#### Copepod populations of northwest african coastal upwellings I. Faunistic composition and demographic structure

A comparative study of the copepod populations in the upwelling ecosystems of Cap Ghir (Morocco) and Cap Blanc (north Mauritania) was carried out. 187 different copepod species are identified for this north-eastern central part of Atlantic ocean. Among these, *Diaxis pigmaea* (T. Scott) in Morocco and Cap Blanc, and *Temora longicornis* (Müller) are new records. The biogeographical identity of this area is set in evidence by a

comparison with other atlantic regions and is particularly well defined by the southern limit of distribution of *Calanus helgolandicus*, *Temora longicornis* and *Oncaea curta*. Among the 87 species currently present in the shelf area, dominant taxa are: *Acartia clausi*, *Oncaea curta*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus jobei*, *Temora stylifera* and *T. longicornis*. Species present, proportions in the community and dominant species are the same for the northwest african areas studied. This similarity is enhanced by the occurrence on the shelf of oceanic species such as *Metridia lucens* or bathyplanktonic species as *Eucalanus crassus*, *Rhincalanus nasutus* and *Euchirella messinensis*. These results lead to the definition of standard populations of these ecosystems.

This notion is confirmed by the analysis of principal populations structure: *O. curta*, *A. clausi*, *T. longicornis*, *T. stylifera* and *C. helgolandicus*. Measurements of cephalothoracic length and determination of development stages permitted the recognition of allochthonous organisms and the definition of generation and/or cohorts. Mean sizes, weak variabilities of the smaller forms in regard of the large ones, homogeneity of the size class are similar for both the Moroccan and North-Mauritanian area. This result indicates predominance of environmental conditions on geographic differences. Duration in each stage is longer than duration of observations (5 to 8 days). Observations during other seasons (Cineca I and II) and the results of other authors lead to estimate generation times of two months. Mean sizes, size variabilities and development rates are compared with observations for the same species in temperate systems during Spring (15 to 18°C). Predominant influence of temperature is discussed in view of experimental results from other authors concerning size and development regulation by temperature and food.

*Oceanol. Acta*, 1982, 5, 1, 49-62.

## INTRODUCTION

La comparaison des peuplements de systèmes éloignés en latitude mais très voisins par les conditions hydrologiques, dynamiques et chimiques du milieu est une opportunité de mettre en évidence la part respective d'influence de la biogéographie et des conditions de l'environnement sur les types d'organismes qui les peuplent. Les zones de résurgence d'eau profonde constituent des milieux favorables pour cette approche. De plus, pour ces systèmes, des informations spécifiques sur la structure des populations sont nécessaires pour la compréhension des mécanismes de production (Thiriot, 1978). Pour répondre à ces questions, l'analyse des copépodes récoltés au cours des six campagnes Cineca I, II, III, IV, V et Gibraltar du N/O *Jean-Charcot* en zone d'upwellings côtiers nord-ouest africains, a été réalisée de manière exhaustive. Cet article est basé sur les comptages d'abondance des espèces de copépodes qui peuplent les régions marocaines et nord-mauritaniennes d'upwelling. La comparaison de ces caractéristiques avec celles des peuplements d'autres systèmes du littoral africain, puis la comparaison intra et inter-régions marocaines et mauritaniennes, permettent de définir l'identité du peuplement de la zone côtière nord-ouest africaine et son degré d'homogénéité.

La définition de l'identité du peuplement de copépodes est renforcée par l'analyse de la structure démographique du peuplement basée sur la mesure des tailles, de sex-ratio et d'âge. Cette étude conduit à mettre en évidence dans l'intervalle de quelques semaines de réalisation de chaque campagne, le stade d'évolution (âge) de la population, la présence simultanée de plusieurs cohortes

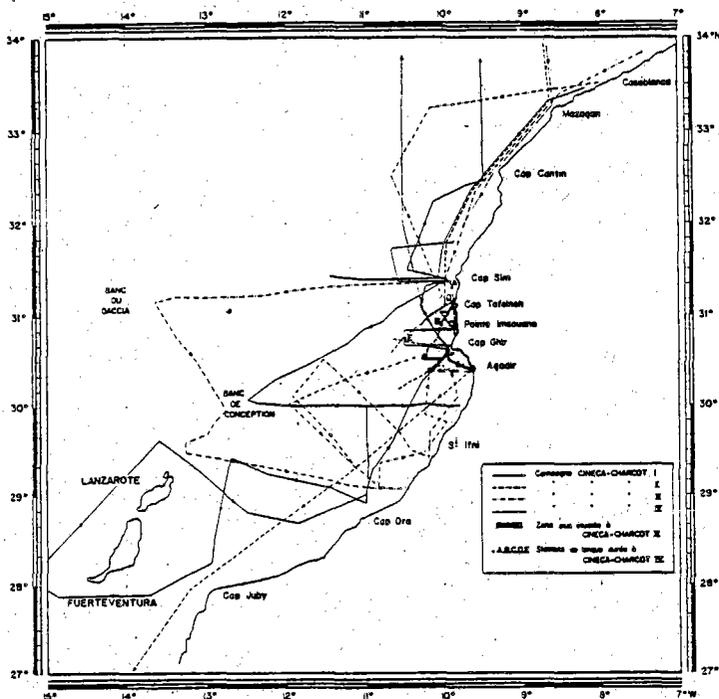
et/ou la contamination par des individus allochtones. A ces caractéristiques qui permettent de définir avec une très grande précision le peuplement observé, s'ajoute l'intérêt propre des observations dans un milieu aux caractéristiques écologiques particulières. La résurgence d'eau profonde se traduit par un refroidissement, une homogénéisation verticale de la température et une activation de la production primaire, donc un enrichissement du stock trophique. Ces conditions de milieu correspondent pour partie (température) à celles de la période printanière des systèmes des régions tempérées, mais avec une plus longue durée dans le cycle annuel. Elles devraient entraîner par rapport à ceux-ci, des différences des caractéristiques biométriques et de croissance des individus. Nous avons effectué une telle analyse pour les campagnes Cineca IV, V et Gibraltar, réalisées au Maroc et au Cap Blanc en période d'upwelling actif. L'analyse des prélèvements réalisés lors des campagnes Cineca I et II en d'autres saisons hydrologiques permet de compléter cette étude par des indications sur le cycle annuel.

Cette notion de peuplement recouvre également une localisation spatiale des individus; ses caractéristiques et les comportements particuliers pour en assurer le maintien font l'objet d'un second travail (Boucher, 1982).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Prélèvements

Les pêches de zooplancton ont été réalisées avec un filet type W.P. 2 (Scor UNESCO, 1968). C'est un filet de 50 cm de diamètre équipé d'une soie de 200 µm de vide de

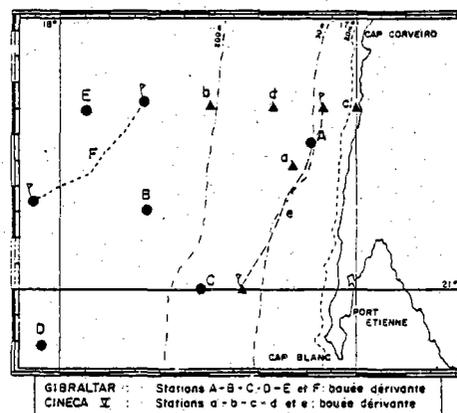


Carte 1  
Détail des prospections et emplacements des stations effectuées dans l'upwelling marocain, au cours des campagnes Cineca-Charcot I, II, III, IV, V (d'après Thiriou, 1976).  
*Details of surveys and sites of stations realized in the Moroccan upwelling during Cineca-Charcot I, II, III, IV, V cruises (from A. Thiriou, 1976).*

maille. Un assemblage de trois W.P. 2 (filet triple) a été utilisé pour les pêches verticales; il permet d'obtenir trois échantillons comparables. Quelques pêches ont été réalisées également à l'aide du filet à larves type FAO de 1 m de diamètre équipé d'une soie de 300 ou de 500 µm de vide de maille. Les pêches verticales ont été essentiellement réalisées au cours des phases de prospection. La profondeur de pêche est fractionnée par intervalles : 50 m-surface ou fond-surface en zone côtière, 200-50 m et 500-200 m. Les pêches horizontales ont été réalisées lorsque l'aspect expérimental a prédominé dans la stratégie de campagne, essentiellement sur le plateau continental. La durée de pêche est de 5 minutes, compte tenu de l'abondance des organismes dans ces régions et de la nécessité d'obtenir des individus n'ayant pas subi de trop graves traumatismes pour des études physiologiques. Les profondeurs de pêche adoptées sont : surface, fond ou 100 m maximum sur les zones plus profondes et une à deux profondeurs intermédiaires, 15 et 40 m. Elles ont été conservées identiques pour l'ensemble des prélèvements réalisés au cours d'une même campagne.

Des mesures de volume filtré (flux-mètre Tsurumi-Seiki) ont été réalisées au cours de chaque campagne. Les faibles variations mesurées n'ont pas conduit à utiliser de correction de volume.

Lors des campagnes Cineca IV, V et Gibraltar, des stations de longue durée (2 à 3 jours) ont été réalisées en point fixe; au cours de celles-ci les prélèvements horizontaux aux différentes profondeurs ont été répétées toutes les 4 heures. Nous appellerons ces stations de



Carte 2  
Détail des parcours de bouées dérivantes et emplacements des stations effectuées dans l'upwelling nord-mauritanien au cours des campagnes Cineca-Charcot V et Gibraltar.  
*Details of drift experiments and sites of stations realized in the North-Mauritanian upwelling during Cineca-Charcot V and Gibraltar cruises.*

longue durée des zones; leur dénomination est complétée d'un indice alphabétique indiquant la succession chronologique pour chaque campagne. L'ensemble des routes du navire, des stations et zones de prélèvement est résumé sur les cartes 1 et 2. Les pêches horizontales sont fractionnées à bord (Fulsom *et al.*, 1954), l'un des sous-échantillons étant utilisé pour la mesure de la nutrition ou l'expérimentation physiologique (Boucher *et al.*, 1975). Le second, qui représente au moins une moitié de la pêche, est fixé au formol à 5 %.

#### Analyse des échantillons fixés

La totalité des prélèvements fixés a été observée, mais tous n'ont pas été analysés avec le même niveau de précision à cause de l'hétérogénéité des stratégies de prélèvement d'une campagne à l'autre. Nous avons adopté un dépouillement par étapes. La recherche de formes ou d'espèces non encore répertoriées a été réalisée pour l'ensemble des prélèvements récoltés au cours de ces 6 années. Pour les 158 pêches verticales de la campagne Cineca I, le dépouillement a été limité à cet inventaire faunistique. Les comptages d'abondances ont été réalisés pour les campagnes Cineca II, III, IV, V et Gibraltar. Respectivement, pour les quatre dernières campagnes, 127 prélèvements verticaux, 221, 71 et 232 prélèvements horizontaux, ont été analysés.

L'échantillon est fractionné à la boîte de Motoda. La numération est effectuée par observation à la loupe binoculaire de cette aliquote transférée dans une cuve de Dollfuss. Chaque catégorie comptée réunit les juvéniles et les adultes des différentes espèces d'un même genre ou d'une même famille. Le choix de ce niveau d'observation permet l'utilisation de critères anatomiques macroscopiques pour l'identification des individus, et autorise l'analyse rapide d'un très grand nombre de prélèvements. Les résultats de ce premier comptage ont été utilisés ensuite pour définir les sous-échantillons nécessaires à l'analyse spécifique des taxons.

Le nombre minimal d'individus à observer pour obtenir des proportions représentatives du nombre réel total d'individus d'une classe représentée au moins à 5 % est déterminé par la méthode de Cochran (1953). Le coefficient de variation  $\alpha$  d'un pourcentage estimé  $P$  dans le cas d'une population finie peut se calculer suivant l'expression :

$$\alpha = \frac{\sigma_{NP}}{NP} = \frac{1}{\sqrt{n}} \sqrt{\frac{1-P}{P}} \sqrt{\frac{N-n}{N-1}},$$

où  $P$  est la probabilité de rencontre ou pourcentage réel d'une catégorie donnée à partir de l'observation de  $n$  individus d'une population de  $N$  individus.  $N$  est connu : c'est le nombre d'individus du genre ou de la famille. Nous avons effectué le calcul de  $n$  en fixant le coefficient de variation à 20 %. Pour diverses valeurs de  $N$  de 200 à 1 000 individus, l'aliquote à analyser varie de 140 à 320 individus. Dans les cas de genre à très faible densité, nous avons simplement identifié les espèces présentes et l'espèce dominante.

### Analyse des populations

La structure des populations des espèces importantes par leur abondance telles *Oncaea curta*, *Acartia clausi*, *Temora stylifera*, ou par leur intérêt écologique comme *Calanus helgolandicus* et *Temora longicornis*, a été analysée. Les stades de développement ont été identifiés suivant les différences anatomiques décrites par Conover (1956) pour *Acartia clausi*, Corkett (1967) pour *Temora longicornis*, Gaudy (1962) pour *T. stylifera*. Les différentes espèces de Calanidés ont des stades juvéniles très voisins. Pour des stades âgés (3, 4, 5), la détermination de l'espèce nécessite l'examen de la première paire de pattes natatoires (soies externes coudées et excroissance arrondie du basipodite chez *Neocalanus gracilis*); la numération du nombre de segments céphalothoraciques (Gaudy, 1962) et l'absence de dent au coxopodite de la P5, permettent de séparer *Calanus helgolandicus* de *Calanoides carinatus*. Les informations sur la structure des populations sont obtenues par l'analyse critique de la taille (longueur céphalothoracique) des individus de chaque stade de développement (Copépodites 1 à 5, mâles et femelles) et de la fréquence de ces catégories dans la population. Gaudy (1972) puis Razouls (1972), outre un historique de ce type de travaux, ont analysé de manière critique le choix des mensurations, les critères de discrimination utilisables, et montré la validité d'une telle méthode.

## RÉSULTATS

### Composition faunistique

#### Aspects qualitatifs et biogéographiques

Le premier inventaire réalisé pour les prélèvements de la campagne Cineca I avait fait apparaître une liste de 154 espèces différentes de copépodes pélagiques (Boucher et

al., 1973). Le mode d'échantillonnage faisait appel à des filets à hyponeuston ainsi qu'au filet W.P.2, et des prélèvements profonds (1 000 m) avaient été réalisés dans les eaux du large. L'analyse des prélèvements effectués au cours des campagnes ultérieures permet d'augmenter cette liste de 21 espèces, pour la plupart récoltées sur le plateau continental. Ce sont :

*Neocalanus robustior* (Giesbrecht), *Megacalanus princeps* Wolfenden, *Pseudocalanus minutus* (Kröyer), *Clausocalanus mastigophorus* (Claus), *Clausocalanus jobei* Frost et Fleminger, *Clausocalanus pergens* Farran, *Aetideopsis carinata* Bradford, *Chiridius armatus* Boeck, *Euchaeta gracilis* Sars, *Cornucalanus chelifera* Thompson, *Scaphocalanus magnus* (T. Scott), *Scolecithrix danae* Lubbock, *Scolecithricella deniata* (Giesbrecht), *Scolecithricella ovata* (Farran), *Diaixis pigmea* T. Scott, *Temora longicornis* (Müller), *Lucicutia gemina* Farran, *Arietellus setosus* Giesbrecht, *Candacia tenuimana* (Giesbrecht), *Sapphirina intestinata* Giesbrecht et *Corycaeus anglicus* Lubbock.

La comparaison de cet inventaire faunistique avec la liste des espèces déjà mentionnées pour ces régions nord-ouest africaines fait apparaître deux faits principaux :

*Diaixis pigmea* est signalé pour la première fois sur les côtes nord-ouest atlantiques. Les spécimens ont été capturés assez régulièrement dans les prélèvements de fond et de surface près des côtes du Cap Ghir et du Cap Blanc. Cette espèce, comme *D. hibernica*, est généralement considérée comme une espèce semi-benthique; son apparition en pleine eau est peut-être liée à l'apport en surface d'eau profonde.

*Temora longicornis* était présent avec d'importantes densités dans les prélèvements réalisés au cours des campagnes Cineca IV, V et Gibraltar. La seule mention de cette espèce pour les côtes marocaines est due à Furnestin (1957). Nous n'avons pas trouvé d'autres mentions de *T. longicornis*, qui pour les côtes atlantiques africaines n'était signalée que dans la région du Cap Vert et les côtes sénégalaises (Furnestin, 1960; Paiva, 1970 et Seguin, 1973). Nous n'avons par contre, pas identifié *Temora turbinata*, signalée fréquemment des Iles Canaries au Golfe de Guinée (Corral-Estrada, 1970; Vives, 1975; Seguin, 1973; Binet, Dessier, 1971).

Excepté ces deux particularités, les comparaisons faunistiques avec les travaux antérieurs conduisent à constater de grandes similitudes. Roe (1972 et 1975) inventorie 212 espèces pour la zone au large des Iles Canaries (Fuerte-Ventura). Cet inventaire comprend essentiellement des espèces océaniques et bathypélagiques de Calanoïdes. Il est complété par Corral-Estrada (1970), qui étudie les variations de compositions spécifiques des peuplements de copépodes au cours du cycle annuel. L'ensemble de ces inventaires et du notre permet de recenser 319 espèces différentes de copépodes pour la région nord-est atlantique. Au sud du Cap Blanc, Vives (1975) recense 280 espèces. La liste de 141 espèces qu'il communique dans ce travail comporte 113 espèces communes à la région nord. Nous avons étendu cette comparaison à des régions de latitude plus basse, régions de Dakar et du Golfe de Guinée, pour lesquelles Seguin (1973), Binet et Dessier (1971) donnent des analyses

faunistiques et bibliographiques très complètes. 13 des 72 espèces inventoriées par Seguin sont différentes de celles signalées des Iles Canaries au Cap Blanc, dont 5 seulement sont communes au Golfe de Guinée. Parmi les 128 espèces citées par Binet et Dessier, 26 seulement ne figurent pas dans les inventaires cités précédemment.

Ainsi les principales différences observées conduisent à isoler une zone de transition correspondant aux régions sénégalaise et mauritanienne. Elle correspondrait à la limite de distribution vers le sud de *Calanus helgolandicus*, *Temora longicornis*, *Oncaea curta*, tandis qu'*Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Euchaeta paraconcinna*, *Acartia plumosa*, *Corycaeus africanus* y atteindraient leur limite septentrionale. Cette frontière faunistique se superpose parfaitement à la séparation hydrologique des eaux centrales nord et sud-atlantique (Minas *et al.*, 1978). Les différences portant sur les espèces dites bathypélagiques ne sont pas détaillées, bien qu'elles constituent une grande part des différences observables. Les difficultés de capture et d'identification de ces espèces rarement bien décrites, hypothèquent la signification que l'on peut attacher à leur absence dans un inventaire. Pour ces raisons également, nous ne chercherons pas à exploiter de manière plus détaillée les critères de présence et d'absence; c'est à partir des données quantitatives que nous analyserons les caractéristiques des peuplements de Copépodes des upwellings nord-ouest africains.

#### Composition spécifique quantitative

87 espèces ont été identifiées dans les prélèvements réalisés sur les plateaux continentaux marocain et nord-mauritanien en saison d'intense activité d'upwelling. Leur liste est exposée dans le tableau 1. L'indication de la fréquence et de la probabilité de rencontre dans les prélèvements figure en regard de chaque espèce. La moyenne des abondances par espèce est calculée pour l'ensemble des prélèvements analysés d'une même campagne. Nous avons utilisé la cotation d'abondance de Binet et Dessier (1971) : de 0 à 1 % très rare, de 1 à 4 % rare, de 4 à 10 % commun, de 10 à 20 % fréquent, de 20 à 40 % très fréquent, supérieur à 40 % dominant. Cette progression correspond à une échelle logarithmique.

La valeur de cette moyenne dépend de la distribution spatiale des individus. L'existence d'une distribution particulière pour certaines des catégories spécifiques est traduite en partie par la probabilité de rencontre de l'espèce dans les prélèvements successifs. Cependant, dans les cas de faibles abondances de certaines catégories, cette probabilité de rencontre est également liée à la méthode d'échantillonnage. Dans ce cas, grâce à la répétition des prélèvements, il est possible d'utiliser l'information correspondant à une absence répétée dans une série particulière de pêches. Nous utiliserons les termes irrégulier ou régulier suivant que ces espèces présentent ou non une distribution spatiale particulière. Sinon, l'adjectif aléatoire désigne les catégories dont la faible densité liée au hasard de leur présence dans les prélèvements ne permet pas de conclure avec sécurité quant à leur distribution. Les espèces dont seulement

quelques exemplaires ont été répertoriés après examen de la totalité des prélèvements, sont signalées par un astérisque.

De cette analyse, il ressort que 53 des 87 espèces identifiées sont communes aux deux écosystèmes du Cap Ghir et du Cap Blanc; 44 d'entre elles sont présentes dans les prélèvements réalisés aux trois campagnes. Cette similitude qualitative est confirmée par les aspects quantitatifs de la composition des peuplements.

Ce sont les mêmes espèces, au nombre d'une douzaine, qui sont abondantes et leurs importances relatives sont similaires quelle que soit la région considérée. *Oncaea curta* très fréquent, *Acartia clausi* fréquent, *Oithona nana* commun, *Calanus helgolandicus*, *Ctenocalanus varius*, *Centropages chierchiae* et *Euterpina acutifrons* espèces rares, ont la même importance dans les peuplements échantillonnés lors de Cineca IV, V et Gibraltar. Les différences observées dans ces peuplements ne concernent que des variations de proportions de quelques espèces : *Paracalanus parvus* (fréquent) et *Clausocalanus jobei* (commun) sont mieux représentés en zone nord-mauritanienne, tandis que *Temora styliifera* et *Temora longicornis*, très fréquents près des côtes marocaines, sont relativement moins abondants dans la région mauritanienne (communs). On peut également remarquer que *Pleuromamma borealis*, *Metridia lucens*, et à un degré moindre, *Calanoides carinatus*, sont mieux représentés dans cette dernière région.

Il faut d'abord souligner, outre la faible diversité spécifique de ces peuplements, fait classique pour des écosystèmes productifs, la quasi monospécificité des familles et des genres énumérés. Ceci se traduit, pour les taxons à forte densité, par une représentation massive, jamais inférieure à 80 %, des individus du genre par une seule espèce; dans le cas de familles ou de genres à faible densité, il est toujours possible de distinguer une espèce particulière par sa plus grande régularité dans les prélèvements.

Pour la famille des *Calanidae* par exemple, *Calanus helgolandicus* est le principal représentant; *Nannocalanus minor* et *Neocalanus gracilis* ne sont représentés que par quelques individus capturés lors des campagnes Cineca IV et Gibraltar. De même *Calanoides carinatus* ne figure qu'à quelques rares exemplaires lors de Cineca IV. Cette dernière espèce est représentée plus fréquemment en zone mauritanienne au sud du Cap Blanc où les proportions sont en moyenne de 15 % de *C. helgolandicus* pour 85 % de *Calanoides carinatus*.

*Eucalanidae* et *Rhincalanidae* : les espèces différentes d'*Eucalanus crassus*, comme *E. attenuatus* et *E. elongatus*, n'ont été prélevées que durant la campagne Gibraltar, où elles représentent moins de 1 % des individus du genre, tandis que *Rhincalanus nasutus* est le seul représentant de cette famille rencontré dans nos prélèvements. De même pour la famille des *Acartiidae*, *Acartia clausi* est l'espèce la mieux représentée. Par exemple, lors de la campagne Gibraltar, *A. danae* et *A. negligens* ne représentent respectivement que 3,6 et 2,3 % des individus de la famille aux stations du large (zones E et F), quatre individus seulement étant

Tableau 1

Comparaisons entre campagnes de la fréquence et de la probabilité de rencontre des 87 espèces de copépodes dans les prélèvements réalisés en zone côtière d'upwelling du Maroc (Cineca IV), du Cap Blanc (Gibraltar), des deux systèmes (Cineca V). La présence ou l'absence des espèces dans les régions voisines : Iles Canaries, Mauritanie-Sénégal, Golfe de Guinée, est indiquée. T.R., très rare; R, rare; C, commune; F, fréquente; T.F., très fréquente; A, aléatoire; Rg., régulière; Ir., irrégulière.

Comparisons between the cruises of the frequency and the probability of occurrence for the 87 copepods species from sampling in coastal upwelling from Morocco (Cineca IV), Cap Blanc (Gibraltar) and both (Cineca V). Presence or absence of the species in Canary Islands, Mauritania-Senegal and Gulf of Guinea is reported.

	Cineca IV Maroc	Cineca V Maroc et Cap Blanc	Gibraltar Cap Blanc	Canaries	Mauritanie Sénégal	Golfe de Guinée
<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus)	Rg. R.	Rg. R.	Rg. R.	x	x	
<i>Calanus tenuicornis</i> Dana	Rg. R.	0	0	x		
<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer)	A. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Megacalanus princeps</i> Wolfenden				x		
<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana)				x	x	x
<i>Eucalanus attenuatus</i> (Dana)				x	x	x
<i>Eucalanus crassus</i> Giesbrecht	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Rhincalanus nasutus</i> Giesbrecht	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus)	Ir. C.	Ir. F.	Ir. T.F.	x	x	x
<i>Calocalanus pavo</i> (Dana)				x	x	x
<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson	Rg. T.R.		Rg. T.R.	x	x	x
<i>Pseudocalanus minutus</i> Krøyer	Rg. T.R.		Rg. T.R.	x		
<i>Clausocalanus mastigophorus</i> (Claus)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.			x
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x		
<i>Clausocalanus jobei</i> Fros et Fleminger	Ir. R.	Ir. T.R.	Ir. C.			x
<i>Clausocalanus paululus</i> Farran	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x		
<i>Clausocalanus pergens</i> Farran	Ir. T.R.	Ir. R.	Ir. R.			
<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady)				x		x
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht	Rg. R.	Rg. R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Actideus armatus</i> (Boeck)				x	x	x
<i>Actideopsis carinata</i> Bradford				x		
<i>Chiridius armatus</i> (Boeck)						x
<i>Euchirella messinensis</i> (Claus)		Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Euchirella rostrata</i> Claus				x	x	x
<i>Chirundina streetsi</i> Giesbrecht				x		x
<i>Undeuchaeta plumosa</i> (Lubbock)				x	x	
<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea)				x		
<i>Euchaeta acuta</i> Giesbrecht	A. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Scottocalanus helenae</i> (Lubbock)				x	x	x
<i>Scaphocalanus magnus</i> (T. Scott)				x	x	x
<i>Scaphocalanus echinatus</i> Farran		+	+	x	x	x
<i>Scaphocalanus curtus</i> (Farran)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Scolecithricella ovata</i> (Farran)			A. T.R.	x	x	x
<i>Scolecithricella dentata</i> (Giesbrecht)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock)				x	x	x
<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x		x
<i>Diaixis pigmaea</i> T. Scott	Rg. T.R.	A. T.R.	A. T.R.			
<i>Temora stylifera</i> (Dana)	Ir. T.F.	Ir. C.	Ir. C.	x	x	x
<i>Temora longicornis</i> (Muller)	Ir. T. F.	Ir. C.	Ir. C.			
<i>Metridia lucens</i> Boeck	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	
<i>Metridia brevicauda</i> Giesbrecht				x	x	x
<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma xiphias</i> (Giesbrecht)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus)	Ir. T.R.	Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma borealis</i> Dahl	Ir. T.R.	Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma piseki</i> Farran	A. T.R.	A. T.R.		x	x	x
<i>Pleuromamma robusta</i> Dahl	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Centropages violaceus</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht	Rg. R.	Rg. R.	Rg. R.	x	x	x
<i>Centropages typicus</i> Krøyer	A. T.R.			x		
<i>Lucicutia clausi</i> (Giesbrecht)			A. T.R.	x	x	x
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Lucicutia gemina</i> Farran	A. T.R.	A. T.R.				x
<i>Heterorhabdus spinifrons</i> (Claus)		A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Heterorhabdus papilliger</i> (Claus)	A. T.R.		A. T.R.	x	x	x
<i>Heterorhabdus abyssalis</i> Giesbrecht			A. T.R.	x	x	
<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus)				x	x	x
<i>Candacia armata</i> (Boeck)	Ir. T.R.	Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	
<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht)	A. T.R.			x		x
<i>Candacia tenuimana</i> (Giesbrecht)		A. T.R.		x		
<i>Labidocera wollastoni</i> (Lubbock)				x		
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht	Rg. F.	Rg. F.	Rg. F.	x	x	
<i>Acartia danae</i> Giesbrecht	A. T.R.	A. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Acartia negligens</i> Dana			A. T.R.			
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht	R. C.	R. F.	R. F.	x		x
<i>Oithona plumifera</i> (Baird)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Microsetella rosea</i> (Dana)	A. T.R.	A. T.R.		x	x	x
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana)	A. T.R.	A. T.R.	+	x	x	x
<i>Miracia efferata</i> (Dana)						x

Tableau 1

	Cineca IV Maroc	Cineca V Maroc et Cap Blanc	Gibraltar Cap Blanc	Canaries	Mauritanie Sénégal	Golfe de Guinée
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana)	Rg. R.	Rg. R.	Rg. R.	x		x
<i>Clytemnestra</i> sp.	A. T.R.		A. T.R.			x
<i>Aegisthus mucronatus</i> Giesbrecht				x	x	
<i>Oncaea venusta</i> Philippi	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea media</i> (Giesbrecht)		A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea conifera</i> (Giesbrecht)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea curta</i> Sars	Rg. T.F.	Rg. T.F.	Rg. T.F.	x	x	
<i>Lubbockia squillimana</i> (Claus)				x	x	x
<i>Sapphirina intestinata</i> Giesbrecht				x		x
<i>Sapphirina opalina</i> Dana				x		
<i>Corycaeus latus</i> (Dana)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Corycaeus furcifer</i> (Claus)	A. T.R.	Rg. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Corycaeus anglicus</i> (Lubbock)	A. T.R.		A. T.R.		x	
TOTAL	87 espèces	60	59	66		

identifiés en zones côtières (A, B, C, D). Ces deux espèces n'ont été mises en évidence que de manière très épisodique et pour quelques spécimens seulement lors des campagnes Cineca IV et V. Pour les *Oncaeidae*, l'espèce dominante est *Oncaea curta* pour toutes les zones et toutes les campagnes. Les espèces *O. venusta*, *O. mediterranea* et *O. conifera* représentent quelques pour cent des individus du genre lors de la campagne Gibraltar.

A ces observations de dominance d'une espèce sur les autres représentants de la famille, il convient d'opposer les cas particuliers des familles de *Para-* et *Pseudocalanidae* et des *Temoridae*.

Pour les *Paracalanidae* et les *Pseudocalanidae*, il n'est pas possible d'identifier les taxons à une même espèce. La représentation des différentes espèces de ces deux familles pour les trois campagnes analysées, est résumée dans le tableau 2 (moyenne et écart-type de la fréquence de chaque espèce de ces deux familles). Pour les trois campagnes les espèces dominantes sont les mêmes : *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus jobei*, *C. pergens* et *Ctenocalanus vanus*.

Cependant d'une campagne à l'autre les proportions de ces différentes espèces dans les peuplements varient.

L'abondance globale des individus de ces deux familles étant les mêmes en zone marocaine et au voisinage du Cap Blanc, on remarque simplement une meilleure représentation de *Paracalanus parvus* et *Clausocalanus pergens* en région nord-mauritanienne, tandis que *Clausocalanus jobei* et *Ctenocalanus vanus* sont mieux représentés en zone marocaine (Cineca IV). La très forte dispersion des valeurs moyennes indique d'ores et déjà une distribution spatiale très variable de ces différentes espèces. Enfin, il en est de même pour les *Temoridae*, *Temora stylifera* et *T. longicornis* sont représentés par des effectifs de même ordre de grandeur. Cependant, leurs distributions géographiques particulières, étudiées dans un second article (Boucher, 1982) ne permettent pas de les confondre.

Le deuxième fait saillant de l'analyse des peuplements est la présence en nombre non négligeable sur le plateau continental d'espèces de profondeur telles que *Eucalanus crassus*, *Rhincalanus nasutus*, *Euchirella messinensis*, *Aetideopsis carinata*, ou d'espèces océaniques comme *Metridia lucens*. Cette observation est identique pour les peuplements de Cineca IV, V et Gibraltar, bien que la région prospectée durant cette dernière campagne englobe une part plus importante de la rupture de pente

Tableau 2

Comparaisons de la fréquence (moyenne des pourcentages et écart-type) des espèces de copépodes *Pseudocalanidae* et *Paracalanidae* entre les trois campagnes Cineca IV, V et Gibraltar.

Comparison between the cruises Cineca IV, V and Gibraltar of the frequency (mean of the percentage and standard deviation) from copepods species of *Pseudocalanidae* and *Paracalanidae*.

	<i>Paracalanus parvus</i>	<i>Calocalanus styliremis</i>	<i>Mecynocera clausi</i>	<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	<i>Clausocalanus jobei</i>	<i>Clausocalanus pergens</i>	<i>Clausocalanus pautulus</i>	<i>Clausocalanus mastigophorus</i> <i>Clausocalanus furcatus</i>	<i>Ctenocalanus vanus</i>	<i>Pseudocalanus minutus</i>
Cineca IV { $\bar{m}$ (%) $\sigma$	48,5 28,7	2,6 5,2	0,1 -	3,2 6,6	25,3 22,8	3,5 3,1	1,1 -	0,9 -	14,6 11,1	0,15 -
Cineca V { $\bar{m}$ (%) $\sigma$	80,10 29,3	0,5 -	- -	2,9 7,1	3,5 3,1	5,1 6,5	1,0 -	- -	6,4 11,6	- -
Gibraltar { $\bar{m}$ (%) $\sigma$	70,6 38,9	1,5 2,0	- -	2,0 2,5	12,9 13,5	8,8 14,5	0,4 -	0,5 -	2,1 4,8	0,1 -

du plateau continental. On peut relier pour partie ces perturbations des localisations bathymétriques des espèces à l'entraînement ou à l'homogénéisation des conditions hydrologiques par l'upwelling, comme le montre Vives (1975).

### Analyse de la structure démographique

#### *Oncaea curta*

Quelques Copépodites et quelques mâles très rares ont été identifiés, mais la quasi-totalité des individus observés étaient des femelles adultes. Leur longueur céphalothoracique est identique pour les trois campagnes analysées. Elle varie de 0,43 à 0,60 mm; le mode est de 0,46 mm. Les quelques femelles de taille supérieure à 0,51 mm (Cineca V) et 0,55 mm (Gibraltar) ne constituent respectivement que 5 et 2 % des individus mesurés. Des femelles ovigères ont été fréquemment capturées. L'absence de copépodites dans les échantillons peut être due en partie à leur petite taille, proche de la limite inférieure de sélectivité du filet WP<sub>2</sub> (200 µm de vide de maille).

#### *Acartia clausi*

Toutes les catégories de développement stades 1, 2, 3, 4, 5 et 6 sont présentes. Chaque stade, excepté les femelles adultes, est représenté par une seule classe de taille. Les tailles déterminées (valeurs modales) sont rigoureusement identiques pour les trois campagnes (fig. 1 a, b, c). Elles sont respectivement de 0,34-0,42-0,51-0,60-0,71 et 0,69-0,85 mm. Les femelles de petite taille (0,69 mm) ne représentent qu'une petite fraction de la population : moins de 1 % pour la campagne Gibraltar où elles sont le plus abondantes (fig. 1c). Le sex ratio, rapport du

nombre de mâles au nombre de femelles, est de 1/3.

Des différences de proportions des divers stades de développement sont observées d'une campagne à l'autre. Pour Cineca IV, 78 % d'adultes et 15 % de copépodites 5 ont été observés. Le pourcentage d'adultes décroît pour Gibraltar et Cineca V à 64 et 60 %; tandis que les copépodites 4 et 5 augmentent à 31 %.

#### *Temora longicornis*

Pour les trois campagnes analysées, les classes de taille sont très homogènes. Elles sont bimodales pour les stades copépodites 4 et 5. Cette différence de taille correspond à l'apparition chez les stades copépodites âgés de caractères morphologiques liés au sexe. Les mâles juvéniles ou adultes ont une taille plus petite que celle des femelles correspondantes. La dispersion de taille des adultes (coefficient de variation 4,20 à 4,40 %) n'est pas plus importante, bien que ces classes présentent également un aspect plurimodal. Nous avons mesuré pour les copépodites 2, 3, 4, 5 et les adultes mâles et femelles des tailles respectives de 0,45-0,48, 0,50-0,60, 0,60-0,70, 0,68-0,83 et 0,75-0,95 mm. Ces classes de taille et leur mode sont identiques pour les trois campagnes; il en est de même du sex-ratio de 1/2. Les différences observées entre les campagnes concernent les proportions des diverses catégories dans la population. Les adultes représentent 92 % et les copépodites 5 près des 8 % restants pour la région nord-mauritanienne lors de Gibraltar. L'année précédente, lors de la campagne Cineca V dans la même région, les adultes représentaient 31,5 % de la population alors que les copépodites 2, 3, 4 en constituaient près de 50 %.

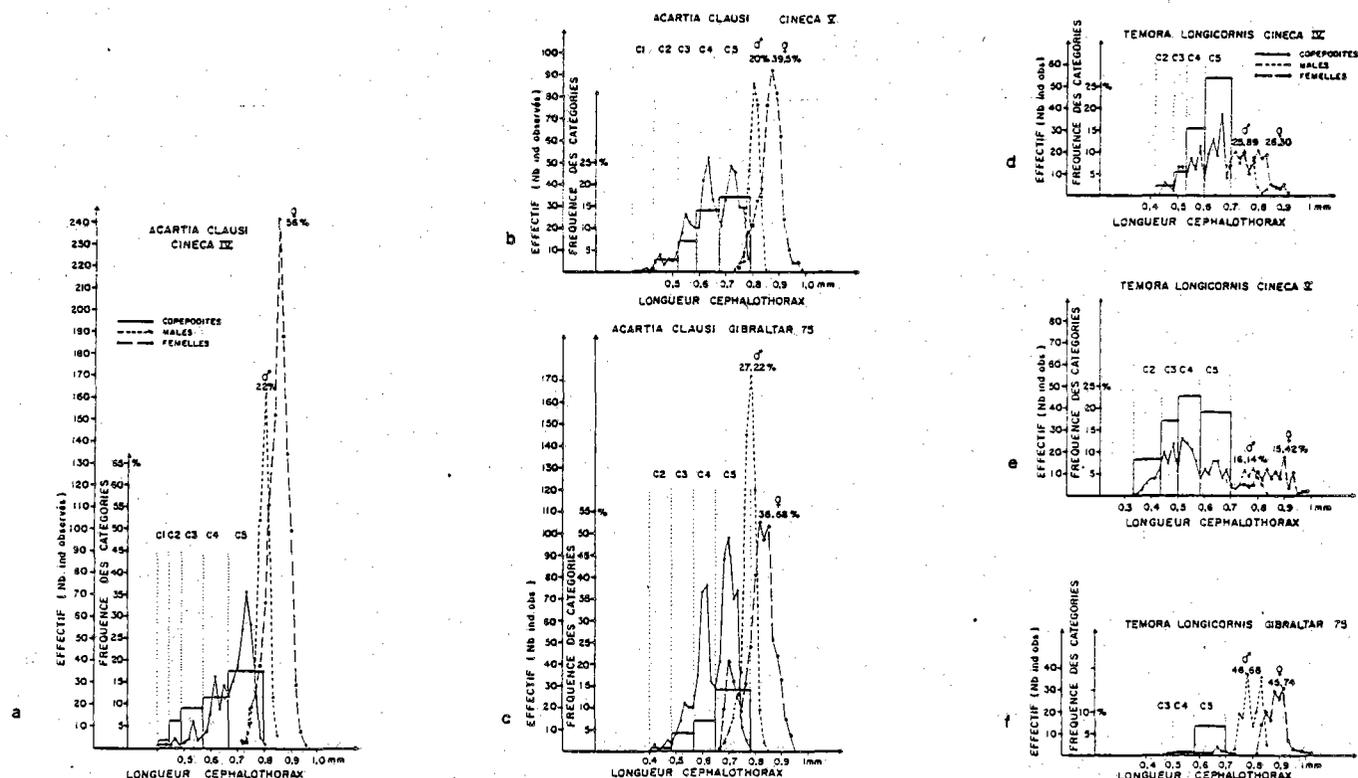


Figure 1

Courbes de dispersion des longueurs céphalothoraciques mesurées (mm) sur *Acartia clausi* (a, b, c) et *Temora longicornis* (d, e, f), récoltés lors des campagnes Cineca IV, Cineca V et Gibraltar. Les fréquences

des stades de développement sont superposées aux classes de tailles correspondantes.

Dispersion curves of cephalothoracic lengths (mm) from *Acartia clausi* (a, b, c) and *Temora longicornis* (d, e, f) sampled during Cineca IV, Cineca V and Gibraltar, are superposed on the corresponding size classes.

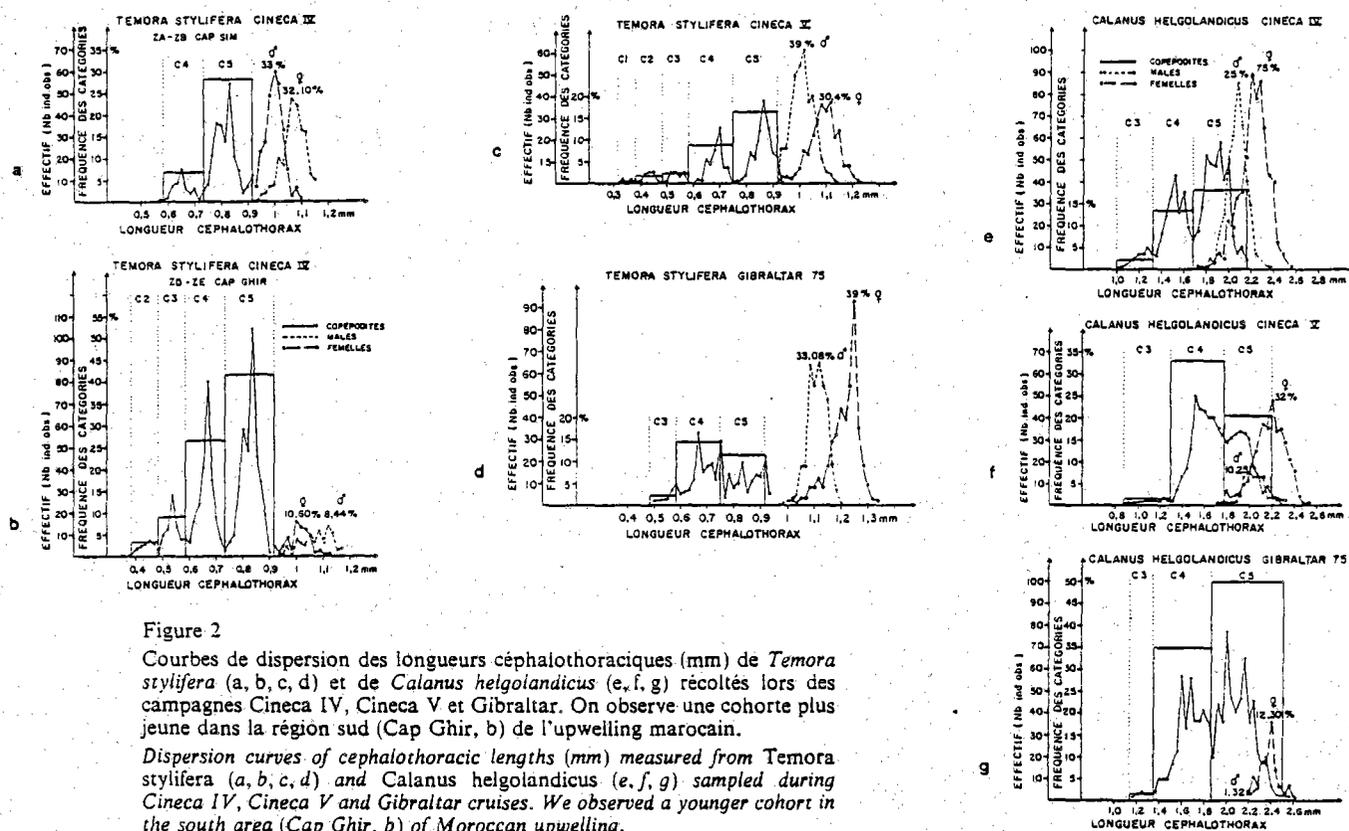


Figure 2

Courbes de dispersion des longueurs céphalothoraciques (mm) de *Temora stylifera* (a, b, c, d) et de *Calanus helgolandicus* (e, f, g) récoltés lors des campagnes Cineca IV, Cineca V et Gibraltar. On observe une cohorte plus jeune dans la région sud (Cap Ghir, b) de l'upwelling marocain.

Dispersion curves of cephalothoracic lengths (mm) measured from *Temora stylifera* (a, b, c, d) and *Calanus helgolandicus* (e, f, g) sampled during Cineca IV, Cineca V and Gibraltar cruises. We observed a younger cohort in the south area (Cap Ghir, b) of Moroccan upwelling.

La population échantillonnée lors de Cineca IV est intermédiaire : 52 % d'adultes et 25 % de Copépodites 5. Ces résultats sont résumés dans la figure 1 (d, e, f).

### *Temora stylifera*

Les stades 1, 2, 3, 4, 5, 6 sont présents. Le sex-ratio est de 1/2. Comme dans le cas de *T. longicornis*, il apparaît une hétérogénéité de taille liée à la différenciation sexuelle à partir du stade copépodite 4. Pour les deux populations du Maroc et la région nord-mauritanienne (campagnes Cineca IV et V), les classes de taille sont identiques : elles sont respectivement pour les copépodites 2, 3, 4, 5 de 0,38-0,48, 0,48-0,58, 0,60-0,72, 0,74-0,90 mm. Les adultes présentent une dispersion de taille plus importante, 0,90-1,10 mm (moyenne 1,0) et 0,90 à 1,20 (moyenne 1,10 mm) pour les femelles. Quelques femelles adultes de petite taille, mais très faiblement représentées introduisent une légère dissymétrie de la courbe de dispersion (fig. 2 a, b, c, d).

Les tailles observées sont plus grandes pour les individus récoltés lors de la campagne Gibraltar : copépodites 5 de 0,80 à 0,95 mm, mâles de 1,0 à 1,20 mm, femelles de 1,0 à 1,30 mm. La composition de la population est légèrement différente : seuls les stades 3, 4, 5 sont présents. La quantité d'adultes est similaire pour les deux campagnes réalisées en zone mauritanienne (69 et 72 %, fig. 2 d).

L'analyse des variations de proportion des diverses catégories de développement suivant la distribution géographique permet pour Cineca IV de mettre en évidence deux cohortes; ceci est traduit par deux courbes de dispersion (fig. 2 a et b) pour lesquelles les modes de classe sont conservés mais les proportions des stades de développement varient. La région du Cap Sim (zones de

prélèvements A et B) est peuplée presque uniquement de stades âgés (adultes 62 %, copépodites 5-30 %); les stades jeunes 1, 2 et 3 sont absents. Au contraire dans la région du Cap Ghir (zones de prélèvements D et E, plus au sud et au large que précédemment), les adultes ne constituent que 19 % de la population tandis que tous les stades de développement sont bien représentés. Aucune distribution particulière n'a pu être mise en évidence pour les deux autres campagnes.

### *Calanus helgolandicus*

Pour les trois campagnes Cineca IV, V et Gibraltar, des stades 3, 4, 5 et 6 ont été identifiés. Le pourcentage d'adultes varie respectivement pour ces campagnes de 60 à 42 et 13 % (fig. 2). Pour ces trois populations, les copépodites 3 sont peu représentés, moins de 5 %, et les stades âgés 4 et 5 très abondants, parfois dominants (50 % pour Gibraltar). Les mâles toujours présents sont très peu abondants; le sex ratio observé est de 1/4, excepté pour la campagne Gibraltar où le très petit nombre d'adultes présents n'a permis d'observer que quelques mâles. Pour cette campagne, les limites de tailles des stades de développement sont respectivement de 1,40-1,88 mm; 1,88-2,56 mm; 2,20-2,60 mm pour les copépodites 4, 5 et les femelles. Les populations échantillonnées lors de Cineca IV et V ont des tailles plus petites et similaires pour les deux régions : elles varient respectivement de 1,34-1,68; 1,68-2,18 et 1,80-2,56 mm pour les copépodites 4, 5 et les femelles.

La distribution des tailles des individus de cette espèce apparaît plus hétérogène dans les trois cas d'analyses. Cette hétérogénéité se traduit par l'absence d'un seul mode de taille bien marqué correspondant à chaque stade de développement, un chevauchement des classes et une plus grande dispersion (mesurée par le coefficient de

Tableau 3

Nombre de mesures, moyenne (mm) et coefficient de variations (%) des longueurs céphalothoraciques des stades âgés de *Acartia clausi*, *Temora stylifera* et *Calanus helgolandicus* pour les campagnes Cineca IV, V et Gibraltar. La comparaison des valeurs montre leur similitude pour l'ensemble des observations et la faiblesse des dispersions, excepté chez *C. helgolandicus*.

Number of measurements, mean (mm) and coefficient of variation (%) of cephalothoracic length for older stages of *Acartia clausi*, *Temora stylifera* and *Calanus helgolandicus* for the cruises Cineca IV, V and Gibraltar. Comparison of the values shows their similitudes for the set of observations and the very low dispersions excepted for *C. helgolandicus*.

		C4	C5	♂	♀	
<i>Acartia clausi</i>	Cineca IV	$n$	175	280	441	1105
		$\bar{m}$	0,645	0,727	0,795	0,847
		C.V. (%)	2,47	3,47	2,27	4,34
	Cineca V	$n$	175	201	242	475
		$\bar{m}$	0,61	0,71	0,79	0,85
		C.V. (%)	3,91	3,92	2,44	5,09
Gibraltar	$n$	251	402	550	718	
	$\bar{m}$	0,624	0,719	0,792	0,825	
	C.V. (%)	3,34	3,54	3,24	6,62	
<i>Temora stylifera</i>	Cineca IV	$n$	289	604	354	361
		$\bar{m}$	0,66	0,81	1,01	1,08
		C.V. (%)	4,58	4,86	3,90	4,71
	Cineca V	$n$	77	145	353	269
		$\bar{m}$	0,687	0,864	1,01	1,076
		C.V. (%)	3,93	3,61	3,58	5,23
Gibraltar	$n$	111	103	352	416	
	$\bar{m}$	0,684	0,849	1,127	1,214	
	C.V. (%)	6,36	6,78	3,18	4,43	
<i>Calanus helgolandicus</i>	Cineca IV	$n$	209	333	394	598
		$\bar{m}$	1,52	1,90	2,07	2,23
		C.V. (%)	5,18	5,73	4,13	5,53
	Cineca V	$n$	376	217	108	336
		$\bar{m}$	1,61	1,97	2,02	2,195
		C.V. (%)	7,08	5,08	6,45	6,98
Gibraltar	$n$	379	520	13	121	
	$\bar{m}$	1,67	2,11	2,15	2,38	
	C.V. (%)	7,80	6,29	-	3,64	

variation) des mesures. La comparaison des tailles (modes et moyennes) et du coefficient de variation (indice de dispersion) pour les stades âgés des différentes espèces analysées est résumée dans le tableau 3. Les copépodites 4 et 5 de *Calanus helgolandicus* présentent une dispersion plus élevée; les valeurs maximales du coefficient de variation 7,80 et 6,29 % sont observées lors de la campagne Gibraltar. La recherche de distribution spatiale particulière des individus conduit pour la campagne Cineca IV à mettre en évidence une population composée de 75 % d'adultes dans la région du Cap Sim; cette proportion diminue à 36 % pour la région du Cap Ghir. Cette distribution particulière est similaire à celle décrite précédemment pour *Temora stylifera* récolté lors de la même campagne. Pour chacun de ces deux groupes régionaux, les classes de taille sont similaires. Nous n'avons donc tracé (fig. 2 a) que le graphique représentant la dispersion des mesures réalisées sur l'ensemble des individus. Aucune variation de proportions des diverses catégories n'a pu être mise en

évidence entre les observations à l'intérieur de chacune des autres campagnes.

### Interprétation de l'analyse démographique

La taille des individus, comme il sera discuté plus loin, est très influencée par les conditions du milieu dans lequel ils se développent. C'est un critère privilégié pour définir, à stade de développement identique, le degré de contamination d'une population par des individus exogènes et séparer ainsi les cohortes (ensemble des individus issus d'une même ponte) d'une génération. L'étude des proportions des différents stades juvéniles et leur évolution dans le temps permet ensuite de chiffrer la durée du développement des individus et du cycle vital de la population.

#### Définition des générations et contamination par des individus exogènes

L'analyse des courbes de dispersion fait ressortir la bonne correspondance des classes, qu'elles soient définies par la distribution unimodale des tailles ou par le stade de développement déterminé par des critères morphologiques. La plupart des cas particuliers observés ont une explication simple, comme le dimorphisme sexuel décelable dès le stade 4 chez *Temora stylifera* et *T. longicornis*. Les adultes mâles et femelles de *T. longicornis* présentent également deux tailles distinctes. Les effectifs égaux de ces deux classes quelle que soit la proportion d'adultes dans la population, diminuent la probabilité d'une explication par contamination d'individus exogènes. Deux cas seulement d'hétérogénéité des tailles peuvent refléter une telle contamination : *Acartia clausi* échantillonné lors de la campagne Gibraltar et *Calanus helgolandicus*.

Les femelles adultes d'*A. clausi* présentent deux groupes de taille dont la plus petite est identique à celle des copépodites (cf. fig. 1 c). Ces individus ne peuvent donc pas appartenir à la même population. Il peut s'agir soit d'une autre génération soit d'individus exogènes. Une taille plus petite sous-entend un développement plus rapide lié à une température ambiante plus élevée pendant la croissance. La première hypothèse d'un recouvrement de génération est peu probable, compte tenu des temps de développement et des faibles amplitudes de variations thermiques annuelles. En effet, l'upwelling du nord du Cap Blanc est pratiquement permanent (Barton *et al.*, 1977); de décembre à avril dans cette région, il n'y a pas de variations particulières de la température qui reste voisine de 15°C au fond et varie jusqu'à 18 à 19°C en surface (Maigret, Brulhet, 1973; Brulhet, 1974; Maigret *et al.*, 1974). La présence des individus de petite taille peut être reliée à une contamination par d'autres populations, provenant de zones voisines non refroidies par la résurgence d'eau profonde.

De même pour *Calanus helgolandicus*, les copépodites 4 et 5 montrent quatre catégories de taille (fig. 3) mises en évidence par une analyse suivant la méthode de Bhattacharya (1967). L'existence de différenciation

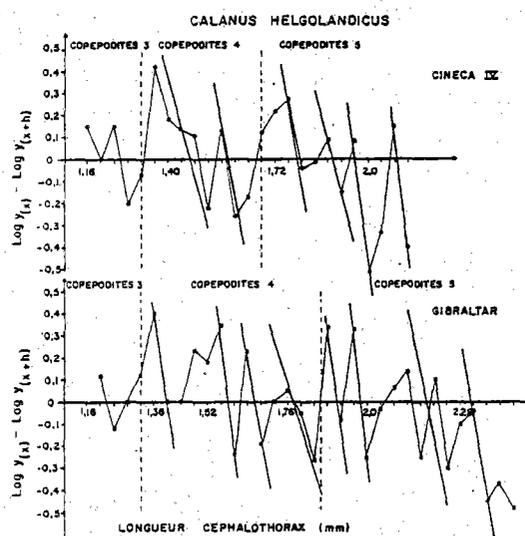


Figure 3

Classes de tailles déterminées par la méthode de Bhattacharya pour différents stades juvéniles de *Calanus helgolandicus*. Le stade copépode 5 présente quatre classes de tailles distinctes.

*Size classes of different stages of Calanus helgolandicus determined by Bhattacharya's method. The fifth stage presents four distinct size classes.*

sexuelle dès le stade 5 (Woodhead, Riley, 1957) est insuffisante pour expliquer cette variabilité. De plus, les effectifs de chaque catégorie sont équivalents et conservés d'un stade au suivant (cf. fig. 2 e, f, g et 3). Il est par conséquent impossible que ces classes traduisent l'existence d'individus exogènes ou d'une autre génération. Par contre elles pourraient traduire une hétérogénéité génétique des individus observés. Une telle explication a été émise pour l'espèce très voisine *Calanus finmarchicus* par Marshall et Orr (1972). Elle repose sur les effets combinés du dimorphisme sexuel probable dès le stade 4 (Bogorov, 1973; Woodhead, Riley, 1959), des différences allométriques des populations (Barnes, Barnes, 1953) et de l'observation de la métamorphose des individus de la petite classe de taille en femelle et inversement pour les mâles (Marshall, 1933). A l'appui de cette hypothèse on peut signaler pour *C. helgolandicus* l'importance des individus d'origine méditerranéenne qui pénètrent des Açores aux côtes d'Afrique (Jaschnov, 1970) et pourraient coloniser après acclimatation des biotopes nouveaux pour eux. Une seconde cause de variabilité de la taille de *C. helgolandicus* qui n'est pas incompatible avec celle-ci, est fonction des conditions ambiantes de température et de nutrition. Elle sera discutée au chapitre suivant.

#### Classes d'âge et générations

Dans la majorité des cas les classes définies sont homogènes et les proportions des stades successifs de développement permettent de donner un âge à la population si la reproduction est synchrone. Cette condition est généralement admise dans les écosystèmes tempérés, où la succession des événements écologiques au cours d'un cycle annuel présente des variations de grande amplitude. Par contre, pour les deux régions analysées ici, l'influence permanente de l'upwelling au cours de l'année au Cap Corveiro ainsi qu'au Cap Ghir (Furnestin, 1959) se traduit par de très faibles variations qui n'affectent essentiellement que la couche de surface.

Bien que la durée du cycle vital des copépodes soit relativement courte, il serait possible d'arriver à un recouvrement des générations non discernables par la taille, si la période de ponte est longue ou si les femelles pondent à plusieurs reprises comme l'indiquent les résultats expérimentaux pour *Calanus finmarchicus* (Marshall, Orr, 1952), les *Paracalanidae* (Corkett, MacLaren, 1970), *Temora stylifera* (Bernard, 1970).

Plusieurs observations nous permettent de conclure à une certaine synchronisation des pontes :

*Temora stylifera* (Cineca IV et Gibraltar), *Temora longicornis* (Gibraltar), *Calanus helgolandicus* et *Oncaea curta* (les trois campagnes), constituent des populations dont les premiers stades juvéniles de développement sont absents. Dans les cas où ces stades sont présents, et notamment pour *Acartia clausi* et *Temora longicornis*, les variations de proportion entre stades copépodites juvéniles et âgés et les adultes sont inverses (tableau 4). Lorsque la proportion d'adultes diminue dans la population, celle des copépodites âgés 5 augmente. Si l'effectif de ces adultes décroît plus fortement, les copépodites 5 sont moins abondants et ce sont les stades juvéniles 2, 3, 4 qui sont en augmentation.

En tenant compte de ces critères, définitions de classes d'âge, variations de proportions des effectifs des classes, sex-ratio, nous concluons à la présence de génération unique pour chaque population. Ces générations sont à des stades plus ou moins proches de la fin de leur développement suivant les cas d'espèces et de campagnes. Il n'est pas possible, en tenant compte du degré de développement des populations analysées, d'établir un classement des trois campagnes.

Par contre, *Calanus helgolandicus* et *Temora stylifera* présentent pour la zone marocaine, deux stades déphasés d'âge des populations; ces deux stades sont séparés par la distribution géographique (cf. fig. 2 a et b). Les prélèvements de la génération la plus jeune (zones D et E, région Cap Ghir) ont été effectués 10 jours après ceux de la plus âgée (région Cap Sim, zones A et B). Il ne s'agit donc pas d'une observation de vieillissement d'une même génération. De plus les faibles différences entre les classes de taille (moyenne et limites semblables) indiquent des

Tableau 4

Variations comparées de la fréquence des différents stades de développement d'*Acartia clausi* et *Temora longicornis* pour les trois campagnes.

*Compared variations of the frequency of the different stages of Acartia clausi and Temora longicornis between the three cruises.*

		Fréquence des catégories	Cineca IV	Gibraltar	Cineca V
<i>Acartia clausi</i>	C6	78	63,9	59,5	
	C5	14	19,15	17	
	C4	6,15	12,12	14	
	C3	1,34	4,15	7	
	C2	0,30	0,64	2,80	
	C1	0,15	-	0,30	
<i>Temora longicornis</i>	C6	52,20	92,42	32,20	
	C5	26,93	6,00	18,00	
	C4	15,45	1,00	22,50	
	C3	3,13	0,58	17,00	
	C2	2,30	-	8,00	

conditions de développement voisines pour ces deux groupes. On est donc en présence de deux cohortes.

#### *Durée du développement*

Nous n'avons pas observé de vieillissement, c'est-à-dire de variations des proportions entre copépodites 5 et adultes, au cours de chaque période de prélèvements; ceci permet de fixer la durée minimum de vie des stades 5 à 8 jours. Cette durée peut être sous-estimée. En effet dans certains cas d'analyses *Temora stylifera*, *Calanus helgolandicus* ou *Acartia clausi*, le vieillissement n'a pas non plus été observé au cours des intervalles de 18 (Cineca IV) et 15 jours (Gibraltar) de répétition des prélèvements. Cette durée de développement est compatible avec les observations saisonnières réalisées dans la région marocaine. L'analyse des populations récoltées en janvier 1971 (Cineca I) met en évidence l'existence de générations dont le développement est en voie d'achèvement et dont certains individus ont atteint le stade de la reproduction.

En mars de la même année (Cineca II), la population a les mêmes tailles moyennes, mais les stades juvéniles plus abondants et les femelles immatures indiquent la présence d'une deuxième génération. Par ailleurs, Vives *et al.* (1975) notent la grande abondance des copépodites de ces espèces dans les prélèvements récoltés à la côte près du Cap Cantin en juin 1972 (campagne Maroc-Iberia I); ils pourraient constituer une génération intermédiaire à celle que nous avons observée en fin juillet-août (Cineca IV). Il existe, à tout le moins, trois générations de janvier à juillet. Remarquons ici que Corral-Estrada et Genicio de Corral (1970) signalent également en septembre au Cap Juby, la dominance des stades copépodites dans les prélèvements. Cette estimation très grossière d'un temps de génération de 2 mois n'est pas différenciée pour les espèces étudiées *C. helgolandicus*, *T. stylifera*, *A. clausi*. Elle correspond de manière très globale à certaines observations antérieures. Une compilation des résultats de différents auteurs (Binet, 1977) indique 50 jours de développement pour *Calanus helgolandicus* à 15-20°C, 2 mois pour *A. clausi* d'après les résultats de Landry (1975). Par contre pour deux espèces différentes, Vidal (1980 a) obtient des développements 2 fois plus rapides. Ces observations et l'influence possible des conditions ambiantes seront discutées en même temps que la taille au chapitre suivant.

Signalons enfin que la distribution très particulière de *Temora longicornis* (Boucher, 1982) n'a permis d'observer cette population qu'à de très courts intervalles. Pour la même raison, on ne dispose pratiquement pas d'observation d'autres auteurs.

## DISCUSSION

### **Influence de la température et de la nourriture sur la taille et le développement**

Depuis que Gran (1902) a signalé les variations de taille des copépodes, de nombreux travaux ont été réalisés pour en révéler les causes. Deevey (1960), en comparant quelques espèces récoltées au cours de cycles annuels, dans diverses régions européennes et nord-américaines,

concluait à une influence simultanée de la quantité de nourriture disponible et de la température durant le développement. L'influence de la température sur la taille, signalée dès 1920 par Adler et Jespersen, est corroborée par tous les auteurs. L'influence de la quantité de nourriture disponible par contre, n'a été que très rarement mise en évidence, notamment dans le cas d'études limitées à un seul type d'écosystème (Razouls, 1972; Gaudy, 1972). Les résultats de l'écologie expérimentale apportent diverses explications à ce problème. Mullin et Brooks (1967; 1970 a et b), Paffenhoffer (1970) démontrent pour *Rhincalanus nasutus* et *Calanus helgolandicus* que la quantité et la qualité de nourriture n'influent sur la taille qu'en-dessous d'un seuil au-delà duquel seule la température intervient. MacLaren (1963; 1965), Corkett et MacLaren (1970) pour *Pseudocalanus minutus*, travaux confirmés par Landry (1975) pour *Acartia clausi*, concluent qu'en concentrations saturantes de nourriture, la température au moment de la ponte et de l'éclosion des œufs régle la durée du développement jusqu'au stade adulte. C'est la notion d'isosynchronie. Par contre, d'après les travaux récents de Vidal (1980 a et b) sur *Calanus pacificus* et *Pseudocalanus sp.*, l'influence simultanée de ces facteurs sur la croissance et la durée du développement intervient de façon différentielle pour les différents stades et les grandes ou petites formes.

Ces éléments théoriques permettent d'expliquer les tailles mesurées pour les copépodes d'upwellings nord-ouest africains. La comparaison de ces tailles avec celles d'individus de mêmes espèces provenant d'autres régions à conditions de température similaires (15-20°C) à celles des upwellings africains, ne montre aucune différence notable. En Méditerranée occidentale, Razouls (1972) et Gaudy (1972) indiquent pour *Temora stylifera*, à partir de leurs observations et d'une analyse complète des résultats d'autres auteurs, l'existence de cinq à six générations au cours du cycle annuel et une durée de développement de l'ordre de 2 mois aux températures de 15 à 18°C. Il en est de même pour *Acartia clausi* dans la région de Roscoff (Razouls, 1963), de Plymouth (Digby, 1950) et du golfe de Marseille (Gaudy, 1972). A ces températures, les longueurs céphalothoraciques moyennes correspondent assez étroitement à celles que nous avons observées. Razouls (1972) indique pour *Temora stylifera* 1,08-1,10 mm. Gaudy (1972) 1,00-1,16, 1,10-1,14 mm de 1961 à 1967; pour *Acartia clausi*, ce dernier auteur observe sur plusieurs années des longueurs céphalothoraciques moyennes de 0,96-0,98, 1,0 et 0,97 mm pour les générations se développant à 15-20°C. Par contre, les mensurations d'*Acartia clausi* et de *Temora longicornis* à des températures correspondantes, dans le détroit de Long Island (Conover, 1956; Deevey, 1960) diffèrent. Pour cette dernière espèce ainsi que pour *Calanus helgolandicus*, les comparaisons sont plus difficiles à réaliser du fait du petit nombre de travaux disponibles souvent limités, notamment pour la Méditerranée, à l'observation des successions de générations. Remarquons simplement que Vucetic (1965) mentionne la même longueur céphalothoracique moyenne (2,35) pour *Calanus helgolandicus* de Veliko Jezero (Adriatique).

Il apparaît donc que la production primaire intense des zones d'upwelling, et par conséquent la quantité importante de nourriture disponible, ne se traduit pas au niveau des individus par un accroissement de la taille ou de la vitesse de croissance. Ces caractéristiques des individus traduisent principalement l'influence de la température.

Une seconde observation concerne la dispersion des tailles au sein des catégories de développement. L'upwelling plus ou moins intense mais permanent dans les deux écosystèmes du Cap Ghir et du Cap Blanc se traduit au cours du cycle annuel par des variations de température de faible amplitude et une quantité de nourriture toujours importante (la concentration de carbone organique particulière est au minimum égale aux concentrations saturantes données par Vidal, 1980 a et b). La constance de ces facteurs externes doit se traduire par une plus faible variabilité des tailles, qu'il existe une régulation programmée depuis la ponte ou durant le développement suivant (Vidal, 1980 a et b).

Cette comparaison dépend de la précision des définitions des classes de taille, de développement et des tailles moyennes estimées disponibles dans la littérature. Dans le cas où les valeurs disponibles ne permettaient pas de calculer la dispersion, nous avons utilisé les limites de classes de tailles. Il ressort de cette comparaison que nos observations présentent une dispersion voisine de celles observées par les auteurs énumérés précédemment (de 2 à 7 %, cf. tableau 3). Une seule exception existe pour *T. stylifera* et *C. helgolandicus* de Mer Egée (Moraitou Apostolopoulou, 1969) en automne (18°C) qui ont des

tailles correspondantes mais des dispersions très faibles de 1 à 2 %. Dans le cas de nos observations, c'est *C. helgolandicus* qui présente la dispersion maximum de taille (6 à 7 %), par opposition à *A. clausi* (2 à 4 %). Les stades juvéniles de *Temora longicornis* et *T. stylifera* ont une dispersion des tailles intermédiaire, plus variable.

Ceci confirmerait bien que dans les zones d'upwelling, comme au moment de la floraison printanière en région tempérée, la nourriture est en quantité non limitante pour les espèces de petites tailles. Par contre des formes plus grandes comme *C. helgolandicus*, pourraient être en-deçà de leur seuil d'exigence trophique. Ceci contribuerait à expliquer selon Vidal (1980 b) outre l'hypothèse d'hétérogénéité génétique, leur très forte dispersion de taille.

Il faut enfin remarquer que au gradient thermique plus faible dans les zones côtières nord-ouest africaines, correspond au cours de l'année, toutes générations confondues cette fois, une variabilité de la taille plus faible que celles observées dans les autres systèmes.

### Remerciements

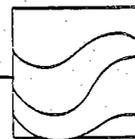
L'auteur est reconnaissant à tous ceux qui ont apporté leur concours à ce travail, et plus particulièrement J. Galéron, P. Briand et M. Segonzac du CENTOB, pour le tri des individus, C. Seret pour les numérations. Les arbitrages, très constructifs, de R. Gaudy (Station marine d'Endoume) et d'un spécialiste anonyme, ont été particulièrement appréciés.

### RÉFÉRENCES

- Adler G., Jespersen P., 1920. Variations saisonnières chez quelques copepodes planctoniques marins, *Meddr. Komm. Danm. Fisk. Og. Hav. Ser. Plankt.*, 2, 1, 46 p.
- Barnes H., Barnes M., 1953. Biometry of the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunn.) in stages V and VI, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 32, 305-313.
- Barton E. D., Huyer A., Smith R. L., 1977. Temporal variation observed in the hydrographic regime near Cabo Corveiro in the northwest African upwelling region February to April 1974, *Deep-Sea Res.*, 24, 7-23.
- Bernard M., 1970. Quelques aspects de la biologie de *Temora stylifera*, *Pelagos Bull. Inst. Oceanogr. Alger*, 11, 3-196.
- Bhattacharya C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components, *Biometrics*, 23, 1, 115-135.
- Binet D., 1977. Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien, écologie descriptive et dynamique, *Thèse Doct. État.*, Paris, 281 p.
- Binet D., Dessier A., 1971. Premières données sur les copepodes pélagiques de la région congolaise, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 9, 4, 411-457.
- Bogorov B. G., 1933. Modifications in the biomass of *Calanus finmarchicus* in accordance with its age, *Bull. Oceanogr. Inst. Moscow*, 8, 1-16.
- Boucher J., 1982. Peuplement de copepodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. II : Maintien de la localisation spatiale, *Oceanol. Acta* (sous presse).
- Boucher J., Gaudy R., Vives F., 1973. Copepodes, liste spécifique, in: *Résultats de la campagne Cineca, Charcot I, Publ. CNEXO, Res. Camp. Mer*, 6, 135-141.
- Boucher J., Laurec A., Samain J. F., Smith S. L., 1975. Étude de la nutrition du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles par la mesure des activités enzymatiques digestives, *10th Europ. Symp. Mar. Biol.*, 2, 85-110.
- Brulhet J., 1974. Onze années d'observations hydrologiques à proximité du Cap Blanc, *Bull. Lab. Pêches Nouadhibou*, 3, 33-42.
- Cochran W. G., 1953. *Sampling techniques*, Wiley, New York, 413 p.
- Conover R. J., 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954, IV Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*, *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15, 156-233.
- Conover R. J., 1966. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the questions of superfluous feeding, *Limnol. Oceanogr.*, 11, 339-345.
- Corkett C. J., 1967. The copepodid stages of *Temora longicornis* (O. F. Müller, 1792) (Copepoda), *Crustaceana*, 12, 261-273.
- Corkett C. J., MacLaren J. A., 1970. Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 50, 161-168.
- Corral Estrada J., 1970. Contribution al conocimiento del plancton de Canarias, *Thèse Doct. État.*, Univ. Madrid, 280 p.
- Corral Estrada J., Genicio de Corral M. F., 1970. Nota sobre el plancton de la costa noroccidental africana, *Lab. Oceanogr. de Canarias*, 140, 1-33.
- 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.*, 2, 54-86.
- Digby P. S. B., 1950. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 43, 2, 339-347.

- Fulsom T. R., McEwen G. F., Johnson M. W., 1954. A statistical analysis of the performance of the fulsom plankton splitter based upon tests observations, *Arch. Meteorol. Geophys. U. Klimatol.*, A7, 512-527.
- Furnestin J., 1959. Hydrologie du Maroc atlantique, *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, 13, 1, 5-78.
- Furnestin M. L., 1957. Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain, *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, 21, 12, 1-356.
- Furnestin M. L., 1960. Observations sur quelques échantillons de zooplancton d'Afrique occidentale, *Bull. IFAN. XXII, ser. A*, 1, 142-151.
- Gaudy R., 1962. Biologie des copépodes pélagiques du Golfe de Marseille, *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 42, 27, 93-184.
- Gaudy R., 1972. Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du Golfe de Marseille. Etudes du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques, *Tethys*, 4, 1, 175-242.
- Gran H. H., 1902. Das plankton des Norwegischen Nordmeeres, *Rep. Norweg. Fisch. Invest.*, 2, 5, 1-222.
- Jaschnov W. A., 1970. Distribution of *Calanus* species in the seas of the Northern Hemisphere, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 55, 2, 197-212.
- Landry M. R., 1975. The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepods *Acartia clausi* Giesbr., *Limnol. Oceanogr.*, 20, 5, 854-857.
- MacLaren I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration, *J. Fish. Res. Board Can.*, 20, 3, 685-727.
- MacLaren I. A., 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity of the copepod *Pseudocalanus*, *Limnol. Oceanogr.*, 10, 528-538.
- Maigret J., Brulhet J., 1973. Observations océanographiques réalisées en 1972, *Bull. Lab. Pêch. Nouadhibou*, 2, 5-56.
- Maigret J., Brulhet J., Sy Moussa A., 1974. Observations océanographiques réalisées en 1973, *Bull. Lab. Pêch. Nouadhibou*, 3, 5-32.
- Marshall S. M., 1933. On the biology of *Calanus finmarchicus*. II Seasonal variations in the size of *Calanus finmarchicus* in the Clyde sea area, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 19, 111-138.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus* VII: Factors affecting egg production, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 30, 527-547.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1972. *The biology of a marine copepod Calanus finmarchicus* (Gunnerus), Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Minas H. J., Codispoti L. A., Dugdale R. C., 1978. Nutrients and primary production in the N.W. African upwelling region and a comparison of this system with upwelling off Peru and Baja California, *Symposium on the Canarie current*, 1-30.
- Moraitou Apostolopoulou M., 1969. Variability of some morphological factors in six pelagic copepods from the Aegean Sea, *Mar. Biol.*, 3, 1-3.
- Mullin M. M., Brooks E. R., 1967. Laboratory culture, growth rate and feeding behavior of a planktonic marine copepod, *Limnol. Oceanogr.*, 12, 657-666.
- Mullin M. M., Brooks E. R., 1970 a. Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food, in: *Marine food chains*, 74-95.
- Mullin M. M., Brooks E. R., 1970 b. The effect of concentration of food on body weight cumulative ingestion and rate of growth of the marine copepods *Calanus helgolandicus*, *Limnol. Oceanogr.*, 15, 5, 748-755.
- Paffenhöffer G. A., 1970. The cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 20, 346-359.
- Paiva J., 1970. Nouvelle contribution à l'étude des copépodes de l'archipel du Cap Vert, *Cons. Int. Explor. Mer, Rapp. P.V.*, 159 p.
- Razouls C., 1963. Étude qualitative et quantitative des copépodes planctoniques côtiers de Roscoff, *Thèse 3<sup>e</sup> cycle*, Paris, 61 p.
- Razouls C., 1972. Estimation de la production secondaire (copépodes pélagiques) dans une province néritique méditerranéenne (Golfe du Lion), *Thèse Doct. État*, Paris, 301 p.
- Roe H. S. J., 1972. The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the Sond Cruise, 1965. The total population and general discussion, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 52, 277-314.
- Roe H. S. J., 1975. Some new and rare species of calanoid copepods from the north-eastern Atlantic, *Bull. Brit. Mus.*, 28, 7, 295-372.
- Scor UNESCO, 1968. Zooplankton sampling, in: *Monographs on oceanographic methods*, edited by UNESCO, Genève, 174 p.
- Seguin G., 1973. Cycles comparés du zooplancton dans l'Ouest africain et la Méditerranée sud occidentale, étude systématique quantitative et écologique, *Thèse Doct. État, Univ. Lille*, 168 p.
- Thiriot A., 1976. Les remontées d'eau (upwelling) et leur influence sur la production pélagique des côtes atlantiques du Maroc, *Bull. Inst. Pêch. Mar. Maroc*, 22, 5-12.
- Thiriot A., 1978. Zooplankton communities in the west african upwelling area, in: *Upwelling ecosystems*, edited by Boje and Tomczak, Springer Verlag Berlin, 32-61.
- Vidal J., 1980 a. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp., *Mar. Biol.*, 56, 111-134.
- Vidal J., 1980 b. Physioecology of zooplankton. II Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp., *Mar. Biol.*, 56, 135-146.
- Vives F., 1975. Zooplankton et hydrographie des environs du Cap Blanc (N.O. de l'Afrique), *Comm. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, CM/L*, 10 (unpubl. manuscript).
- Vives F., Santamaria G., Trepal I., 1975. El zooplancton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio/julio 1972, *Res. Exp. Sci. Invest. Pesq.*, 4, 7-100.
- Vucetic T., 1965. Quelques données sur la longueur des adultes de *Calanus helgolandicus* Clausen provenant de Veiliko jezero (île de Mejet), *Rapp. Comm. Int. Mer Med.*, 18, 2, 431-438.
- Woodhead P. M. J., Riley J. D., 1957. The separation of potential males and females in stage V copepodites of *Calanus helgolandicus*, I. *Cons. Int. Explor. Mer.*, 23, 47-50.
- Woodhead P. M. J., Riley J. D., 1959. Separation of the sexes of *Calanus finmarchicus* (Gunn.) in the fifth copepodite stage, with comments on the sex ratio and the duration in this stage, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 24, 465-471.

Annexe n° 7 : 1982, Peuplement de Copépodes des Upwellings côtiers Nord-Ouest Africains. II. Maintien de la localisation spatiale.



# Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains II - Maintien de la localisation spatiale

Copepodes  
Upwelling  
Analyse en composantes principales  
Migrations nyctémérales  
Distribution spatiale  
Copepods  
Upwelling  
Principal components analysis  
Nycthemeral migration  
Spatial distribution

J. Boucher  
Centre Océanologique de Bretagne, BP n° 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 27/3/81, révisé le 5/12/81, accepté le 15/12/81.

## RÉSUMÉ

Le peuplement de copépodes des deux régions d'upwelling du Cap Ghir (Maroc) et du Cap Blanc (Nord-Mauritanie) a une composition spécifique, une définition des générations, une distribution spatiale conservées au cours des années successives d'observation. Ceci plaide en faveur d'un maintien de la localisation des individus. Le travail présenté ici a pour but de décrire par une méthode objective ces caractéristiques de distribution spatiale et d'analyser certains des comportements qui permettent ce maintien. Nous avons utilisé l'analyse en composantes principales (ACP) pour étudier de manière simultanée les variations spatiales et temporelles de la distribution des organismes, définir des groupes d'observations de composition faunistique similaire et classer par ordre d'importance les types de variations définies suivant ces deux échelles.

L'analyse globale (ACP) met en évidence une similitude générale de la composition faunistique, liée à la dominance d'*Acartia*, *Oncaea*, *Temora* et *Clausocalanus*. Dans cet ensemble, une distinction côte-large est introduite par l'augmentation d'abondance des *Pseudocalanidae* et d'*Oithona*. Enfin une partition entre les observations réalisées de jour et de nuit est définie par les migrations nyctémérales de *Pleuromamma* et *Euchaeta*, ainsi que par les variations diurnes d'abondance d'*Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora*. Une analyse séparée pour chaque station confirme ces caractéristiques et leur robustesse. Les rythmes diurnes, présents dans tous les cas d'analyses, sont toujours définis par les deuxième et troisième composantes; ce rythme, qui comprend la migration nyctémérale, est plus marqué pour les stations des zones E et F. Pour ces deux dernières zones, les résultats correspondent à deux images différentes d'une même distribution. Les différences sont dues au changement de tactique d'échantillonnage : la référence du point de prélèvement est successivement fixe géographiquement par rapport au fond (zone E) puis mobile suivant une bouée dérivant avec l'eau de surface (zone F).

La comparaison de ces deux images montre le rôle de la migration nyctémérale dans le maintien de la localisation des organismes. En surface, la nuit (*Pleuromamma* par exemple), ils dérivent avec l'eau superficielle, mais la migration en profondeur au début du jour limite la distance parcourue. Ce comportement permet un retour au point de départ des individus qui rencontrent en profondeur de jour un courant en sens inverse. Cette interprétation est confirmée par l'observation de variation des proportions dans le peuplement de *Centropages*, de *Candacia* et de *Pleuromamma* limitées à des zones d'une dizaine de kilomètres de rayon.

D'autres taxons comme *Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora* ne présentent pas de comportement migratoire aussi net, mais simplement une augmentation diurne d'abondance qui peut traduire une variation périodique de localisation verticale. Ces résultats, discutés en fonction des conclusions d'autres auteurs sur l'échappement aux courants d'*Acartia clausi*, permettent de supposer pour ces taxons un comportement similaire à celui de *Pleuromamma* pour maintenir leur localisation.

*Oceanol. Acta*, 1982, 5, 2, 199-207.

## ABSTRACT

Copepod population of NW African coastal upwellings  
II - Maintenance of spatial localization

The copepod populations of the two upwelling area off Cap Ghir (Morocco) and Cap Blanc (North Mauritania) have throughout several successive years of observation revealed a high degree of consistency in faunistic composition. This suggest a stable localization of individuals. The present work intended to provide an objective description of the characteristics of spatial distribution together with an analysis of some of the behaviour which accounts for such stability.

Principal components analysis (ACP) was used to investigate simultaneously spatial and temporal variations in the distribution of organisms. This analysis permitted the definition of groups of observations related to similar faunistic compositions and the classification in order of importance of the patterns of variations disclosed on these two scales.

Global analysis (ACP) of the samples reveals a general similarity of faunistic compositions due to the abundance of *Acartia*, *Oncaea*, *Temora* and *Clausocalanus*. In the group as a whole, a distinction between nearshore and offshore sites is introduced by an increasing abundance of *Pseudocalanidae* and *Oithona*. In addition night-time and day-time observations are characterized by the nycthemeral migration of *Pleuromamma* and *Euchaeta*, and diurnal variations in the abundance of *Euterpina*, *Corycaeus* and *Temora*. Separate analysis for each station confirm the consistency of these characteristics. Diurnal rythm is present in each analysis and is always determined by the second and third of the above-mentioned components.

This rythm, which includes nycthemeral migration, is more pronounced at offshore stations E and F. For these two stations, the results correspond to two different pictures of an identical situation. These differences are due to a change in sampling tactics : for zone E, the reference of the sampling site is geographically fixed in relation to the bottom; for zone F, sampling is carried out along the track of a drog drifting with surface water. Comparison between these two pictures reveals the prominent role played by nycthemeral migration in maintaining the localization of organisms. At night, in the surface layer, such organisms as *Pleuromamma* drift with the water. Migration, at sun rise, to deep water limits the distance covered. This behaviour permits the return to their point of departure of individuals which meet an inverse current in deeper water.

This interpretation is confirmed by observed variations in the density of *Centropages*, *Candacia* and *Pleuromamma* populations over distances of some ten kilometers.

Other groups, such as *Euterpina*, *Corycaeus* and *Temora* do not exhibit this markedly nycthemeral migratory behaviour. These taxas show periodical variations of abundance which may correspond to diurnal changes in their vertical localization. The results of the study are discussed in relation to the findings of other authors concerning the resistance to currents of *Acartia Clausi*. The conclusion is that *Euterpina* *Corycaeus* and *Temora* may adopt the same behaviour to maintain their localization.

*Oceanol. Acta*, 1982, 5, 2, 199-207.

## INTRODUCTION

Les structures caractéristiques, généralement spatiales, des populations du zooplancton et les raisons de leur conservation dans le temps sont très étudiées actuellement. Les causes en sont généralement recherchées au niveau des caractéristiques hydrologiques et dynamiques de l'environnement (voir Haury *et al.*, 1978, pour une revue de ces travaux). Ces structures ont une grande importance pour la compréhension des mécanismes de production biologique, dans les zones d'upwelling notamment, parce qu'elles déterminent entre autres les durées de coïncidence, donc d'utilisation

potentielle, du stock de phytoplancton et des herbivores du niveau secondaire de production. Par ailleurs, Walsh (1977) émet l'hypothèse que les faibles biomasses d'herbivores mesurées en zone d'upwelling nord-ouest africain sont dues à la dispersion des copépodes vers le large par les courants de dérive superficiels. Wroblewski (1980) limite les conséquences de ce transport en fonction de la durée et de l'intensité des coups de vent qui induisent cette circulation dans l'upwelling des côtes de l'Oregon à partir d'un modèle établi pour *Acartia clausi*. Cependant, pour cette même région, Peterson *et al.* (1979) montraient une conservation des populations dans la zone côtière due à des com-

portements individuels propres à chaque espèce, et émettaient l'hypothèse d'une circulation giratoire.

Il nous paraît nécessaire de dresser un bilan de ces questions pour les upwellings nord-ouest africains en fonction des résultats de l'étude du peuplement de copépodes (Boucher, 1982). Celle-ci aboutit à la définition d'un peuplement type, commun aux deux régions du Cap Sim — Cap Ghir, et du Cap Corveiro — Cap Blanc. Il est caractérisé par la similitude qualitative et quantitative des associations d'espèces. Cette similitude de deux régions géographiquement très distantes (1 500 km environ) jointe à leur originalité par rapport aux autres zones de remontée d'eau profonde pourtant voisines, de Nouakchott (Mauritanie), du Sénégal et de Côte-d'Ivoire, correspond à une séparation géographique entre le Nord et le Sud, des caractéristiques hydrologiques de l'eau centrale atlantique (Minas *et al.*, 1978). Cette définition biogéographique du peuplement est renforcée à plus petite échelle par la structure démographique des principales espèces, qui exclue la contamination par des individus allochtones. Ces arguments plaident en faveur d'une certaine conservation de la localisation spatiale des populations zooplanctoniques. Celle-ci doit se traduire par une distribution spatio-temporelle caractéristique. Le but du présent travail est de vérifier ces hypothèses, en décrivant d'abord les distributions particulières de certains organismes, tels *Temora*, similaires pour les deux régions d'upwelling des côtes atlantiques du Maroc et du Sahara occidental. En montrant ensuite qu'il existe à l'échelle du peuplement des structures spatio-temporelles particulières. En discutant enfin, après avoir ordonné les différentes causes de cette structure, le rôle des mécanismes ou des comportements individuels qui autorisent l'existence d'une localisation permanente des organismes.

Au plan méthodologique, pour aboutir à ces résultats, on fera appel à une méthode de classification des observations qui soit moins subjective et plus performante que la comparaison statistique de graphique : l'analyse en composantes principales.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'analyse utilise les données récoltées au cours de la campagne Gibraltar (mars-avril 1975). Les prélèvements ont été réalisés en six zones régulièrement espacées entre la côte et la rupture de pente du plateau continental. A chaque zone les pêches ont été répétées périodiquement toutes les quatre heures pendant 72 à 96 heures. Elles sont effectuées par traits horizontaux d'un filet W.P.2 de 200  $\mu$  de vide de maille (Scor-Unesco, 1968). Le point référence définissant l'emplacement des prélèvements est fixé géographiquement pour les cinq premières (A, B, C, D et E); la sixième est définie par le parcours d'une bouée dérivante avec la masse d'eau de surface (F). La position respective de ces stations est schématisée sur la figure 1. Une description de la méthodologie de prélèvement et de dépouillement est exposée de manière détaillée par Boucher (1982).

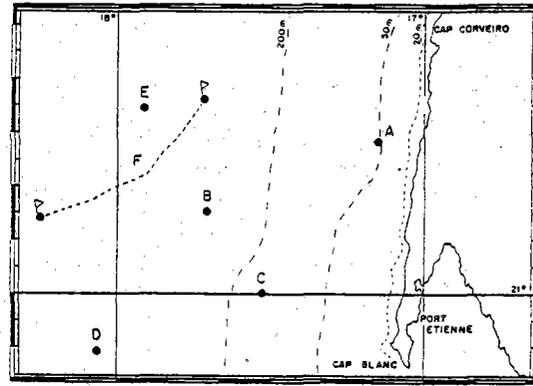


Figure 1

Emplacement des stations de prélèvement lors de la campagne Gibraltar (mars-avril 1975). Zones A, B, C, D et E point fixe géographique, zone F suivant une bouée dérivante.

Sampling sites during the Gibraltar cruise (March-April 1975). Zones A, B, C, D and E fixed geographical position, zone F following a drog.

Le traitement mathématique des données fait appel à l'analyse en composantes principales, classique maintenant, dont Laurec (1979) expose les modalités techniques et les justificatifs mathématiques. Nous avons recherché une ordination des observations suivant les associations d'espèces, comme Fasham et Foxton (1979) en ont montré l'intérêt pour les larves de décapodes pélagiques. Les observations correspondent aux prélèvements pour chaque station; les variables sont les catégories faunistiques dénombrées. Les comptages d'abondance par taxons sont transformés à l'aide de la fonction  $\log(x + 1)$  pour atténuer les effets dus à la surdispersion (Frontier, 1973). Les abondances sont centrées et réduites suivant les observations (Chardy *et al.*, 1976), pour atténuer les variations trop aléatoires dues aux biais d'échantillonnage. On accorde ainsi moins d'importance aux variations d'effectifs des taxons à faible densité. En revanche, les taxons conservent leur importance propre en effectif relatif et les effets d'abondance entre observations ne sont pas affectés. Nous avons utilisé comme variable les douze catégories de copépodes les plus fréquemment présentes dans les prélèvements, afin de ne pas introduire d'information telle que présence ou absence d'une forme très aléatoire. Ces catégories correspondent à des genres assimilables pour la plupart à une seule espèce de copépode (cf. Boucher, 1982). Ce sont : *Calanus*, *Clausocalanus* spp, *Euchaeta*, *Temora* 2 sp, *Pleuromamma*, *Centropages*, *Candacia*, *Acartia*, *Oithona*, *Euterpina*, *Oncaea* et *Corycaeus*. Nous présenterons en superposition sur le même graphe les projections des points observations, et des variables sur le plan dual. En toute rigueur cette représentation n'est pas justifiée, mais elle permet une lecture plus facile des résultats. Une analyse générale regroupant les six stations A, B, C, D, E, F, permet de mettre en évidence les principaux traits de la région considérée quant à la dispersion des copépodes. Nous examinerons ensuite chacune des zones séparément, afin de discerner les variations localisées que l'analyse globale ne peut mettre en évidence.

RÉSULTATS

Distribution particulière des *Temoridae* similaire pour les régions du Maroc et du Sahara occidental

Les deux espèces *Temora stylifera* et *Temora longicornis* étaient présentes dans les prélèvements réalisés durant les campagnes en zone d'upwelling marocaine (Cineca IV) et nord-mauritanienne (Gibraltar et Cineca V). Leur distribution géographique est schématisée sur la figure 2. Nous y avons représenté pour chaque site de prélèvement, l'abondance relative de chacune des deux espèces dans un cercle dont le diamètre est proportionnel au nombre d'individus de ce genre.

Il apparaît que *Temora longicornis* est dominant dans les régions très côtières; cette espèce est généralement localisée à une seule station (zones A et B lors de Gibraltar, zone C lors de Cineca IV et V). Elle représente alors 90 à 100 % des *Temora*. Cette espèce est remplacée par *T. stylifera* aux autres stations côtières ou du large (zones B et E à Cineca IV, B à Cineca V et D, E, F à Gibraltar). Dans tous ces cas, il existe une région intermédiaire où les deux espèces sont présentes simultanément, mais *T. longicornis* y est toujours très peu abondante.

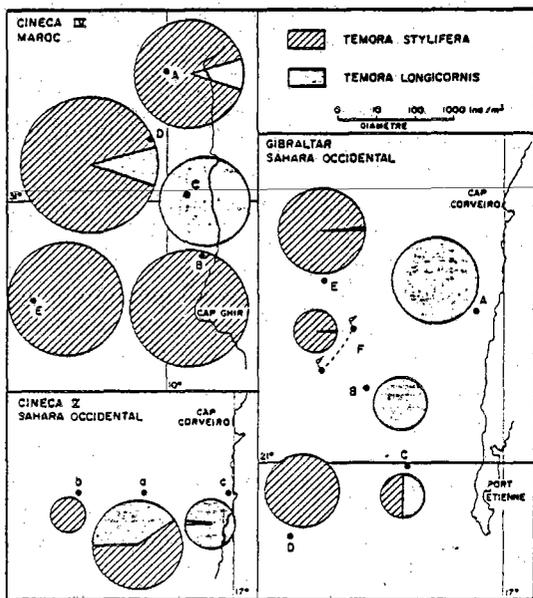


Figure 2  
Distribution géographique de *Temora longicornis* et *T. stylifera* qui montre la séparation des deux espèces et la distribution très côtière de *T. longicornis*.  
*Geographical distribution of Temora longicornis and T. stylifera showing the spatial distinction between the two species and the essentially coastal distribution of T. longicornis.*

Caractéristiques spatio-temporelles de la distribution des copépodes pour la région d'upwelling du Sahara occidental. Étude générale

Le premier axe de l'analyse extrait 60,9 % de l'inertie totale. Il groupe tous les prélèvements d'un même côté (fig. 3); cela signifie qu'ils ont tous globalement la même composition faunistique par rapport aux espèces qui contribuent le plus à la définition de ce premier axe.

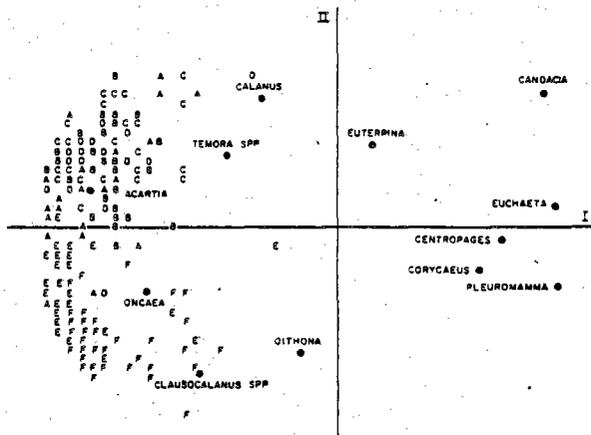


Figure 3  
Projection dans le plan des deux premières composantes principales des points-observation repérés par la lettre identifiant la station de prélèvement. La projection des taxons contribuant à la définition des axes est superposée à celle des observations.  
*Projection of the first and second principal components of the observations, identified by the letter of the corresponding sampling site. The projection of the taxons defining the axis is superimposed on the observations.*

Sur le plan dual (fig. 3), tous les taxons se rangent de l'extrémité négative à l'extrémité positive de l'axe I par ordre décroissant d'abondance : *Acartia* (contribution absolue à l'inertie de l'axe I : 11,9 %), *Oncaea*, *Clausocalanus spp.*, *Temora spp.*, *Calanus*, *Oithona*, *Euterpina*, *Corycaeus*, *Centropages*, *Candacia* (contribution : 10,2 %), *Pleuromamma* (contribution : 10,4 %), *Euchaeta* (contribution : 34,7 %). Le fort pourcentage d'inertie extrait par cet axe souligne que cette notion d'homogénéité faunistique, révélée en premier par l'analyse, est dominante par rapport aux autres variations mises en évidence sur les plans factoriels suivants.

Le deuxième axe (pourcentage d'inertie extrait : 11,5 %) partage l'ensemble des prélèvements en deux groupes (fig. 3) : le premier, situé du côté positif de l'axe II, comprend tous les prélèvements effectués aux zones A, B, C, D; le second, du côté négatif, correspond aux zones E et F. Les 3 taxons qui engendrent principalement cette répartition sont d'une part, *Candacia* (contribution à l'inertie de l'axe II : 22,1 %) qui est plus abondant aux quatre zones A, B, C, D; d'autre part, *Oithona* et *Clausocalanus* (somme des contributions : 37,6 %), mieux représentés aux zones E et F.

Le troisième axe extrait 6,7 % de l'inertie totale. Il discrimine les prélèvements effectués de jour de ceux réalisés la nuit (fig. 4). Cette distinction est particulièrement nette pour les zones E et F (région du large du Cap Corveiro), et moins apparente dans les zones A, B, C et D. Cependant, pour ce deuxième groupe, la séparation est mieux marquée dans les points plus au large (B, D) qu'aux stations proches de la côte (A, C). Les genres qui déterminent cette différence entre le jour et la nuit sont (fig. 4), du côté positif de l'axe III, *Pleuromamma* (contribution à l'inertie du troisième axe : 54,0 %), plus abondant dans les prélèvements de nuit que dans ceux de jour, et à l'opposé, *Corycaeus* et *Euterpina* (somme des contributions : 31,3 %), dont les effectifs décroissent avec le jour. Le troisième axe met également en évidence des différences d'abondance entre les

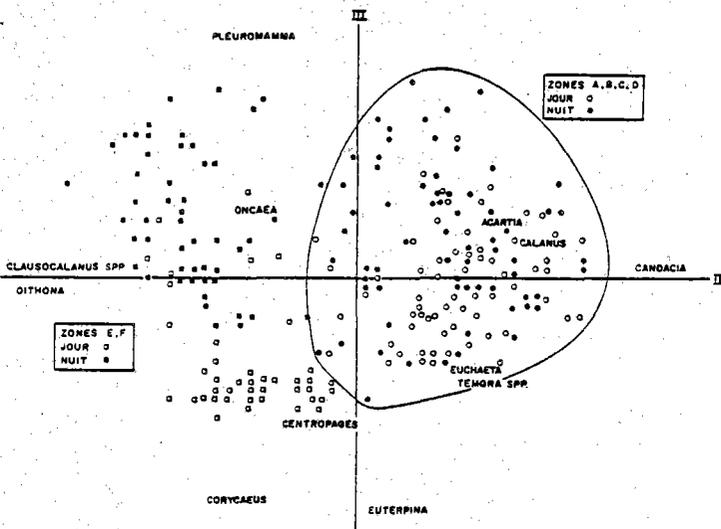


Figure 4  
Projection dans le plan des deuxième et troisième composantes montrant la distinction entre stations côtières A, B, C, D (point rond) et du large E, F (carré) suivant la composition faunistique. La distinction des prélèvements de jour (blanc) et de nuit (noir) est due principalement aux variations de *Pleuromamma* (axes III).

Projection of the second and third components showing the distinction between coastal stations A, B, C, D (dots) and off-shore stations E, F (squares) in relation to specific faunistic composition. The distinction between day samples (white) and night samples (black) is particularly due to variations of *Pleuromamma* (axis III).

trois profondeurs de pêche (plus élevée en profondeur); celles-ci sont plus nettes en E et F qu'aux points A, B, C et D. Dans le groupe des 4 zones A, B, C et D défini par l'axe II, une classification dans cet ordre est révélée par le quatrième axe (pourcentage d'inertie extrait : 4,2 %) (fig. 5). Elle est due principalement à *Candacia* (contribution à l'inertie de l'axe IV : 20,2 %), qui apparaît ainsi plus abondant en D (zone la plus au sud-ouest) et décroît progressivement en C, B, A. Opposés à *Candacia* sur l'axe IV, *Acartia*, *Euchaeta* et *Temora* spp. (contribution totale : 19,1 %) présentent un gradient inverse : leurs effectifs diminuent de A vers D. Dans l'autre groupe de prélèvements mis en évidence par

l'axe II (zones E et F), le taxon *Oncaea* (contribution à l'inertie de l'axe IV : 47,0 %) discrimine les prélèvements réalisés en E de ceux du point F; on trouve davantage d'individus du genre *Oncaea* à la zone E qu'à la zone F.

### Analyses particulières des zones

Pour chacune de ces analyses, le premier axe traduit l'homogénéité des prélèvements quant à leur composition faunistique. Il quantifie cette notion d'invariance par le fort pourcentage d'inertie qu'il extrait; celui-ci est égal, respectivement, pour chacune des six analyses, à 72,0 %, 67,4 %, 67,4 %, 70,8 %, 82,6 % et 74,0 % (comme dans l'analyse précédente). Cette similitude de composition des peuplements dans les différentes zones constitue l'information la plus importante. Les variations à petite échelle (stratification verticale, opposition jour-nuit,...), propres à chaque station, apparaissent alors sur le plan II-III de l'analyse; c'est celui-ci que nous décrirons pour chaque zone. Pour les quatre premières les pourcentages d'inertie extraits par les axes II et III de ces quatre analyses sont respectivement de : 11,8, 15,2, 13,4 et 15,4 %. L'examen de ces plans II-III révèle deux caractéristiques principales. La première est un gradient fond-surface (en A, B, C), engendré, d'un côté par *Centropages*, plus abondant en surface, de l'autre par *Oncaea* et *Pleuromamma* (en A), *Oithona* et *Candacia* (en B), *Oithona* et *Temora* (en C), mieux représentés dans les niveaux de fond. On remarque également que *Euterpina* est plus abondant en surface, à la station A. La deuxième caractéristique correspond à une différenciation entre les prélèvements de jour et ceux réalisés la nuit; celle-ci apparaît en B, C et D mais n'est pas toujours très nette. *Pleuromamma* semble plus abondant la nuit (stations B et D) ainsi que *Oithona* (en C), tandis que le jour, on note une légère augmentation des effectifs pour *Euterpina* (zone B), *Clausocalanus* (zone C) et *Oithona* (zone D).

Nous sommes passés rapidement sur ces quatre premières analyses (sans représentations graphiques) car les résultats exposés sur les plans factoriels, voisins de ceux de l'analyse générale, n'appelaient pas d'autres commentaires. En revanche, nous détaillons ceux qui sont issus des analyses des zones E et F (fig. 6).

Pour la zone E, les deuxième et troisième axes extraient 6,4 % et 3,6 %, soit 10 % de l'inertie totale. L'axe II sépare l'ensemble des prélèvements en deux groupes bien distincts : du côté négatif, les prélèvements effectués de jour, du côté positif ceux réalisés la nuit. Cette distinction est engendrée essentiellement par *Pleuromamma* (contribution à l'inertie de l'axe II : 72,4 %), qui est beaucoup plus abondant dans les prélèvements de nuit que dans ceux de jour.

Un autre genre participe à cette séparation, mais pour une moindre part, il s'agit de *Candacia* (contribution : 19,2 %), dont le comportement est inverse de celui de *Pleuromamma* : il caractérise beaucoup mieux les prélèvements diurnes que ceux de nuit. Dans le groupe des prélèvements de nuit, l'axe II détermine une stratification verticale, due au fait que *Pleuromamma* se trouve plus abondant en profondeur qu'aux niveaux superfi-

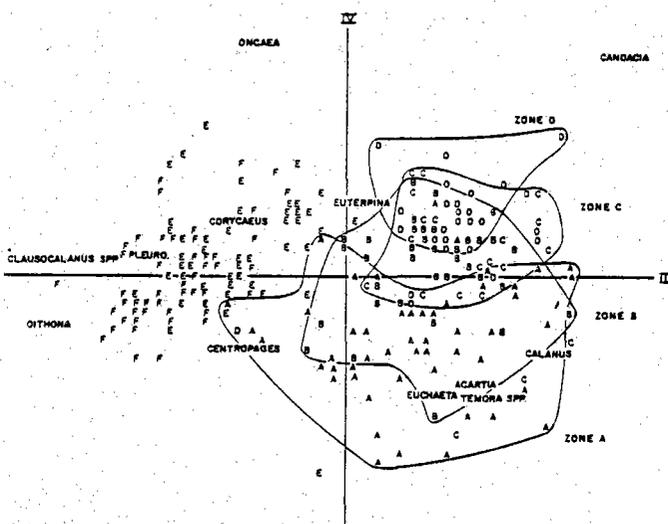


Figure 5  
Définition des stations A, B, C, D suivant la décroissance des *Centropages* et l'augmentation d'*Oncaea*.  
Decreasing abundance of *Centropages* and increasing abundance of *Oncaea*, at stations A, B, C, D.

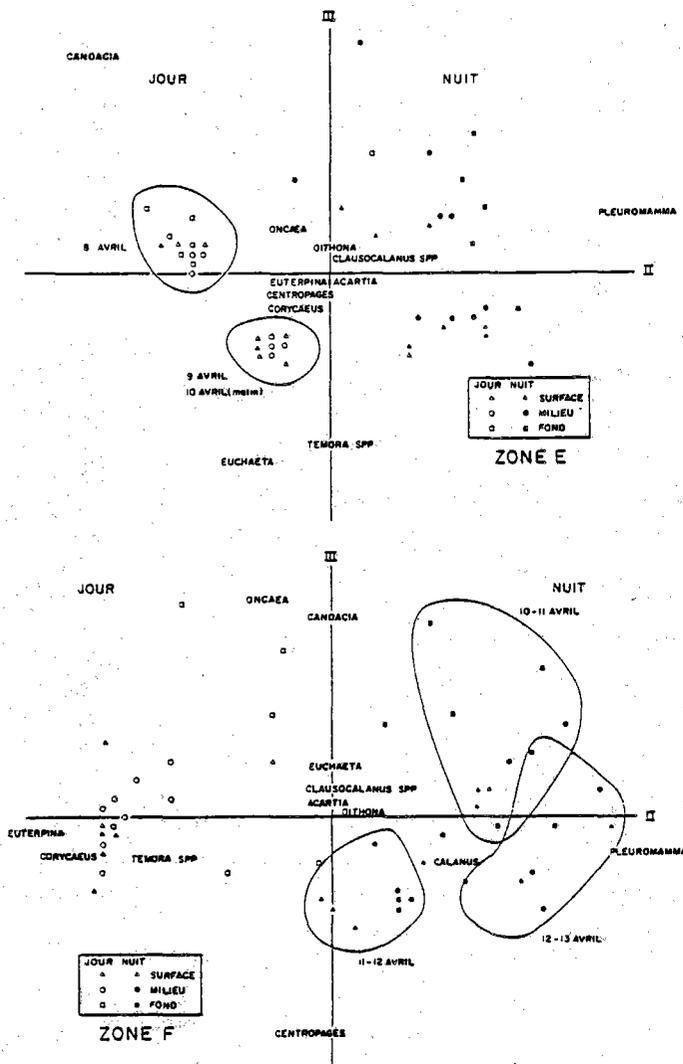


Figure 6

Comparaison du plan dual (axe II - axe III) des analyses en composantes principales particulières aux zones E (en haut) et F (en bas). Les résultats sont inversés : au point fixe E, peuplement de nuit homogène, partition des jours successifs d'observations. Suivant la bouée dérivante F, partition des trois nuits successives d'observations tandis que, cette fois le peuplement de jour est homogène.

Comparison of the plan defined by second and third components for particular analysis of stations E (above) and F (lower). The results are inverted : in the fixed point E, night populations are homogeneous and diurnal successive observations are partitioned. Following the drog F night successive observations are partitioned and the day populations are homogeneous.

ciels. Quant aux prélèvements de jour, ils se séparent en deux groupes selon l'axe III : d'un côté, les niveaux surface et intermédiaire des prélèvements du 8 avril, de l'autre les mêmes niveaux pour les prélèvements du 9 avril et du matin du 10 avril. Cette distinction est attribuable, d'une part, à *Euchaeta* et *Temora* spp. (somme des contributions à l'inertie de l'axe III : 32,2 %), dont l'abondance est nettement plus marquée les 9 et 10 avril, d'autre part à *Candacia* (contribution : 46,1 %), qui a des effectifs beaucoup plus importants le 8 avril que les jours suivants. Nous pouvons remarquer qu'il ne se produit pas une telle différenciation pour les niveaux de profondeur; ils apparaissent très groupés, ce qui signifie qu'ils gardent une composition faunistique stable au cours du temps. En ce qui concerne les prélèvements nocturnes, aucune distinction de cet ordre n'est mise en évidence sur le plan factoriel.

Pour la zone F, contrairement aux zones précédentes, les prélèvements n'ont pas été effectués par rapport à un point géographique fixe mais suivant la dérive superficielle des masses d'eau marquée par une bouée. Le deuxième axe extrait 13,0 % de l'inertie totale. Il sépare les prélèvements de jour de ceux effectués la nuit (fig. 6). Cela est dû principalement, d'une part à *Pleuromamma* (contribution à l'inertie de l'axe II : 64,6 %), dont les effectifs sont plus élevés la nuit que le jour, et d'autre part, à *Euterpina* (contribution : 14,1 %) qui a un comportement inverse.

Considérons les prélèvements de jour; le troisième axe (pourcentage d'inertie extrait 4,0 %) les ordonne suivant une stratification verticale. Du côté négatif, on trouve les mesures de surface et niveaux intermédiaires, enfin du côté positif, les prélèvements de fond. On peut remarquer l'homogénéité de composition faunistique des prélèvements de surface et de 15 m qui sont très groupés, tandis que ceux du fond sont très dispersés. Cette répartition est engendrée, du côté négatif, par *Centropages* (contribution à l'inertie de l'axe III : 24,4 %) qui caractérise ainsi les niveaux superficiels (fig. 6), et du côté positif, par *Oncaea* et *Candacia* (somme des contributions : 48,7 %) dont la présence est plus marquée au fond. Les prélèvements réalisés de nuit se répartissent dans le plan II-III en fonction de la date. On distingue ainsi entre elles les trois nuits successives. Cette hétérogénéité est introduite par les différences de composition faunistique des peuplements : abondance moindre des *Pleuromamma* la nuit du 11 au 12 avril que les nuits des 10-11 et 12-13 avril. Pour ces deux dernières séries, c'est l'abondance respective de *Candacia* ou de *Centropages* qui introduit la discrimination.

## INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

### Structure globale spatio-temporelle

La première caractéristique établie est la composition globale du peuplement commune à toutes les observations. Ensuite, l'analyse générale permet de diviser les observations en plusieurs groupes suivant premièrement les variations de cette composition faunistique avec la répartition côte-large, puis en second les variations nyctémérales. Ainsi, *Clausocalanus* spp. et *Oithona* sont plus abondants au large en E et F, tandis que *Candacia*, *Acartia*, *Temora* spp. et *Euchaeta* sont mieux représentés en A, B, C, D. Ces quatre zones sont différenciées entre elles par *Candacia* dont les effectifs diminuent de D vers A, tandis que *Acartia*, *Temora* et *Euchaeta* augmentent.

Au plan des variations jour nuit, *Pleuromamma* montre une augmentation d'abondance dans les prélèvements nocturnes. *Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora* par contre sont plus abondants dans les prélèvements effectués de jour et plus particulièrement dans les prélèvements de surface. Le comportement de ces trois taxons est plus marqué dans les stations E et F. Dans le cas de *Pleuromamma*, l'étude de la distribution verticale diurne et nocturne montre une meilleure représentation

dans les niveaux superficiels la nuit. Il s'agit d'une migration nycthémerale. Pour *Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora*, ces variations rythmées traduisent une distribution différente dans la tranche d'eau. Cependant, nous ne disposons pas d'une maille bathymétrique de prélèvement suffisante pour préciser le sens de cette migration qui est de plus petite amplitude que celle des *Pleuromamma*.

L'analyse globale conduit à une définition de la structure spatio-temporelle des associations de genre et permet de déterminer des ensembles de station. Elle fournit une ordination des caractéristiques spatiales et temporelles de cette distribution qui sont par ordre de généralité décroissante : composition du peuplement, zonage côte-large, migrations nycthémerales. Ces caractéristiques, décrites également pour les régions septentrionales d'upwellings marocains, impliquent une certaine persistance de localisation des animaux. Les résultats des analyses particulières par station permettent de préciser les structures propres à chacune d'entre elles et les comportements qui autorisent cette maintenance de la localisation.

#### Comportement permettant la maintenance de la localisation

L'étude comparée des structures spatio-temporelles de la distribution des organismes aux zones E et F permet de mettre en évidence le comportement de résistance à la dispersion par les courants. Ces deux zones présentent des caractéristiques inverses qui traduisent l'influence du protocole d'échantillonnage sur les deux descriptions obtenues d'une même distribution des organismes.

La zone E présente trois caractéristiques principales :

- variations à petite échelle temporelle de la composition des peuplements suivant le rythme jour-nuit;
- distinction des prélèvements de surface et intermédiaire correspondant à deux jours consécutifs d'observation;
- homogénéité durant toute la période de mesure de la composition faunistique des prélèvements de fond le jour.

La zone F présente les mêmes distinctions entre les prélèvements de jour et de nuit. Cependant, à l'inverse de la zone E, ce sont les observations de jour en surface et au niveau intermédiaire qui sont très homogènes, tandis que les prélèvements de profondeur montrent une grande hétérogénéité. On constate cette fois une discrimination entre les prélèvements des trois nuits consécutives d'observation (cf. fig. 6).

En zone E, de jour, l'hétérogénéité des prélèvements de surface et intermédiaire traduit les variations de leur composition faunistique liées à la dérive de la tranche d'eau superficielle, tandis que les prélèvements de la couche de fond, référence du point fixe, sont homogènes. Cette interprétation est confirmée par les résultats en zone F, où le phénomène inverse est observé : les prélèvements dans la tranche d'eau superficielle de jour, référence cette fois du point fixe, sont homogènes tandis que ceux du fond présentent des variations. Le

groupement des prélèvements effectués de nuit confirme cette interprétation. En zone E, on ne distingue pas les nuits successives entre elles parce que la population de *Pleuromamma* localisée sur le fond ne varie pas au cours de la période d'observation et présente des migrations nycthémerales de même intensité. Par contre, en zone F, la dérive par rapport au fond entraîne une discrimination entre les nuits successives de prélèvement correspondant à une variation spatiale d'abondance de *Pleuromamma*.

L'analyse des prélèvements effectués sur le trajet de la bouée dérivante, montre que la composition faunistique du peuplement de la masse d'eau superficielle échantillonnée reste stable (zone F, fig. 6), surtout de jour où il n'y a pas contamination de ces populations par les animaux de profondeur migrant. A l'inverse, en zone E, la variation de composition faunistique des niveaux superficiels observée, correspondant à deux journées successives, permet de caractériser les masses d'eau qui défilent en un point fixe géographique.

Ainsi à quelques milles nautiques de distance, pour une même distribution des individus, le changement de tactique d'échantillonnage conduit à obtenir deux images distinctes, descriptives d'un même type de distribution. La comparaison de ces deux images nous permet de mettre en évidence un premier mécanisme d'échappement de certains organismes à la force d'entraînement des courants de dérive : c'est la migration nycthémerale.

Les animaux qui migrent de nuit dans la tranche superficielle sont entraînés par le courant de dérive nord-est sud-ouest marqué par la bouée dérivante. D'après la vitesse moyenne de transport de cette bouée et pour un stage nocturne en surface d'une durée de 10 heures (coucher-lever du soleil) au moment des prélèvements, ils parcourent ainsi 5 kilomètres. Au matin, la migration en profondeur (débutée en général 1 heure avant le lever du soleil) leur permet d'échapper à cette dérive. Cette interprétation est confirmée par l'observation de populations de profondeurs bien définies et distinctes d'un jour à l'autre suivant le parcours de la bouée dérivante, qui correspond à une distance moyenne de 7 kilomètres parcourue en une journée de 14 heures. Il faut également remarquer en faveur de ce raisonnement que dans les périodes d'upwelling actif, le retour en profondeur amènerait les individus au contact d'un courant portant à la côte qui les rapproche de leur point de départ. Enfin, les observations dans la tranche superficielle en point fixe à la station E, indiquent également un diamètre moyen de 10 kilomètres pour un type de population donné.

Ce comportement concerne plus particulièrement les catégories telles que *Pleuromamma*, *Candacia* et *Euchaeta*, capables de migration sur de grandes profondeurs. Cependant, des catégories de petites tailles telles que *Euterpina* et *Corycaeus* de nos prélèvements, présentent également une augmentation diurne de leur abondance qui peut traduire un changement rythmé de localisation bathymétrique. Bien que de moindre amplitude que la migration précédemment analysée, cet autre comportement pourrait aboutir au même résultat de localisation géographique maintenue. Dans le même

ordre d'idée l'accumulation des individus par changement périodique de localisation pour se maintenir en dessous d'un fort courant de marée (Trinast, 1975) ou à l'abri d'un courant côtier (Allredge, Hammer, 1980), est déjà connue. D'après nos résultats, le comportement d'*Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora* aurait un effet similaire. Pour ce qui concerne *Acartia* et *Oncaea*, catégories les plus abondantes dans tous les prélèvements de la région étudiée, aucun comportement particulier n'est mis en évidence autre que la conservation des abondances. Ceci doit être tempéré par le fait que les analyses propres aux zones A, B, C, D, plus côtières, ne montrent pas de structure similaire à celle de la zone E, ce qui laisse penser que les dérives superficielles côte-large y sont faibles au moment de nos observations. Cependant, de tels courants de dérive ont été observés plus près de la côte au cours d'autres campagnes (Cineca V, Boucher, Samain, 1975).

#### Bouée dérivante comme marqueur de peuplements

Seule l'homogénéité quantitative de la composition faunistique diurne du peuplement de surface est utilisée comme preuve de la bonne définition du parcours de la masse d'eau superficielle par la bouée. En fait, il y avait coïncidence entre le vent de NE constant de force 5 et la dérive de l'eau de surface. De plus, l'analyse des teneurs en sels nutritifs, du peuplement phytoplanctonique et de leurs évolutions dans le temps (Martin, 1976; Grall *et al.*, en prép.) confirme cette interprétation. Cependant nos résultats montrent le degré d'indépendance relatif du zooplancton à l'entraînement par un courant. Dans ce sens, il est difficile d'utiliser une masse d'eau comme élément de référence. L'utilisation d'un prélèvement vertical par exemple pour échantillonner un peuplement suivant le parcours d'une bouée dérivante permet d'intégrer les variations dues aux migrations nycthémerales (Herbland *et al.*, 1973; Binet 1973); cependant l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de quelques kilomètres se superpose alors à l'évolution du peuplement dans le temps.

#### CONCLUSIONS

Outre l'identité faunistique des peuplements, la distribution géographique des copépodes en zones d'upwelling nord-ouest africaines présente des caractéristiques conservatrices qui suggèrent l'existence de comportement permettant le maintien de la localisation.

Ces caractéristiques concernent pour l'ensemble de ces régions la répartition avec exclusion réciproque des deux espèces *Temora longicornis* et *T. stylifera*. Au niveau du peuplement des côtes du Sahara occidental (Cap Corveiro - Cap Blanc), l'analyse en composantes principales permet d'établir les structures spatio-temporelles de sa distribution. La principale caractéristique est l'homogénéité de la composition faunistique quantitative marquée par l'abondance dominante d'*Acartia* et d'*Oncaea*, et conservée sur toute la région étudiée. L'existence de variations temporelles modifie cette structure de manière rythmée. Elles sont dues aux migrations nycthémerales. Ces premiers résultats confirment les descriptions plus générales déjà établies pour les upwellings côtiers nord-ouest africains. La robustesse de cette structure est confirmée par des analyses séparées pour chaque station. Les mêmes caractéristiques sont décrites. Pour chaque cas d'analyse les différences suivant le rythme nycthémeral sont définies dans le plan dual des deuxième et troisième composantes. L'analyse des types de distribution spatio-temporelles ainsi définies pour les stations E et F montre que l'on obtient deux descriptions différentes d'une même distribution. Les différences sont dues à la modification de la tactique d'échantillonnage (référence spatiale prise par rapport à un point fixe géographique ou une dérive superficielle).

La comparaison de ces deux images montre le rôle du comportement migratoire dans la conservation de la localisation de certains taxons. La migration nycthémerale (*Pleuromamma*, *Candacia*, *Euchaeta*) qui entraîne les individus vers le fond de jour, leur permet d'échapper à l'entraînement vers le large par les courants superficiels : ils peuvent, en période d'upwelling notamment, rencontrer des courants profonds qui les rapprochent de leur point de départ.

La variation de localisation bathymétrique rythmée d'autres groupes (*Euterpina*, *Corycaeus*, *Temora*) discutée en fonction des connaissances sur les réactions d'évitement des courants d'*Acartia clausi*, conduit à supposer des comportements similaires aboutissant à la conservation de la localisation pour ces individus.

#### Remerciements

Nous remercions Mme M. Jezequel et M. P. de la Salle de leur précieux concours pour l'archivage des données et la mise en œuvre des programmes de calcul.

## RÉFÉRENCES

- Aldredge A.L., Hammer W.F., 1980. Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 10, 31-37.
- Binet D., 1973. Note sur l'évolution des populations de copépodes pélagiques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972), *Doc. Sci. Centr. Rech. Océanogr. Abidjan*, 4, 1, 77-90.
- Boucher J., 1982. Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. 1. Composition faunistique et structure démographique, *Oceanol. Acta*, 5, 1, 49-62.
- Boucher J., Samain J.F., 1975. Étude de la nutrition du zooplancton en zone d'upwelling par la mesure des activités enzymatiques digestives, in : *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.*, edited by H. Barnes, Aberdeen University Press, 329-341.
- Chardy P., Glemarec M., Laurec A., 1976. Applications of inertia methods to benthic marine ecology, practical implications of the basic options, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 4, 179-205.
- Fasham M.J.R., Foxton P., 1979. Zonal distribution of pelagic Decapoda (Crustacea) in the eastern North Atlantic and its relation to the physical oceanography, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37, 225-253.
- Frontier S., 1973. Étude statistique de la dispersion du zooplancton, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12, 229-262.
- Grall J.R., de la Salle P., Martin A.G., Riaux C., Boucher J. (en prép.). *Caractéristiques hydrobiologiques et poussée phytoplanctonique observées dans l'upwelling de la région Cap Corveiro - Cap Blanc (mars-avril 1975)*.
- Haury L.R., Mac Gowan J.A., Wiebe P.H., 1978. Patterns and processes in the time spaces scales of plankton distribution, in : *Spatial patterns in plankton communities*, edited by J. Steele, Plenum Press, 277-327.
- Herbland A., Le Borgne R., Voituriez B., 1973. Production primaire secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie, *Doc. Sci. Tech. Océanogr. Abidjan*, 4, 1, 1-75.
- Laurec A., 1979. Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine, *Thèse Doct. État, Univ. Aix-Marseille*, 405 p.
- Martin A.G., 1976. Étude de la matière organique particulaire. 1. En zone d'upwelling : côtes du Sahara Occidental; 2. En zone tempérée : baie de Morlaix, *Thèse Spéc., Univ. Bretagne Occidentale*, 146 p.
- Minas H.J., Codispoti L.A., Dugdale R.C., 1978. Nutrients and primary production in the N.W. African upwelling region and a comparison of this system with upwelling off Peru and Baja California, *Symp. Canary current upwelling and Living Resources*, 1-35.
- Peterson J.W., Miller C.B., Hutchinson A., 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone, *Deep-Sea Res.*, 26A, 467-494.
- Scor-Unesco, 1968. Zooplankton samplings, in : *Monographs on oceanographic methods*, edited by Unesco, Genève, 174 p.
- Trinast E.M., 1975. Tidal currents and *Acartia* distribution in Newport Bay, California, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 3, 165-176.
- Wash J.J., 1977. A biological sketchbook for an eastern boundary current, in : *The Sea*, edited by E.O. Goldberg, I.N. Mac Cave, J.J. O'Brien and J.H. Steele, John Wiley and Sons, New York, 923-963.
- Wroblewski J.S., 1980. A simulation of the distribution of *Acartia clausi* during Oregon upwelling, August 1973, *J. Plankton. Res.*, 2, 1, 43-68.

Annexe n° 8 : 1987, Daily and Seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front.

**Daily and seasonal variations in the spatial distribution  
of zooplankton populations in relation to the physical structure  
in the Ligurian Sea Front**

by J. Boucher<sup>1</sup>, F. Ibanez<sup>2</sup> and L. Prieur<sup>3</sup>

1 : Département Etude Oceanique, Centre Océanologique de Bretagne  
BP 337, 29273 BREST CEDEX, France

2 : Station Zoologique, BP 28, 06230F VILLEFRANCHE SUR MER, France

3 : Laboratoire de Physique et Chimie marines, BP 08, 06230F,  
VILLEFRANCHE SUR MER, France.

**ABSTRACT**

The results are presented from five hydrographic and biological surveys at different seasons across the Ligurian Sea front, using horizontal continuous measurements and vertical profiles. The vertical circulation across the front is described, and two divergences and one convergence are identified as permanent features from data. The key is given to find their location for each survey. The spatial patterns of 14 zooplankton taxa along the transect are established using variance analysis, principal component and correspondence analyses. The spatial distribution of each taxon is related to the physical structure, and the convection cells evidenced by the scheme appear as different biotopes. The daily variability of the spatial distributions is negligible compared to the annual variability. Distinctions are made between coastal species always inhabiting the peripheral (coastal zone) and others with distinct coastal, frontal and offshore distributions varying with the season. For the latter species the frontal zone is a preferential biotope during their seasonal growth period. Consequently the accumulation of organisms near the convergence cannot be created by only the dynamic causes. The role of biological processes in the observed distributions is discussed.

## 1. Introduction

The Ligurian Sea is the northeastern part of the Western Mediterranean Sea bounded by the French (Provence, Corsica) and Italian (Gulf of Genova) coasts. The general description of the physical structure and circulation was recently brought up to date by Bethoux and Prieur (1983). In this area, the permanent cyclonic circulation is well documented from numerous hydrocasts (Gostan, 1967, 1968 ; Stocchino and Testoni, 1977) and from monthly averaged values of areas 20 x 54 km where the hydrological parameters have been sampled from 1950 to 1973 (Nyffeler, Raillard and Prieur, 1982). The Ligurian current (Fig. 1) flows along the coast inside a strip about 30 km wide and 150 m deep with an yearly average transport of about  $1.4 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  (Bethoux et al., 1982).

From 1978 to 1980 the Pros III, Pros IV and Prolig cruises were made in late winter-early spring to observe the small scale structure offshore from Nice and Monaco. From horizontal surveys, a haline density front was always found. The surface front exhibits numerous meanders, but its main orientation is along shore. It separates the seaward central water mass from the inshore Ligurian Current. Three main hydrographic zones were defined in winter-spring (Prieur, 1979, 1981 ; Prieur et al., 1981).

(1) A coastal and peripheral zone, governed by the Ligurian Current.

(2) A frontal zone identified by a rapid horizontal change of

density which increases seaward.

(3) An offshore central zone, where the surface density is high, close to that of the Levantine water, and stratification is weak.

The well-known Levantine water, high in salinity and temperature, flows slowly between the 400 and 600 meters depth below the Ligurian Current in the same southwestward direction offshore from Nice. Thus, the surface frontal zone is the intersection at the surface of an inclined frontal layer which is about 300 meters deep near the coast.

The relation between the physical structure and the spatial distribution of phyto- and zooplanktonic biomasses were also studied. The highest values of chlorophyll biomasses were localized in the marginal part of the central zone where the stability and nutrient-rich conditions should have enhanced the primary production (Prieur, 1981 ; Thevenot, 1981). In the same way, spatial patterns of zooplankton populations were related to the physical structure. These patterns can be explained for some populations (Calanus helgolandicus, Euchirella rostrata, Pleuromamma gracilis, Cavolinia inflexa) by an interaction between biological behavior and dynamic aspects of the environment (Boucher, 1984).

These results gave the first information on the spatial distribution of the planktonic populations in the Ligurian Sea, which is neither a continuum nor a random succession of patches. The frontal water masses appeared as particular biotope favouring

the development of some groups of organisms. However, these results were established in early spring, a season when the frontal structure is well formed in the surface layers, so the following questions remained unanswered: what is the evolution of the physical structure during the year and its impact on the spatial distribution of planktonic populations throughout their annual cycle? Are such distributions characteristic of the other planktonic populations inhabiting the area? The present study (the Pretrophos program) was planned in order to answer these questions.

As in the earlier studies, continuous records of the physical parameters and associated zooplankton populations were made along a transect crossing the frontal structure. But in addition, the records were duplicated within short time intervals (<5h) and were made at different seasons to estimate both the reproducibility of the fine scale spatial distribution and its evolution throughout the year. The extraction of meaningful information from this considerable amount of data requires mathematical analyses to classify the variance sources and identify the connections between the physical and biological structures. The relations between these two structures vary with season and, therefore, a scheme of the frontal circulation, based on all the physical and biological data, is described and used as a physical framework for the interpretation of the observed changes in the spatial distributions of the zooplankton populations.

## 2. Survey method, instrumentation and data reduction

a. Strategy and data acquisition. Continuous measurements were

made at the surface and along a NNW-SSE axis from the coast to 54 or 63 km offshore. The bathymetry of this axis varied from 300 to 2400 meters. The whole of the Ligurian Current and the frontal structures were traversed on each transect. On each survey, two transects, one seaward and one shoreward, each of about six hours duration, were made aboard N.O. Korotneff in order to estimate the short temporal and spatial variations. A survey was made each month from June 1981 to late March 1982, to evaluate the seasonal variations of the physical and biological structures. Only the five surveys involving both physical and biological measurements (PBM) and zooplankton records (ZR) are reported here. The September, October and December 1981 surveys, without ZR, could only be considered in relation to the general results obtained by a complete data processing of the five other surveys (see Table 1). The July survey, shortened by bad weather, was not used.

The PBM included temperature (T), salinity (S), total scattering coefficient (b) and in vivo chlorophyll a fluorescence (F). Two instruments were towed together at the same constant depth (between 3 and 7 m) and speed (about  $2.5 \text{ m.s}^{-1}$ ): an in situ LPCM prototype probe measuring T, b and pressure P (as depth  

---

LPCM : Laboratoire de Physique et Chimie Marines. Brevet ANVAR  
n° 79 175 35.

---

control), and a CORA artesian well pump. The seawater was pumped at a flow rate of  $1 \text{ l.s}^{-1}$  via an opaque plastic hosing (1.9 cm internal diameter) into a 5 l debubbling tank and then split into three parts : (1) to a modified Guildline Autosol 8400

salinometer ; (2) to a Turner Design model 10 fluorometer for the measurement of chlorophyll a fluorescence ; (3) to an overflow pipe. The analog voltages for T, S, F, b, P were simultaneously sampled every 20s (i.e: one measurement for 50 m. horizontal distance at 2.5 m/s). In the first second of each sequence, all the voltages were sampled ten times and converted in 12 digital bits. The 19 remaining seconds were used to calculate the means and to print , plot and record on the tape of the desktop computer and to await the next sequence.

The final resolution for T, S, b, F, P was 0.01 °C, .005,  $0.005 \text{ m}^{-1}$ , 0.01 relative units and 0.05 m respectively. After calibration, the accuracy of the data was equivalent to about twice the resolution. The density of seawater  $\rho$  was calculated, using the Unesco (1981) formula, from T and S.

A high correlation was observed between b and F in the studied area (Fig. 2), except occasionally in the coastal zone (which may have contained terrigenous particles with a specific scattering different from that of biogenic particles and phytoplankton). Measurements of b are only sensitive to scattering by particles smaller than 20  $\mu$ . Moreover, numerous data obtained in the same way from earlier cruises (PROLIG, PROS) also exhibited an approximate linear relation between chlorophyll a concentration and the total scattering coefficient. The relationship, which was valid for daytime sampling as well as for night-time was:  $\text{Chla} (\text{mg. m}^{-3}) = 4 \text{ b} (\text{m}^{-1})$ . No significant influence of daylight on phytoplankton fluorescence was observed using the described system. A further test of the validity of this relationship was made on March 29, 1982 using 21 samples of seawater analyzed for

Chl a content by the spectrophotometric method (Lorenzen, 1967). The results suggest that the algal biomass can be estimated in terms of  $b$  or  $F$ . Absolute values in terms of chlorophyll a, not of fundamental interest here, may be found roughly by the above relationship or from Figure 2.

ZR were obtained simultaneously from the same depth as PBM with a Hai pump sampler. The animals were collected by a modified high speed Hai sampler. In addition an inboard peristaltic pump continuously delivers the animals from the net collector to the ship's deck. Each sample corresponds to five minutes of pumping (i.e. 770 m horizontal distance at 2.5 m/s). The sampling system was described by Boucher (1984). When appropriate, PBM were averaged over five minute intervals for comparison with the ZR.

On the day after the continuous surface measurements, six vertical profiles were taken at six stations, each nine kilometers apart, along the same transect. These stations have been visited every fifteen days since October, 1981 as part of the hydrographic survey program (PROS VI) of the Ligurian current. The nearshore station was located 5.5 km from the coast. Each 0-800 m hydrocast, 40 minutes long, measured temperature and salinity using a high precision Guildline 8705 CTD probe and was followed by a 0-80 m profile of  $b$  and  $T$  by means of the LPCM probe. The vertical speed of probes,  $0.6 \text{ m.s}^{-1}$ , was sufficiently high to prevent distortion of each profile by internal waves as shown by Mackas and Owen (1982). Possible distortion could exist in the comparison of the levels of  $b$ ,  $T$  or  $S$  isolines. However

such a distortion should be limited. Other data, obtained in a fixed location by short time repeated casts in the same area, had shown that the amplitude of internal waves is less than 10 metres in the upper layers of the Ligurian Sea. The sampling rates corresponded to a 1.5 meter resolution for T and S after processing on HP 85 calculator and a 2.5 meter resolution for b on HP 9825. The hand drawn isolines of T, S, b of each vertical section (e.g. : Fig: 5,6,7) helped to understand and interpret the structure observed in the surface tow surveys. Dynamic calculations (not presented here) show that the Ligurian current was traversed totally by each survey and that the transect always ended within the central zone where the mean baroclinic flow is zero.

b. Zooplankton analysis. Counts of the organisms were made on aliquots ranging from 1/2 to 1/8 of the sample such that 500 to 1000 individuals were identified. The counts were all converted to number per  $m^3$ . More than 60 taxonomic categories were identified in the 695 samples made during the 10 transects. Copepods were the most abundant organisms in the samples. Most of them were identified to species and for the dominant ones (according to frequency and numbers), adult and copepodite stages were separated. An exception was made for the genus Clausocalanus for which specific determination involves fine measurements of female seminal receptacle and basipodal spines. Clausocalanus were divided in three classes A, B and C according to decreasing size. The most frequent species were C. farrani and C. lividus for the class A, C. furcatus for class B and C. paululus for

class C. The later includes also copepodite stages of the former classes. The number of samples per transect, major taxa and mean and standard deviation of their abundances, are summarized in Appendix I.

c. Mathematical treatment. The whole data base consists of a chronological series of 50 to 70 samples obtained from each of ten transects. The analysis of the data included two independent procedures.

In a first step, within each transect, each spatial series was smoothed in order to reduce the noise of the log-transformed counts of organisms. Then PCA were made for each of the ten transects to reduce the number of independent variables. The number of the retained components was fixed by their relative variance (the first two reached more than 90 % of the total variance). In this reduced space the determination of groups of taxa was based on a semi-objective method described below. For each group a composit variable, named the pattern variable, was formed according to the cumulative abundance of the taxa which strongly contributed to definition of the group.

A grand PCA applied to the pattern variables of the ten transects allowed recognition of nine distinct new groups principally defined by the spatial distribution of the taxa, whereas the seasonal variation had a negligible influence.

The choice of PCA among other techniques is argued in the general discussion. The technique of smoothing and the method of determination of groups and pattern variables are described below.

A variance analysis of the coded distance of each of the nine

groups to the coast indicated the relative importance of the source of the time-space variations.

In a second step, correspondence analysis was then performed to directly analyse the relationships between zooplankton abundancies and hydrobiological structures. Simultaneous records of physical and biological parameters gave a reference which was independent of the geographical reference. The geographical position of the structures could shift between two records whereas the spatial distribution of populations would remain stable in relation to the dynamic structure. The records were segmented into six different physical zones. The ordination by the correspondence analysis of the biological variables allowed identification of the spatial distribution of the species, which showed seasonal variations related to the physical zones.

The precise description of the behaviour of the different taxa showed complementary results with those of the first step of analysis (PCA ).

#### Extraction of trends by smoothing techniques

The "high low mid points" method was chosen for the smoothing of the zooplankton abundances (Ibanez 1983, 1984). This technique, which is often graphically applied in economics, does not imply an a priori causal hypothesis such as is the case with approximations by a linear or polynomial model or by the moving average techniques. With the high low mid points techniques, the trend is the locus of the points which are equidistant to the inferior and superior envelopes of the original curves (Fig. 3a). These two envelopes join the turning points which are values

greater or less than their two neighbours. Such a technique conserves the low frequency below 0.2 cycles per sampling unit (Ibanez, 1983) such that periods smaller than of five successive observations (25 min. or 3750 m of record in this work) are eliminated. In addition all the measurements are conserved.

A comparative study of the results of two principal component analyses (PCA) on the smoothed abundances and the original transformed data, gives the following main properties (Ibanez 1983).

(1) The means of smoothed data are less than means of the original data and the variances are more homogeneous.

(2) The correlations between variables are also higher.

(3) The total variance extracted by the first principal components increases.

The spatio-temporal contiguity of the observations is more emphasized in the first factorial plane of the smoothed data than of the original data.

#### Reduction of number of the variables by PCA

The biological descriptors are defined as the set of abundances (50 to 70 samples) recorded on each outward or inward shiptrack for the same taxa. For instance, for the descriptor Acartia, the seaward record in November is distinct from Acartia collected during the inward record at the same time.

The principal component analysis (PCA) of the 695 observations with all the 98 identified descriptors could give a condensed

representation of the data, but the number of items is so large that visualization of the proximities on the factorial planes would be very confusing.

The number of biological descriptors was reduced by grouping them according to similarities in the abundance gradients along each seaward or landward record, by PCA analysis.

PCA was made on the variance-covariance matrix in order to preserve the biomass differences, namely the seasonal variations. Only the first two principal axes were considered because their corresponding cumulated percentage of variance exceeded 92%.

Many authors presented very simple classification methods based on the elements of the first latent vectors: Chardy and Leguen (1971) defined groups by considering the signs of the elements for the first three axes; Lefkovitch (1976) used the same procedure for the cluster of objects (after Principal Coordinates Analysis), starting from the scores of the components; Cassie (1967), Cassie and Michael (1968), Margalef and Gonzalez-Bernaldez (1969) classified the species according to the principal component for which they have the largest absolute correlation value. Each of the primary groups can be subdivided according to the second important component and so on.

Taking into account only the first two axes, we used here a technique derived from the above principles: the latent vector matrix was rearranged in descending order of the elements of the first vector. At this step several groups were extracted considering the maximum absolute values for the rows (species). Since for every PCA the variance of the first axes was repeatedly much larger than for the second, we then looked for an eventual

obvious discontinuity in the ordered elements of the second vector. If there was any ambiguity, the groups were not subdivided or some species were considered as intermediates. This procedure is not an entirely objective method, but even a numerical classification method is based on some arbitrary concepts. The separation of groups was very easy here because the number of species did not exceed 12 for each transect.

These ten PCA led to a set of new descriptors called pattern variables, which were the cumulative abundances of the members of each taxon within each defined group. For instance, the landward record in November contained 12 biological descriptors and 52 samples. The PCA separated three groups which are the three pattern variables

PV13 : Dithona, Acartia, Centropages

PV14 : Clausocalanus A, B and C

PV15 : Temora, Candacia, Corycaeus, Euterpina, Cladocerans, Chaetognaths.

In considering the trends of the biological descriptors, the abundance profiles of the descriptors within the same group were almost identical (Fig. 3b). Thus, only three cumulated pattern variables were retained instead of the twelve original descriptors (Fig. 3c).

An exhaustive presentation of the results of these ten PCA would lead to a very long development and is not reported on this paper. These individual PCA have been only used to define condensed new variables, the so-called pattern variables, which are listed on table 2. A global PCA of these 39 pattern variables

was then performed to give a general picture of the spatial distribution throughout the year.

### 3. Results

a. Physical and biological structures. The physical results ( $T, S, \rho$ ) agree well with the conceptual scheme, discussed below, of the permanent physical and biological structures. Moreover, the physical structure provides a logical background to explain the spatial and seasonal variations of algal biomass ( $b, F$ ). The scheme (Fig. 4) is based on the likely vertical circulation across the Ligurian current which flows along the coast. Several circulation cells are identified which are compatible near the surface with the observed density and biomass fields. Different key points are then defined and found for each survey to demarcate the physical zones which will be used for the interpretation of the zooplankton distributions.

The scheme and the method of choosing the key points are presented using, almost exclusively, the data from November 3rd, 1981 as an example for both brevity and clarity. Only the possible theoretical basis of the scheme is then evoked. A further interpretation of all the available physical, chemical and biological data from similar cruises will give more details using dynamic explanations not presented here.

#### The density field

The potential density field (Fig. 5 and 6) remains similar throughout the year though the absolute density may change (Fig. 4b). An onshore to offshore transect survey successively crosses

the low density  $\rho_1$  peripheral zone, the frontal one, and the high density  $\rho_2$  zone. The mean horizontal density gradient  $\rho_2 - \rho_1$  is high in the frontal zone and weak in the other two. The boundaries between the peripheral and frontal zones, so called PF, and the frontal central one, FC, are easily determined from the graph of  $\rho$  versus horizontal distance,  $x$  (Fig. 4a). However the graph of figure 4a is diagrammatic. Occasionally the peripheral and central zones were not horizontally homogeneous in density; for example in June and November seaward transects. Slight gradients or local variations of density could occur. The ambiguity was clarified after considering the horizontal T-S diagram. Indeed, in such cases, the trend of the line corresponding to the transect was found to change inclination in reference to isopycnal lines. PF and FC were then set here, when density was sufficiently low (PF) or sufficiently high (FC). The distances from the coast of these two key points vary from day to day and with season. Typically, the width of the peripheral, frontal and central zones are 10 to 20, 1 to 20 and 60 to 110 km respectively. The central zone extends to about 130 km from Nice. Beyond this zone, the SWNE current along the northern coast of Corsica is encountered (Bethoux and Prieur, 1983).

Inside the central zone, the deep density  $\rho_0$  at depth  $z = 200\text{m}$  is always  $1029.10 \text{ kg.m}^{-3}$ . The density difference  $\rho_0 - \rho_2$  is typically 1 to 3  $\text{kg.m}^{-3}$  in summer and 0 to 0.15  $\text{kg.m}^{-3}$  in winter. The horizontal difference in density,  $\rho_2 - \rho_1$ , near the surface and across the front is larger in summer (.6 to 1) than in winter (.2 to .4). As the frontal zone is tilted with depth, the broadness of the coastal zone decreases with depth. The mean

slope of the frontal isopycnal lines is lower in summer (0.3%) than in winter (1-2%). Such structure in the density field indicates the presence of a geostrophic current flowing southwestward along the coast. The current speed is as high as  $40 \text{ cm.s}^{-1}$  at the surface and decreases uniformly as depth increases (Bethoux and Prieur, 1983). Between 200 and 300 m, the current flows to about  $5 \text{ cm.s}^{-1}$  and then decreases further to  $2.5 \text{ cm.s}^{-1}$  in the Levantine water below. Inside the central zone the mean geostrophic current is zero for all depths.

The vertical circulation: scheme and other key points.

Non-similar vertical distributions of T and S (Fig. 7), T-S diagrams (Fig.8) and the heterogeneous horizontal and vertical algal biomass distributions when compared to the density field (Fig. 5 and 6) suggest a vertical circulation linked to the front and Ligurian geostrophic current.

The almost permanent features exhibited by the vertical sections were a folding of the  $\sigma_t$  isolines roughly along the isopycnals and a doming of the densest isopycnals in the deep central zone.

The doming is not apparent in surface (Fig. 6). However note the clear doming of the 38.50 S isoline at the station 23 miles from the coast (fig.7). In addition, in the 7 meters deep horizontal transect, the absolute maximum of density (1029.63) and minimum of temperature (14.99) were found near the same station. This location is marked D2 on the corresponding T-S diagram (Fig. 8). Offshore of this location, density and temperature were found to be almost horizontally homogeneous and

close to 1029.60 and 15.20 respectively, values significantly different from the extrema. For the surveys other than the November return, which is the only one detailed here, water with high density and marked underlying T-S characteristics was also encountered in the central zone near the limit of the frontal zone. Accordingly it is thought that a deep divergence, named D2, brings underlying water to the surface near this limit.

By pursuing the interpretation of results in terms of vertical circulation, the fold could be generated by a local system of divergence (D1) and convergence (C). Indeed water deeper than 70m was almost devoid of particles (low b), but at the station 8 miles from the coast low b isopleths were locally uplifted by almost 30 metres (Fig. 5 and 6). Beneath, the relatively high values of b, in reference to the depth, may have been advected down from the adjacent surface biomass found between the station 13 and 18 miles. The 7m depth horizontal transects on March 3 and November 3 confirmed the patterns of b interpolated by eye from the vertical profiles; particularly the low b area between the stations at 8 and 13 miles.

Note that such a folded pattern is not detected on the T or S fields as represented by Figure 7. However the T - S diagram for the station at 8 nautical miles off the coast exhibits between 50 and 200m some interleaving layers which were not drawn with details on this figure, and which could correspond to quasi-isopycnal advections. Due to the spacing interval and the handdrawn interpolation between stations, the minimum of salinity at 38.25 does not appear near the surface on Figure 6, but appears clearly

(Fig. 8) on the T - S diagram of the horizontal continuous measurements. A local maximum of density, marked D1, appears also on this diagram. We think that the centre of the convection cell D1-C was occupied by the less salty water, which originated from the previous winter. So the upward tongue-like aspect of this water which is observed and maintained throughout the year could be explained by a vertical circulation around the tongue.

The authors are fully aware that the preceding arguments from the interpretation of the Pretrophos data are not actual proofs of vertical or isopycnal advections. However, similar folds and doming were observed in March 1980 and May 1982, and also in concurrent oxygen and nitrate measurements. Inside the downward part of the fold, nutrients were low as they had been consumed by phytoplankton and oxygen high, and inside the upward part, then above the deepest maximum of biomass, oxygen was as low as and nutrients as high as in subjacent waters below 100m near the coast. If isopycnal advection is not retained, it would be difficult to explain why, in a stratified field, the high nutrient content of a well illuminated zone in the water column is less utilised than 30 meters below where illumination is poor. In this area the one percent light level is generally found between 40 and 60 meters depth (Prieur 1973). Again in March 1980, a narrow band only 1km broad with very high nutrient content and oxygen undersaturated water was found on the surface along the front and close to the limit of the frontal zone. No doubt can be retained on the deep origin of the water encountered there. These peculiar distributions are well explained by the quasi-isopycnal advections. As already announced, this will be

detailed in a further paper.

Given the isopycnal slope (0.3% to 1.5%) and the proximity of D1 and C in depth near the fold (about 30m), given the small horizontal dimension in surface of the divergence D2, only very close stations (3 to 10 km apart) and vertical and horizontal PBM could show the existence of such inclined advectons. This may explain why such a scheme of vertical circulation near a front has not yet been described.

For each of the ten transects under study, the key points D1, D2, C were chosen by examining the corresponding figures 5 to 8, with in addition the horizontal distributions of T, S and density. From vertical sections, the b fold gave a first indication on the isopycnals concerned with D1 and C. Then T-S diagrams and vertical sections of T and S led to fix D1 on the horizontal transects where a local maximum of density or marked underlying water properties was encountered. The convergence C was fixed in the transect at the corresponding horizontal gradient of salinity or density found in the lower part of the fold. On the T-S diagram (Fig. 8) C was put at the beginning of the horizontal part of the transect line. Finally D1 was chosen near the absolute maximum of density where the absolute maximum of S or minimum of T, depending on the season, was encountered. Divergence points were not systematically chosen at the local maximum of density which could be insignificant, but could be shifted where the underlying water properties were most marked. That was made on the basis that a divergence is not necessarily marked by a doming of isopycnals in the inclined field of density

(Bennett 1986) if diapycnal flow is assumed weak.

This scheme is concerned with the vertical circulation only in the surface layer. The deep closures of the circulation cells are not precise through lack of information from any tracer, biological or otherwise. The estimation of the depth of the origin (ZD1 and ZD2) of the upwelled waters by divergences may be made supposing that the advection lines are close to the isopycnals. Typically ZD1 and ZD2 are 50 m and 100-200 m in summer, and 100-200m and 500-800m in winter. The origin depth is of great biological interest because nutrients, which enhance algal growth rates, can be advected into the well-lit layer from depth, but only if the source is sufficiently deep (e.g.: > 150 m). Moreover, some stratification, inhibiting deep and quick convection, is required to allow algal growth as a result of nutrient enrichment. Thus, the location of the biomass maximum is dependent on the intensities of the two processes: enrichment by the divergences, and stratification beside the divergences (Legendre, 1981). Accordingly, favourable locations are found in different parts of the explored transects. The biomass maximum is found in the continuous surface records between D1 and C in early winter, inside the so-called marginal zone between C and D2 in spring when the value of Chla is  $5 \text{ mg.m}^{-3}$ , and beyond D2 (e.g. November 1981) in the summer and fall when the stratification is high and the isopycnal slope is weakest. No more detail about the distribution of algal biomass is given here. This brief presentation has been made to point out that the maximum food of grazers is linked closely, though with seasonal and spatial variability, to the physical structure as defined, not in terms

of temperature and salinity, but by unknown vertical advection speed and stratification.

A peculiar zone is noted in Figure 4 close to the coast where the light scattering coefficient  $b$  is sometimes high. This zone is called the coastal zone as it is influenced by rivers and coastal discharge. Its offshore limit LC is determined from the horizontal distributions of  $b$  and sometimes  $T$  and  $S$  or  $\rho$ , when the river discharges are occurring. A possible convergence  $C'$  should close the convection cell from  $D1$  to the coast.

In fact the key point  $D1$ ,  $D2$  and  $C$  are neither points nor alongshore lines, but are alongshore bands of variable width. Finally, five zones are identified from PBM and used to interpret  $ZR$  with respect to the cross frontal component  $u$  of the current, which is one order of magnitude less than the alongshore component  $v$  of the Ligurian current and is taken as positive seawards. These zones are coast-LC ( $u > 0$ ), LC- $D1$  ( $u < 0$ ),  $D1$ - $C$  ( $u > 0$ ),  $C$ - $D2$  ( $u < 0$ ) and the  $D2$ -end of transect and beyond into the central zone.

#### Discussion of the scheme

Such a scheme of vertical circulation is a rather crude image of the actual structure. The vertical circulation is not strictly two-dimensional. Moreover, meanders of the front exist (Prieur, 1981) and at times are visible by satellite imagery (Crepon et al., 1982). Thus, in one transect the marginal zone  $C$ - $D2$  may be totally or partially crossed more than once which explains why two points  $C$  and two points  $FC$  were found in March 29, 1981 (Table 1). Clearly the scheme has to be considered as a vertical

section across a complex three dimensional structure, not necessarily a plane section but possibly a broken section. The scheme is thought here as a heuristic simplification of the actual vertical circulation to study the possible influence of the physical structure and the associated field of the phytoplankton biomass on the distribution of zooplankton.

Without giving the theoretical foundations, we recall that the cross frontal, vertical circulations have already been studied by some authors for fronts that are buoyancy driven (Kao, 1980; Tang, 1982, 1983). They treated the problem in a semi-geostrophic approximation, taking into account the vertical or lateral friction in the frontal zone. Divergences and convergences should be caused by Ekman layers near the front which induce a vertical ageostrophic circulation in a similar way to a coastal upwelling. Both the Kao and Tang models predict a convergence inside the frontal zone, especially the former, and one divergence inside the central zone near the front (Tang) or inside the peripheral zone (Kao). But neither could predict both divergences identified by our measurements. However, in a three dimensional numerical model, James (1984) found that the existence of a one or two cells of vertical circulation in the front of the Norwegian coastal current crucially depends on assumptions of vertical variations of eddy viscosity and buoyancy diffusivity. These authors found vertical velocities of between 8 and 80 meters per day. Since the doubling time of algae is typically one day, such vertical circulation can enhance production by influx of nutrients into the photic zone, and also

downwell a fraction of the biomass formed in the surface layer. The interpretation of the fold of the b isolines in terms of inclined advections is thus plausible, even though b is not a conservative property.

In other respects, the high winter slope of the inclined isopycnals and the meanders of the front are compatible with dynamic instabilities. The barotropic or baroclinic nature of these instabilities is not yet well known though more information exists on the baroclinic mode (Gascard, 1978; Crepon et al., 1982). In each case instability drives vertical advections which are discontinuous in time and space. On the other hand Ekman layers should be continuous along the front, although possibly variable in thickness (Woods et al., 1977, Woods, 1980). In the present state-of-the-art and to the best of our knowledge, several dynamic processes should be studied to explain definitively the scheme established from numerous multiparametric measurements.

#### b. Biology

##### Faunistic aspects and spatial distributions

Some copepod species such as Neocalanus gracilis, Nannocalanus minor, Eucalanus spp., Euchaeta sp., Pleuromamma abdominalis and P. robusta show an increase in their mean abundances between seaward and return records (from zero values to some ten individuals per  $m^3$ , see appendix 1). At the time these species were present in the area, they were only sampled at night during the return record. Night and day variations of abundances are explained by diurnal vertical migrations which are well known behaviour for such species (Mazza, 1963, 1968; Hure

et al., 1974). Other taxa as Pteropods (Cavolinia inflexa) and Euphausiids (Furcilia and adult stages) also show increasing abundances by a factor of two at night. All such taxa were not considered for the multivariate analysis.

Finally, 14 taxa were selected according to their mean abundances ( $>10 \text{ ind. m}^{-3}$ ), their frequent occurrence (presence in more than 1/3 of the total records) and the absence of evident diurnal vertical migration. These included : Calanus helgolandicus (adults and juveniles), Clausocalanus classes A, B and C, Temora stylifera, Centropages typicus (adults and juveniles), Candacia spp., Acartia clausi (adults), Euterpina acutifrons, Oithona spp., Corycaeus spp., Cladocerans, Echinoderm larvae and Chaetognaths.

For each taxon, abundances were plotted with respect to the physical features: density averaged on five minutes and dynamic structures (divergences, convergences, etc.) as identified before (see section 3b). Such diagrams were made for each of the 10 records in which the taxon was represented. The analysis of diagrams reveals seasonal differences of abundances for each species and, for them all, a patchy distribution along the transect (Fig. 9, 10 and 11). The spatial scales (normal to the coast) of the patch range from 4 to 7 km. Temora stylifera (Fig. 9) is an example of a coastal species. This species was only abundant during autumn and early winter (November-January). Its distribution is bounded by the first divergence D1 and is only found beyond this boundary in one transect, but with very low abundances ( $< 5 \text{ ind. m}^{-3}$ ). In November and January the highest abundances were recorded at the boundary PF of the peripheral and

frontal zones. This spatial distribution was conserved in March despite the low abundances observed at this time.

In comparison, Calanus helgolandicus was frequently observed in the offshore part of the records (Fig. 10). The highest abundances ( $450 \text{ ind. m}^{-3}$ ) were localized in the marginal and central zones near the deep divergence D2. The spatial pattern of this species is not as strictly conserved during the year as that reported for T. stylifera. Some individuals were sampled in the peripheral zone in winter, e.g up to  $80 \text{ ind. m}^{-3}$  in January and  $15 \text{ ind. m}^{-3}$  in March. But such samples contained only a small part of the total population.

The spatial distribution of Acartia clausi (Fig. 11) is more variable with season. For most of the records, peaks of abundance are observed at the beginning of the frontal zone up to the first divergence D1. That is particularly evident in spring (March-April) where the highest absolute abundances are observed. Nevertheless, other patches are also found at the end of the frontal zone near the deep divergence D2.

Thus, it is clear that the patchy distribution of these populations and their relation with the physical structure can be described from such plots. Such analysis quickly becomes tedious with increasing number of records and taxa, and more importantly it is too subjective and allows the introduction of personal bias in the interpretation. For these reasons alternative mathematical analyses were designed to allow general and unbiased treatment of the data. The treatments were designed according to the following guidelines: (1) definition of spatial patterns, (2) classifica-

tion of the variance sources such as time-space scales of observations (day and monthly variations), (3) investigation of the relationships between physical and biological spatial structures.

The general patterns of spatial distribution of the zooplankton populations.

The 98 descriptors (smoothed abundances for each taxa and time of record) are reduced to 39 pattern variables by the ten particular PCA performed on each record (see section 2c). The general PCA diagonalizes the variance-covariance matrix of these pattern variables. The extracted total variance by the two first components exceeds 90%, so that the identification of groups is easy. The correlations between the pattern variables and the two first components are summarized in Figure 12 (axis 1 : 78.7%; axis 2 : 11.5% of the total variance). Nine distinct groups are defined. The partition of the original descriptors between these nine groups is described in Table 2. A new pattern variable is associated with each of the groups. Its variation along a transect summarizes the distribution of the mean abundance of the whole group of included taxa. Changes in the spatial distribution between the groups is the dominant feature of the PCA and the groups are numbered from 1 to 9 according to the offshore extent of their highest abundance (Fig. 13). The first axis separates the groups with highest abundances at the ends (nearshore or offshore) of the transect, such as the 63 group, from those with highest abundances in the middle (e.g.: 66). The second axis divides the groups according to their nearshore (61, 62 and 65)

or offshore (67, 68 and 69) localization. The group 64, which is constituted by only one descriptor (Centropages typicus June, return record), is located near the origins of the axes. This descriptor shows three abundance peaks, one at the beginning, one in the middle and one at the end of the transect. Figure 13 exhibits the typical spatial pattern of the variables. For instance, the profile of Acartia for the November seaward transect (figure 11) most resembles the pattern of group 6. Effectively table 2 indicates that Acartia belonged to this group at that time.

Each pattern variable defines the actual spatial distribution of species at one date, rather than for a mixture of several transects.

According to these results, the groups are principally defined by the spatial distribution patterns of the taxa, whereas the seasonal variations of these patterns have a negligible influence on this ordination.

#### Ordination of the observations, relationship with physical structure.

The global PCA on the covariance matrix orders the 52 observations common to the ten records (Fig. 14). In the plane defined by the two first principal components, the succession of the zooplankton observations roughly draws an inverted letter Z characterized by four main inflexion areas (points 5, 8 to 14, 28 to 30, 36 to 42) and minor ones (points 16 and 17, 23, 43 to 46).

These turning points of the biological structure correspond to changes in the physical structure independently defined (Section 3.b) from the temperature, salinity, density and fluorescence parameters. A rough estimate allows the location of physical limits by their spatial references in terms of the running number of samples (see Table 1) and the calculation of their arithmetic mean for the year. The coincidence of the average position of the physical discontinuities with the turning points defined by the PCA analysis of the faunistic observations is shown in Figure 14. Each dynamic zone defined in section 3a, which corresponds to one convection cell of the physical pattern, contains one turning point of Z. The points 2, 5, 29 and 51 are inside the dynamic zones: onshore-LC, LC-D1, C-D2 and D2-EL respectively. The zone D1-C does not contain any turning point, but the maximum of abundance of the group 4 (Fig. 13). The absolute value of this maximum is too weak to induce a turning point through the PCA and the minor inflections of the Z (points 8-14, 36-42 and 16, 22, 43-46) correspond to the boundaries of the main physical zones (PF,FC) and those of the dynamic zones (D1,C,D2) respectively. Given the biological significance of the turning points, i.e. maximum or minimum abundances of the pattern variables, the changes in the faunistic assemblages along the transect are coincident with the locations of the convection cells.

In the issue of PCA, the taxa are classified according to their spatial distribution of abundances and the obtained patterns are related to the hydrobiological structures. In such an analysis seasonal changes appear as exchange of taxa between

spatial groups between seasons. However, the influence or importance of these variations are not easily estimated or interpreted.

A variance analysis was performed to test the possible spatial distributional changes with time.

Relative importance of the sources of the time space variations.

The classification of the taxa into the groups defined by the general PCA is summarized in Table 3. The data submitted to variance analysis correspond to the group numbers into which, for each transect, each of the 14 taxa were placed by the preceding PCA ordination. Groups were numbered consecutively according to the distance to the coast of the highest abundance of their contained data. Thus the numeration represents the spatial relationship of each group to the the shore.

The mean for each line gives an index of the localization of the maximum abundance along the transect through the year. The coastal species (Euterpina, Corycaeus sp., Chaetognaths, echinoderm larvae, cladocerans) have mean values less than those for taxa with offshore distributions (Dithona spp., Clausocalanus A., Calanus helgolandicus). Acartia clausi and Centropages typicus are located between these two groups. Coastal species are absent or rare in fall and winter whereas offshore taxa are found closer to the neritic area at this time.

The results of a variance analysis on this coding are summarized in table 4 (ANOVA with three variation sources: among taxa, among seasonal transects and among outward and return records).

The spatial distributions of the populations along the transect vary significantly with taxa and season but the variations between outward and return records are not significantly different on a yearly scale: e.g.: general trend of each biological descriptor was similar for both the seaward and return transects.

In addition the first interactions among the three variation sources are all significant. Thus:

(1) the spatial distribution patterns vary from one season to another but not in the same way for all the taxa;

(2) the differences between outward and return distributions are significant for taxa and season;

(3) for all the taxa considered together, the heterogeneity differs importantly between the daily and yearly scales.

In conclusion, the principal results of this ANOVA are the unsteady relationships between taxa on all time scales, the significant variations of the spatial distribution patterns according to the seasons and the negligible daily variations in spatial distribution in comparison to the variability over the whole year.

c. Relations between plankton and physical structure: seasonal variations. In order to define more precisely both the relations between spatial structure of the planktonic communities and the physical structure and their seasonal changes, an inertia analysis (principal component analysis of the correspondences) was chosen which allowed simultaneous treatment of these two

types of information.

The transect was segmented in six hydrodynamic zones. The peripheral zone was retained instead of the coastal zone (onshore-LC) because of the lack of physical knowledge about the coastal convergence C' and the similarity of samples in this area. The marginal zone C-D2 was divided into two zones respectively, neighbouring the convergence (C-FC) and the deep divergence (FC-D2). This partition emphasizes the role of the divergence as a boundary between the marginal zone and the remainder of the central zone. The original abundances of the taxa were separated in series corresponding to each dynamic zone for each record. According to the results of variance analysis (about the negligible daily variations), the outward and return abundances were averaged to obtain estimates of the abundance in each hydrodynamical zone and season. The six physical zones so defined and the number of relevant samples for each season are summarized in Table 5. For example, in June six samples were made in the peripheral zone during outward (3) and return (3) records; the mean abundance for each taxon in this zone is the sum of the abundances of each sample divided by 6. Fourteen times 5 biological variables should have been obtained, but, due to the absence of some taxa during entire transects (table 3), only 50 variables could be considered.

The ordination of the 50 biological variables for the six physical zones is shown in Figure 15 and 16 (axis 1 : 66.7%; axis 2 : 18%; axis 3 : 7.9% of the total variance). The second axis separates the coastal and peripheral zone EC-PF from the marginal zone (C-FC, FC-D2). The first axis separates the central

zone FC-D2 from the part of the frontal zone that is shoreward of the first convergence PF-D1 and D1-C (Fig. 15). The third axis separates the two zones bounded by the deeper divergence, i.e. the part FC-D2 of the marginal zone and the central zone D2-EL (Fig. 16).

The marginal zone corresponds to a well defined group in the three dimensional draft. This group is more similar to the group representing the remainder of the frontal zone shoreward of C than to the part of central one beyond the D2 divergence. The latter zone D2-EL appears isolated from the whole track. The first D1 divergence appears as a weaker boundary than the C convergence and the boundary PF of the peripheral and frontal zones.

According to this analysis, the zooplanktonic populations are divided into five distinct groups: (1) the so-called coastal populations found in the peripheral zone; the frontal populations divided into two sets dependent on whether they are distributed (2) around the D1 divergence from PF to C or (3) in the marginal part of this frontal zone C-FC; (4) the marginal populations found inside the D2 divergence FC-D2; (5) the central populations outside D2. Despite the continuity of the cross frontal water circulation in the marginal zone, the division of this area into two subzones is conserved as a result of the observed populations.

The five groups defined by the correspondence analysis are numbered 61 to 65. The 61 group consists of all strictly coastal taxa (echinoderm larvae, chaetognaths, cladocerans, Temora styli-

fera, Candacia sp., Euterpina acutifrons and Corycaeus spp.). In winter some taxa with spring or fall offshore distributions are represented in this group: Calanus helgolandicus, Clausocalanus, Centropages typicus and Acartia clausi. In the factorial planes the G1 points formed a "stretched cloud". The taxa with the highest abundances in spring are found at the extremities of the axes. The rare and winter taxa are closer to the origin. The G2 group corresponding to the frontal zone PF-C is more homogeneous. The component populations A. clausi, Oithona spp., and Clausocalanus C are more or less close to the peripheral and central zones depending on the season. This zone does not appear as an exclusive biotope.

The G3 group occurs between the convergence and the boundary of the frontal and central zone C-FC. This group is spatially more coherent. It is defined by the association in spring of C. typicus and Clausocalanus A.

The G4 group corresponding to the deep divergence zone FC-D2 contains most of the populations mentioned above but only in spring and summer. Only A. clausi and Oithona spp., ubiquitous species, were observed in fall in this zone.

The final group G5 distributed on the offshore side of the divergence D2 is characterized by Clausocalanus B and C in winter and Calanus helgolandicus in spring. The deep divergence appears as an impassable boundary for the migrating taxa such as A. clausi, C. typicus and Oithona spp.

This analysis allowed the definition of the spatial distribution of all the analyzed taxa and their movements throughout the year. With the exclusion of the coastal species,

all the populations showed a seasonal variation in the position of their bulk of abundance with relation to the physical zones.

In summary, there are three main physical regions from a biological point of view: the peripheral zone bounded by the frontal zone, the frontal-marginal zone bounded by the deep divergence and, to seaward, the central zone. For the zooplankton populations there are two main groups depending on whether they occur mainly in the same physical region (coastal populations) or vary from one region to another.

For the first zooplankton group the peripheral zone is an exclusive biotope; the first D1 divergence is an impassable boundary for the populations of E.acutifrons, Corycaeus spp., T.stylifera, Candacia spp., cladocerans, chaetognaths and echinoderm larvae. For the second group of populations, the frontal zone appears as their biotope in spring, the time of their highest annual abundance. At this time the group can be split into two parts, one restricted to the nearshore part of the frontal zone (inside the D1 divergence: Clausocalanus C, A.clausi, C.typicus) and the second in the marginal part of the frontal zone (Clausocalanus A and B, C.helgolandicus, Oithona spp.). In the other seasons, the occurrence of these populations along the transect (radial) corresponds to the part of the frontal zone which they inhabited in spring (e.g: the peripheral zone for A.clausi and C.typicus, D2 divergence and central zone for C.helgolandicus, Clausocalanus A and B and Oithona spp.). Only Clausocalanus C were observed in all the physical regions

throughout the year. It is not surprising, because this taxa is a composite one, including small species and copepodite stages of larger clausocalanidae species.

#### 4. Discussion and conclusion.

##### a. The aim of mathematical treatment.

###### Comments on PCA technique

Among the wide range of multivariate techniques, principal component analysis (PCA) was chosen, though it is restricted to the linear covariation of the variables (Gauch et al., 1977), because of its simplicity and stability. Indeed, PCA gives quite similar results for the ordination of zooplankton counts when different mathematical transformations are performed, the logarithmic form being the best model for a single transformation of all the variables (Ibanez, 1971).

Theoretically, inertia methods are not appropriate to the analysis of stochastic processes (in time and/or space) if the successive observations are correlated. However, since Cassie (1967), many authors have used PCA in order to define the interactions between variables and to ordinate samples. As contiguity in time (and space) is not taken in account by PCA, often the groups in the factorial space gather stations very distant in time and space unless the plankton community structure presents a very strong spatio-temporal autocorrelation (Mackas, 1984). The non conformity between ecological clustering in species space and in geographical space allows neither a clear identification of the discontinuities of the series nor the

detection of sequences corresponding to particular properties of the ecosystem. Several authors have proposed clustering methods with the contiguity constraint (time contiguity: Gordon (1973), Ibanez (1981,1982,1984), Legendre et al (1985); space contiguity: Lefkovitch (1978), Lebart (1978)). A simple technique for extraction of the general trend of each variable was employed here (Ibanez, 1984). By smoothing, high frequency noise introduced by sampling and counting variability is eliminated and the autocorrelation of the successive observations are reinforced. In the factorial space, instead of a blurred cloud of sample points, a continuous succession according to the time sequence is obtained.

Different questions arise from the set of PCA used to reduce the number of variables involved in year-round analysis. First, the determination of pattern variables, was based on a semi-objective method. Indeed this procedure limits the validity of further interpretations; but no classification technique can be considered independent of some arbitrary decisions.

Secondly, because the groups were defined by their spatial distribution, seasonal variations were difficult to interpret. A coding of the spatial group according to their distance to the shore permitted the variance analysis. This led to emphasis of the significance of the seasonal variations. One of the first positive result was that plankton distribution did not differ significantly among daily replicate records in comparison to seasonal variations throughout the year. This test of reproducibility of the records for small time duration was

important (Ibanez 1976) considering that effects of vertical distribution were neglected by discrete horizontal sampling. Note that such daily stability has already been mentioned (for March) in relation to the spatial structures of zooplankton (Boucher, 1984), phytoplankton (Thévenot, 1981) and physical field (Prieur, 1983).

Thirdly, non linear relationships between variables are not taken into account by the PCA model. Thus the particular shape of the line joining the observations after the grand PCA, could reflect an artificial structure. However in this case, considering to the number of turning points actually corresponding to physical changes, only an improbable coincident set of artifacts could explain such pattern. Nevertheless a second independent analysis was performed in order to characterize these relationships. The precise description of the seasonal and spatial pattern of the different taxa by the correspondence analysis showed complementary and not contradictory results in connexion to those obtained by the PCA treatment.

#### b. Origin of the defined spatial pattern

##### Role of the dynamic features

For each season, zooplankton populations are segregated precisely according the discontinuities of their environment. Statistically zooplankton populations can be grouped into communities defined by their spatial distribution in relation to the physical structures. The limits of distributions of these communities are well defined by the vertical movements of water (divergences D1 and D2, convergence C). Nevertheless, these dynamic structures

are not always impassable boundaries for the populations. Seasonal variations are also superimposed on this scheme. All the analysed populations inhabit a territory defined by a particular physical zone; but most of them (except the strict coastal species) are not restricted to the same water mass all year long. For these species, their environment (i.e. water mass) changes with the considered phases of their biological cycle. For example C.typicus and A.clausi are coastal species in fall and winter; inhabit the frontal zone (neighbouring the first divergence D1 for A.clausi) in spring, their annual peak abundance period; and are found near the deep divergence D2 in summer. Dithona spp. and Clausocalanus A and B exhibit their highest spring abundances in the deep divergence and marginal zones, respectively. These latter species are never encountered in the peripheral (coastal) zone.

The spatial patterns of the populations change according to species and season despite the fact that the general physical structure of the Ligurian front is conserved. The vertical cross-frontal circulation is permanent, but variable in intensity, throughout the year. The inclined advections are probably weakest in summer and autumn and strongest in winter, depending on whether the stratification and related slopes of the isopycnals are high or low respectively. Their intensities are intermediate in spring. If the accumulation of zooplankton was only dependent on hydrodynamic features (e.g.: convergence speed), the maxima of abundances along a survey would always be observed inside the frontal zone, especially in winter. In actual fact, these maxima

are found there only for some species and in spring, the season of their maximum growth and that of maximum algal biomass. Furthermore a species exhibits changes in its response to the seasons, despite the conservation of dynamical factors throughout the year. In addition, all species do not exhibit the same abundance distribution although their morphological characteristics and swimming capabilities are similar. In particular, as mentioned for the area studied here ( Boucher, 1984), this second set of data confirms that copepods with similar morphology (e.g.: Centropages typicus and Temora stylifera for instance) do not respond in same manner to the same dynamical environment. For these reasons hydrodynamical features are insufficient to explain the observed distributions. Other ecological requirements and behavior are involved.

#### Biological processes at the yearly scale

The strict coastal species (echinoderm larvae, chetognaths, cladocerans, Euterpina acutifrons, Candacia spp., Corycaeus spp., and Temora stylifera) never occur beyond the first divergence (D1) whereas Acartia clausi and Centropages typicus are encountered throughout the area studied. The annual peak of density of all these species appears in the same season as observed in the Bay of Villefranche (Seguin, 1981); Although, relative to the Bay of Villefranche, strict coastal species are less abundant along the transect and the Acartia-Centropages group, localised in spring in the frontal zone is more abundant. Less strict ecological requirements could explain survival of the later group when entrained away from the coastal system, allowing

them to multiply when they encounter seasonally favourable conditions far from shore.

In contrast, the role of seasonal vertical migrations is obvious in the variations observed for the other taxa.

Calanus helgolandicus adults appear in January (1 to 15 ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ ). In spring, cohorts with dominant C4 and C5 are localized in the frontal area. This biomass (up to 500 ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ ) disappears in May (unpublished results from 1982 TROPHOS II cruise) and June when a few adults (1-4 ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ ) have an offshore distribution (Boucher, 1984). The summer population migrates to a deeper area. A vertical distribution between 600-1500 m was observed in May June and October in the Adriatic Sea whereas a bimodal distribution with an additional 0-200 m population was observed in February, March and April (Scotto di Carlo et al., 1984). This shallower distribution was also observed, in late winter-early summer only in different neritic areas of the Western Mediterranean Sea (Vives, 1963, 1966; Vucetic 1966, 1967; Gaudy, 1972). Such a seasonal migration is known for the Pacific and Atlantic sibling species Calanus marshallae, C. glacialis, C. finmarchicus, Calanoides carinatus as well as C. helgolandicus (Longhurst, 1967; Marshall and Orr, 1972; Binet and de Sainte Claire, 1975). It is a life strategy to exploit seasonal production (spring bloom, upwelling..) and to ensure survival during unfavourable seasons. The onset and end of the overwintering stage are determined by exogeneous factors-temperature, and food availability and quality (Binet and de Sainte Claire, 1975) but also endogeneous factors (Tande, 1982; Hirche, 1983; Baasted and Ervik, 1984). For the mediterranean form,

such endogeneous factors are also necessary for the onset of both the late winter up migration (deep environment without light and temperature cycle) and the early summer down-migrations. In this sense, we add several involved questions to those proposed by Peterson et al. (1979) in their consideration of the role of life history adaptations in zonation patterns observed in the Oregon upwelling zone.

The other offshore taxa (Clausocalanus A and B) and, to lesser extent, Oithona (not found offshore in summer) have seasonal spatial patterns similar to C. helgolandicus. They are encountered throughout the area all the year round but in lower density. Their annual peak abundance occurs in spring in the frontal area. A secondary peak occurs in summer: in the marginal zone for the two former taxa and in the frontal zone for the latter. Seasonal vertical migrations of sibling species have been analysed in the Tyrrhenian Sea (Hure et al., 1980). They are weaker migrants than C. helgolandicus with shallower (about 100m deep) fall and winter distributions. Their occurrence at a low density outside the production season could correspond to upwelling in the surface layer of a portion of the deeper populations. For these species as for C. helgolandicus the role of exogeneous and endogeneous factors in the seasonal vertical migrations is an unresolved question.

At the seasonal and daily scale.

Calanus helgolandicus adults do not increase significantly in spring and their distribution, not analysed here, is different of these of the later developmental stages (Boucher, 1984; Ibanez and

Boucher, in press). These observations are consistent with the zonation observed for *C.marshallae* in the Oregon upwelling zone, as determined by differences in the depth distribution and behavior (Peterson et al.,1979). In the case of the Ligurian marine front, active swimming to maintain a depth localisation by interacting with neighbouring convergent and divergent circulation cells could compensate cross-frontal drift, as discussed by Boucher (1984). This scheme, but at a larger spatial scale, is similar to the model of the distribution of active swimmers in Langmuir cells (Stavn,1971, in Mackas et al.,1985). The differences in species patterns in the frontal zone are consistent with such an interpretation.

Further improvement of this scheme and an extension to the other populations requires more observations on the vertical distribution at both the daily and annual scales. Nevertheless it appears that hydrodynamic processes can favour or inhibit the spatial distributions of individuals. In both cases, observed maintenance of distributions with or despite dynamic dispersion involved active behavioral processes determined by physiological status.

The analysed results emphasize strong relationships between zooplanktonic spatial patterns and dynamic features. They remain ambiguous, (in the sense of Legendre and Demers 1984), however, because one of the causative agents, the behavior, is deduced rather than observed. Nevertheless they illustrate the complex interaction of different time and space scales and the cross-interactions between physiological processes, behavior and

hydrodynamics. Spatial scales are defined according to hydrodynamic features. Time scales should be defined according to species life cycles or according to cycles other than calendar dates.

Biological significance of the frontal area.

At the seasonal scale, all species, except the strict coastal ones which exhibited seasonal peaks, were found to inhabit the frontal zone in this period of their annual cycle. In this manner the frontal zone appears as a nursery area where species are localized in their spawning growing phase. Constant or increasing abundances between early and late March considered with regard to the generation time of 3 to 4 weeks at these temperatures, as well as the presence of copepodite 4 and 5 cohorts for Calanus helgolandicus, are consistent with this hypothesis. In such areas trophic conditions are particularly favourable for planktonic filter feeders. The frontal zone was adjacent to the absolute maximum of phytoplankton biomass (in terms of fluorescence F), where nutrients and stability conditions should activate primary production. In this Ligurian marine front, the phytoplanktonic features and therefore, the available food for zooplankton, are highly variable over distances of a few kilometers (Thevenot, 1981; Prieur and Tiberti, 1984). But no exact co-occurrence of phytoplankton and zooplankton peaks was found. Nevertheless in establishing such a relationship, other factors such as grazing pressure and quality of the primary production in terms of age and nature of phytoplankters should be taken into account (Herman et al, 1981). The physiological requirements of

individuals should also be considered ( see Longhurst, 1981, for a review of this question). Such a study would have to include too many parameters of food and grazer characteristics to be included here.

#### Aknowledgments.

We wish to thank J. D. Gaffet for her technical assistance in counting the organisms and S. Gros for the diagrams. We also thank the crew and officers of N. O. KOROTNEFF for their able assistance during the Pretrophos and Pros VI cruises, and F. Louis and D. Tailliez for the maintenance of the electronics and their participation at sea. Gratitude is extended to C. Brownlee and G. Mitchelson for readings and commenting on the manuscript. The research was supported by CNRS ( LA 353, ERA 228, GRECO 034) and CNEXD under Grant 62 625 and Project 111 121.

## REFERENCES

- Bamstedt, U. and A. Ervik. 1984. Local variations in size and activity among Calanus finmarchicus and Metridia longa (Copepoda calanoida) overwintering on the Westcoast of Norway. J. Plankton Res., 6, 843-858.
- Bennett, S. L. 1986. The relationship between vertical, diapycnal and isopycnal velocity and mixing in the ocean general circulation. J. Phys. Oceanogr., 16, 1, 167-174.
- Bethoux, J. P., L. Prieur and F. Nyffeler. 1982. The water circulation in the NW Mediterranean Sea, its relations with wind and atmospheric pressure, in Hydrodynamics of semi-enclosed seas, J. C. Nihoul, ed, Elsevier, 129-142.
- Bethoux, J. P. and L. Prieur. 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale. Pétroles et Techniques, ISSN 0152-5425, 299, 25-34.
- Binet, D. and E. Suisse de Sainte Claire. 1975. Le copépode planctonique Calanoides carinatus: répartition et cycle biologique au large de la côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr., 13, 15-30.
- Boucher, J. 1982. Peuplement de copépodes des upwellings côtiers Nord-Ouest africains. II- Maintien de la localisation spatiale. Oceanol. Acta, 5, 199-207.
- Boucher, J. 1984. Localization of zooplankton populations in the Ligurian marine front : role of ontogenic migration. Deep Sea Res., 29, 953-965.
- Cassie, M. 1967. Principal component analysis of the zooplankton of Lake Maggiore. Mem. Inst. Ital. Idrobiol., 21, 129-144.

- Cassie, R. M. and A. D. Micnael. 1968. Fauna an sediments of an intertidal mud flat: a multivariate analysis. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 2, 1-23..
- Chardy, P. and J. C. Leguen. 1971. Essai d'analyse multivariable d'une série de chalutages au Congo. *Cah. ORSTOM. sér. Océanogr.*, 9, 97-106.
- Crepon, M., L. Wald and J. M. Monget. 1982. Low frequency waves in the Ligurian Sea during December 1977. *J. Geophys. Res.*, 87, 595-600.
- Gascard J. C. 1978 . Mediterranean deep water formation baroclinic instability and oceanic eddies. *Oceanologica Acta*, 1, 315-330.
- Gauch, H. G., R. H. Whittaker and T. R. Wentworth. 1977. A comparative study of reciproqual averaging and other ordination techniques. *J. Ecol.*, 65, 157-174.
- Gaudy, R. 1972. Contribution a la connaissance du cycle biologique des copépodes du golfe de Marseille. 2 : Etude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Tethys*, 4, 175-292.
- Gordon, A. D. 1973. Classification in the presence of constraints. *Biometrics*, 29, 821-827.
- Gostan, J. 1967. Etude du courant géostrophique entre Villefranche sur Mer et Calvi. *Cah. Oceanogr.*, 19, 329-345.
- Gostan, J. 1968. Contribution à l'étude hydrologique du Bassin Liguro-Provencal entre la Riviera et la Corse. Thèse Doct. État. Fac. Sci. Paris, 206pp.
- Herman, A. W., D. D. Sameoto and R. A. Longhurst. 1981. Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf break south of Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 38, 1065-1076.
- Hirche, H. J. 1983. Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 11, 291-297.

- Hure, J. and B. Scotto di Carlo. 1974. New patterns of diurnal vertical migration of some deep water copepods in the Tyrrhenian and Adriatic Sea. *Mar. Biol.*, 28, 179-184.
- Hure, J., A. Ianora and B. Scotto di Carlo. 1980. Spatial and temporal distribution of copepod communities in the Adriatic Sea. *J. Plankton Res.*, 2, 295-316.
- Ibanez, F. 1971. Effet des transformations des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. Océanogr.*, 23, 336-349.
- Ibanez, F. 1976. Contribution à l'analyse mathématique des événements en écologie planctonique. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 72, 1-96.
- Ibanez, F. 1981. Immediate detection of heterogeneities in continuous oceanographic recordings. Application to time series analysis of changes in the bay of Villefranche-sur-mer. *Limnol.Oceanogr.*, 26, 336-349.
- Ibanez, F. 1982. Sur une nouvelle application de la théorie de l'information à la description des séries chronologiques planctoniques. *J. Plankton Res.*, 4, 619-632.
- Ibanez, F. 1983. Optimisation de la représentation des séries chronologiques planctoniques multivariées. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28, 113-115.
- Ibanez, F. 1984. Sur la segmentation des séries chronologiques planctoniques multivariées. *Oceanologica Acta*, 7, 481-491.
- Ibanez, F. and J. Boucher 1986. Anisotropie des populations zooplanctoniques dans la zone frontale de la mer Ligure. *Oceanologica Acta*. in press.
- James, I. D. 1986. A three dimensional numerical shelf-sea front model with variable eddy viscosity and diffusivity. *Continental shelf Res.*, 3, 1, 60-98.

- Kao, T. W. 1980. The dynamics of oceanic fronts. Part I: The Gulf Stream. *J. Phys. Oceanogr.* 10, 483-490.
- Lebart, L. 1978. Programme d'agrégation avec contraintes (C. A. H. contiguïté). *Cah. Anal. Données*, 3, 275-287.
- Lefkovitch, L. P. 1976. Hierarchical clustering from principal coordinates: an efficient method for small to very large number of objects. *Math. Biosciences*, 31, 154-174.
- Lefkovitch, L. P. 1978. Cluster generation and grouping using mathematical programming. *Math. Biosci.*, 41, 91-110.
- Legendre, L. 1981. Hydrodynamic control of marine phytoplankton production : the paradox of stability. *in* *Ecohydrodynamics*, J. C. Nihoul, ed, Elsevier, Amsterdam, 191-207.
- Legendre, L. and S. Demers 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 2-19.
- Legendre, P., S. Dallot and L. Legendre. 1985. Succession of species within a community chronological clustering, with applications to marine and freshwater zooplankton. *Am. Nat.*, 125, 257-288.
- Longhurst, A. R. 1967. Vertical distribution of zooplankton in relation to the Eastern Pacific oxygen minimum. *Deep Sea Res.*, 14, 51-63.
- Longhurst, A. R. 1981. Significance of spatial variability, *in* *Analysis of marine ecosystems*, A. R. Longhurst, ed, Academic Press, 415-441.
- Lorenzen, C. 1967 Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 343-346.
- Mackas, D. L. 1984. Spatial autocorrelation of plankton community composition in a continental shelf ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 29, 451-471.

- Mackas, D. L. and R. W. Owen. 1982. Temporal and spatial resolution of pump sampling systems. *Deep Sea Res.*, 29, 883-892.
- Mackas, D. L., K. L. Denman and M. R. Abott 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bull. of Mar. Sci.*, 37, 652-674.
- Margalef, R. and F. GonzalezBernaldez. 1969. Grupos de especies asociadas en el fitoplancton del mar Caribe. *Inv. Pesq.*, 33, 287-312.
- Marshall, S. M. and A. R. Orr 1972. The biology of a marine copepod. Springer Verlag. Berlin. 195p.
- Mazza, J. 1963. Copépodes des côtes orientales de Corse. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, 17, (2), 563-572.
- Mazza, J. 1968. Données sur la répartition verticale des copépodes de la surface aux eaux profondes en Méditerranée Occidentale. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, 19, (3), 501-503.
- Nyffeler, F., J. Raillard and L. Prieur. 1980. Le bassin Liguro-Provencal, étude statistique des données hydrologiques 1950-1973. *Rapp. Sci. Tech. CNEXO*, 42, 163pp.
- Peterson, W. T., C. B. Miller and A. Hutchinson. 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. *Deep Sea Res.*, 26, 467-494.
- Prieur, L. 1973. Interpretation d'une zone de forte turbidité sur la radiale Nice Calvi. *Rapp. comm. int. mer Médit.*, 22, 5, 59-61.
- Prieur, L. 1979. Structures hydrologiques, chimiques et biologiques dans le Bassin LiguroProvencal. *Rapp. comm. int. Mer Medit.*, 25-26, (7), 75-76.

- Prieur, L. 1981. Hétérogénéité spatiotemporelle dans le Bassin Liguro-Provençal. Rapp. Comm. int. Mer Médit., 27, (6), 177-179.
- Prieur, L. 1983. Bilan des opérations en Mer Ligure. Compte rendu d'activités 1980-1983 du GRECO 34 du CNRS, 37-61. (Unpublished document).
- Prieur, L. and M. Tiberti. 1985. Identification et échelle des processus physiques et biologiques responsables de l'hétérogénéité spatiale près du front de Mer Ligure. Rapp. Comm. int. Mer Médit., 29, (3), 35-36.
- Prieur, L., J. P. Bethoux, M. Albuissou, L. Wald and J. M. Monget. 1981. A comparison between infra-red satellite images and sea truth measurements. in Oceanography from space, J. F. Gower, ed, Plenum Press, 13, 159-167.
- Scotto di Carlo, B. A. Ianora, E. Fresi and J. Hure, 1984. Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3000m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. J. Plankt. Res., 6, 1031-1056.
- Seguin, G. 1981. Dynamique des copepodes pélagiques en rade de Villefranche sur Mer à partir de prélèvements quotidiens (année 1972). Oceanologica Acta, 4, 405-414.
- Stavn, R. H. 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis Langmuir circulation and Daphnia distribution. Limnol. Oceanogr., 16, 453-466.
- Stocchino, C. and A. Testoni. 1977. Nuove osservazioni sulla circolazione delle correnti nel Mar Ligure, Istituto Idrografico della Marina F. C., 1076, 40pp.

- Tande, K. S. 1982. Ecological investigations on the zooplankton community of Baljsforden, Northern Norway: generation cycles and variations in body weight and body content of carbon and nitrogen related to overwintering and reproduction in copepod Calanus finmarchicus. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 62, 129-142.
- Tang, C. L. 1982. A model for frontal upwelling. in Hydrodynamics of semi-enclosed seas, J. C. Nihoul, ed, Elsevier, Amsterdam, 329-348.
- Tang, C. L. 1983. Cross front mixing and frontal upwelling in a controlled quasi-permanent density front in the Gulf of the Saint-Lawrence. Journal of Phy. Oceanogr. 13, (8), 1468-1481.
- Thévenot, A. 1981. Relations entre la chlorophylle et l'hydrographie en Mer Ligure. Analyse mathématique des séries enregistrées en continu à la surface. Thèse 3ème cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris, 100pp.
- Unesco. 1981. Tenth report of the joint panel on oceanographic tables and standards, Sidney BC Canada, 1-5th, 1980, Unesco tech. papers in Marine Science, 36, 23pp.
- Vives, F. 1963. Sur les copépodes pélagiques (Calanoida) de Méditerranée Occidentale. Rapp. Comm. int. Mer Medit., 17, (2), 175-292.
- Vives, F. 1966. Zooplankton neritico de las Aguas de Castellon (Méditerranée Occidentale). Invest. Pesq. 30, 49-166.
- Vucetic, T. 1966. On the biology of Calanus helgolandicus (Claus) from the Veliko jezero. I. Mljet. Acta Adriatica, 6, (11), 91pp.
- Vucetic, T. 1967. Zooplankton investigations in the sea water lakes "Malo jezero" and "Veliko jezero" on the Island of Mljet (1952-1954). Acta Adriatica, 6, (4), 51pp.

Woods, J. D. 1980. Do waves limit turbulent diffusion in the ocean?

Nature, London, 288,5788,219-224.

Woods, J. D., R. L. Wiley and M. G. Briscoe. 1977. Vertical circulation

at fronts in the upper ocean. A voyage of Discovery, M. Angel, ed.,

Deep Sea Res., 24(Suppl.), 253-275.

## Legends of tables

Table 1: Information on the surveys of program PRETROPHOS. Each line corresponds to one transect, seaward or return (first line of each data concerns the seaward). EC and EL columns give the distance (km) from the Cap Ferrat (near Nice) evaluated along a bearing of 123°. Local times for the beginning and end of the transects and their duration (min) are marked. The running numbers of samples are listed in the columns, for the end point inshore EC (1), the key points defined in the text, and the end points offshore EL successively. When EC were too far from the coast, the key point LC could not be found. The absolute mean speed of the ship was calculated from the positions of the end points and direction. The speed relative to the sea was maintained as close as possible to  $2.5 \text{ m.s}^{-1}$ . At the bottom of the table the average running numbers of the key points were calculated.

Table 2: The list of the types of organisms contained in the nine groups defined by the general PCA of covariance. The descriptors are the pattern variables themselves defined from the ten particular PCA of covariance of the smoothed abundances of organisms measured along the ten retained transects. Date, seaward transect (S) or return (R) and identification number of the variable patterns are given in the right-hand columns.

Table 3: The group number in which each of the 14 taxa was found, which depends on season (month) and transect (seaward or return). The arithmetic mean of lines and columns are given in the right-

hand column and bottom line respectively. Zeros are excluded from the averaging.

Table 4: Analysis of variance with three sources of variation. The number of degrees of freedom, the results of test F with significant threshold are listed.

Table 5: Number of samples contained in each physical zone retained from the scheme of cross-frontal circulation. Each physical zone is identified as (PF,D1) which indicates that the sample at PF is included and the sample at D1 is excluded from the sums listed in that column.

Appendix 1 : Mean abundance ( $\bar{m}$ ), standard deviation ( $\sigma$ ) of the 44 numbered taxa for each seaward (S) or return (R) records (n is the number of samples) at successive months during 1981 and 1982. The + symbol indicates an observed presence of specimen with very low abundance.

## Figure captions

Figure 1: Schematic map of the circulation in the Ligurian sea. Vertical distribution of water masses for the studied area is schematized in the lower left part of the figure.

Figure 2: Scatter diagram of the fluorescence  $F$  (relative units) of chlorophyll  $a$  versus the light scattering coefficient  $b$  ( $m^{-1}$ ). Data were obtained on the seaward and return transects on the 29th of March 1982. The value  $F=4$  corresponds to  $1.4 \mu g.m^{-3}$  of Chla. The plot shows that either  $b$  or  $F$  can be used as an estimate of the algal biomass in the studied area.

Figure 3: Survey on the 3th of November 1981, return transect. The x axis represents distance from the coast scaled as the running number of the samples (1 sample is 750 m length). (a), comparison between original and smoothed abundance. (b), smoothed data relative to the three indicated taxa. (c), the pattern variable determined by PCA corresponding to these taxa showing similar trends. The Y units are the number of individuals by sample for a and b and the percentage which represents the sum of the individuals of the pattern variable in the total number of individuals inside the sample. The turning points of the survey graph for the plane of the first two components are marked from A to F. Most of them correspond to a change in the trend of this pattern variable.

Figure 4: Schematic representation of the density field and circulation along a cross-frontal survey. (3a), typical aspect of a horizontal profile of density at subsurface. (3b), density field in a vertical section from the coast to offshore, with position of the key points and density  $\rho_1, \rho_2, \rho_0$ . (3c), cross-frontal circulation showing the divergence and convergence lines (thick) and associated stream lines (thin). The names of the zones are indicated above 3c. The peripheral zone stretched between the coast and the beginning of the horizontal density gradient. The frontal (PF-FC) and central (beyond FC) zones are encountered further seaward. From physical and biological data, the other key points LC, D1, C, D2 were found. They demarcate the convection cells and the spatial alternating of convergence and divergence which involve layers of various thickness. The coastal zone refers to the first cell near the coast, the marginal one (FC-C) to the cell inside which the seawater is upwelled from ZD2 by the deep divergence D2 and downwelled by the main convergence in the frontal zone.

The typical values of density  $\rho_0, \rho_1, \rho_2$ , the width of different zones and the depths ZD1, ZD2 are given in the text. Due to the conceptual nature of the scheme, no scale is marked here, excepted the overall length of the surveys.

Figure 5: Vertical distributions of density ( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ , broken lines) and scattering coefficient ( $\text{m}^{-1}$ , solid lines) for the 4th March 1982 (late winter). The downward movement of the biomass formed in the subsurface layer between the stations at 13 and 18

nautical miles from the coast is visible through the observed secondary maximum at depth 70 m, station at 18 miles from the coast. Note the very weak stratification beyond D2.

Figure 6: The same as Figure 5, for the 4th of November 1981. The downwelling of the biomass is along the isopycnal lines which are less horizontally inclined here. The maximum biomass is found beyond D2. The pycnocline is at a depth 50 meters offshore, 100 meters near the coast.

Figure 7: Vertical distribution of salinity (broken lines, practical scale) and potential temperature (solid line, °C) for the 4th November as Figure 6. Only the upper layer (0-200m) is presented here. The thermal gradient between 16-13.5°C is located in the area of the minimum in salinity (38.25). Conversely, below the pycnocline, there is a strong S gradient, but temperature is almost constant. This separation between the S and T gradient is also observed at the surface (Figure 8) despite stratification. Only vertical (inclined) advection can explain such intersections of S and T isolines.

Figure 8: T-S diagram of the surface survey, return transect, on the 3th of November 1981. One dot was plotted for every 50 meters of the tow. The key points discussed in the text are marked near the corresponding dots.

Figure 9: Variations of abundance (dotted line) for *Temora stylifera* according to the variations of density (continuous

line) along the transect (running number of successive samples of about 750m length each). The key points of the physical structure (see text and table 1) are indicated by vertical bars or arrows. b is for the November seaward transect, b' for November return, c and c' for January seaward and return. Temora stylifera was absent in all samples of the other transect records.

Figure 10 : Same as Figure 9 but for Calanus helgolandicus. The dates of each record , 10th of June (1981), November 3rd (1981) , January 10th (1982), March 3rd and March 30th (1982) are identified by the letters a to e successively without " " for the seaward record and with it for the return. Calanus helgolandicus was absent in November.

Figure 11: Same as Figure 10 but for Acartia clausi.

Figure 12: Results of the general principal component analysis (PCA), in terms of the positions of the 39 pattern variable (PV) axe relative to the first two principal components. Only the end points of the axes are represented. The numerical code of PV is detailed in table 2. The nine groups ( G1 to G9 ) are defined in the text.

Figure 13: Distributions along the transect (x axis) of the cumulated smoothed abundances of the species constituting the nine groups ( G1 to G9 ) defined by the general PCA. They are numbered from 1 to 9 according to the spatial pattern drifting

from the coast to the offshore. Letters A to I correspond to the turning points of the graph of the 52 observations in Figure 14. For example A corresponds to the turning point encountered at the observation numbered 5. On this figure the abundance maximum of the group 3 is logically seen at this number, since this group is strongly correlated with the first axis (Fig. 12).

Figure 14: Projection of the end points of the 52 observation vectors in the first two principal axes as defined using the general PCA of the zooplankton data for five surveys. The mean location of the key points as deduced independently from physical and biological data are also marked.

Figure 15: Results of the factorial correspondence analysis. Projection of the 50 zooplankton descriptors and the six physical zones (numbered 1 to 6 from the coast to offshore, from left to right in table 5) in the first factorial plane (axis 2 versus 1). The attributed name of each physical zone is superimposed inside rectangles on the corresponding group of descriptors. The date key is marked on the diagram for *Acartia* as an example. CAL: Calanus helgolandicus; CLA, CLB, CLC: Clausocalanus A, B or C; TEM: Temora stylifera; CEN: Centropages typicus; CAN: Candacia spp; ACA: Acartia clausi; EUT: Euterpina acutifrons; OIT: Oithona spp; COR: Corycaeus spp; CLAD: Cladocerans; ECH: Echinoderm larvae.

Figure 16 : Same as Figure 15, but in the second factorial plane

(axis 3 versus 2 ).

Date	EC		EL		Duration	Speed (m.s <sup>-1</sup> )	Running numbers of key points									
	Distance (km)	Time (L)	Distance (km)	Time (L)			EC	LC	PF	D1	C	FC	D2	EL		
10 Jun. 81	16.3	1249	63.2	1734	285	2.74	1	?	4	7	13	39	43	57		
10 Jun. 81	13.9	2314	64.8	1829	285	2.98	1	?	4	7	13	39	43	57		
3 Nov. 81	8.7	1025	50.0	1445	260	2.64	1	?	5	15	18	33	38	52		
3 Nov. 81	3.0	2110	46.3	1625	285	2.53	1	5	12	21	27	40	41	57		
12 Jan. 82	6.8	949	55.8	1554	365	2.20	1	4	12	19	34	51	57	73		
12 Jan. 82	0.1	2149	46.3	1704	285	2.70	1	4	21	24	29	38	43	57		
3 Mar. 82	3.4	1004	55.6	1544	340	2.54	1	9	18	26	31	42	47	68		
3 Mar. 82	0.5	2149	55.6	1604	345	2.66	1	9	19	27	32	43	47	69		
29 Mar. 82	3.7	923	55.6	1513	350	2.47	1	3	26	29	32	44	61	70		
											49	56				
29 Mar. 82	0.5	2113	55.6	1533	340	2.70	1	7	19	27	33	45	60	68		
											50	57				
						mean :	1	4	11	17	22	38	44	52		

PCA groups	Pattern variables	175	Month	RecJrd	Code
Group 1	{ <i>Acartia</i> , <i>Euterpina</i> , <i>Oithona</i> <i>Corycaeus</i> , Cladocerans, Echinoderms, Clauso. C.		April	R	39
Group 2	<i>Clauso. B.</i> , <i>Clauso. c.</i>		November	S	11
	Cladocerans		June	S	4
	{ <i>Temora</i> , <i>Candacia</i> , <i>Corycaeus</i> Cladocerans, <i>Centropages</i> , Chetognaths}		November	S	12
	{ <i>Temora</i> , <i>Candacia</i> , <i>Corycaeus</i> , Cladocerans, <i>Euterpina</i> , Chetognaths		November	R	15
	<i>Centropages</i>		January	S	18
	{ <i>Acartia</i> , <i>Temora</i> , <i>Candacia</i> , <i>Corycaeus</i>		January	S	20
	{ <i>Corycaeus</i> , <i>Oithona</i> , <i>Clauso.B.</i> , <i>Calanus</i>		January	R	22
	{ <i>Acartia</i> , Echinoderms, <i>Centropages</i> <i>Clauso.A.</i> , <i>Clauso.C.</i> ,		January	R	23
	<i>Acartia</i>		March	S	24
	Cladocerans, Echinoderms		March	S	29
	{ <i>Acartia</i> , <i>Centropages</i> , Cladocerans Echinoderms		March	R	33
	<i>Euterpina</i> , <i>Corycaeus</i>		April	S	35
Group 3	<i>Clauso.C.</i>		March	R	30
	<i>Clauso.B.</i> , <i>Oithona</i>		March	R	31
Group 4	<i>Centropages</i>		June	R	6
Group 5	<i>Oithona</i> , <i>Acartia</i>		June	S	1
	<i>Acartia</i> , Cladocerans		June	R	7
	<i>Oithona</i> , <i>Clauso.A.</i>		November	S	9
	<i>Oithona</i> , <i>Clauso.A.</i> , <i>Clauso B.</i>		January	S	19
	<i>Temora</i> , <i>Candacia</i>		January	R	21
	<i>Acartia</i> , <i>Oithona</i> , Echinoderms		April	S	36
	{ <i>Centropages</i> , Cladocerans, <i>Clauso.A.</i> , <i>Clauso.B.</i> , <i>Clauso.C.</i>		April	S	37
Group 6	<i>Acartia</i>		November	S	10
	<i>Oithona</i> , <i>Centropages</i>		March	S	28
Group 7	<i>Calanus</i>		January	S	16
	<i>Clauso.A.</i>		March	S	25
	<i>Clauso.B.</i>		March	S	26
	<i>Clauso.C.</i> , <i>Calanus</i>		March	S	27
	<i>Calanus</i> , <i>Centropages</i> , <i>Clauso.A.</i> , B.		April	R	38
Group 8	<i>Clauso.A.</i> , <i>Clauso.B.</i> , <i>Clauso.C.</i>		June	S	2
Group 9	<i>Centropages</i>		June	S	3
	<i>Oithona</i>		June	R	5
	<i>Clauso.A.</i> , <i>Clauso.B.</i> , <i>Clauso.C.</i>		June	R	8
	<i>Oithona</i> , <i>Acartia</i> , <i>Centropages</i>		November	R	13
	<i>Clauso.A.</i> , <i>Clauso.B.</i> , <i>Clauso.C.</i>		November	R	14
	<i>Clauso.C.</i>		January	S	17
	<i>Calanus</i> , <i>Clauso.A.</i>		March	R	32
	<i>Calanus</i>		April	S	34

	Jun.		Nov.		Jan.		Mar.		Apr.		$\Sigma/n$
	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	
<i>Euterpina</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	1.7
<i>Corycaeus</i>	0	0	2	2	2	2	0	0	2	1	1.8
Chaetognatha	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	2.0
L.Echinoder.	0	0	0	0	0	2	2	2	5	1	2.4
Cladocera	2	5	2	2	0	0	2	2	5	1	2.6
<i>Temora</i>	0	0	2	2	2	5	0	0	0	0	2.7
<i>Candacia</i>	0	0	2	2	2	5	0	0	0	0	2.7
<i>Acartia</i>	5	5	6	9	2	2	2	2	5	1	3.9
<i>Centropages</i>	9	4	2	9	2	2	6	2	5	7	4.8
<i>Oithona</i>	5	9	5	9	5	2	6	3	5	1	5.0
<i>Clausoc.C</i>	8	9	2	9	9	2	7	3	5	1	5.5
<i>Clausoc.B</i>	8	9	2	9	5	2	7	3	5	7	5.7
<i>Clausoc.A</i>	8	9	5	9	5	2	7	9	5	7	6.8
<i>Calanus</i>	0	0	0	0	7	2	7	9	9	7	6.8
$\Sigma/n$	6.4	7.1	3.0	5.8	4.3	2.3	5.1	3.9	4.8	3.2	

Table 3

Source of variation	Degrees of freedom	F-Test	Probability level
total	129		
Taxa	12	17.97	**
Seaward - Return	1	0.28	
Seasons	4	3.39	*
Taxa x Seasons	48	5.07	**
Taxa x S - R	12	3.59	**
Seasons x S - R	4	8.66	**
Residual	48		

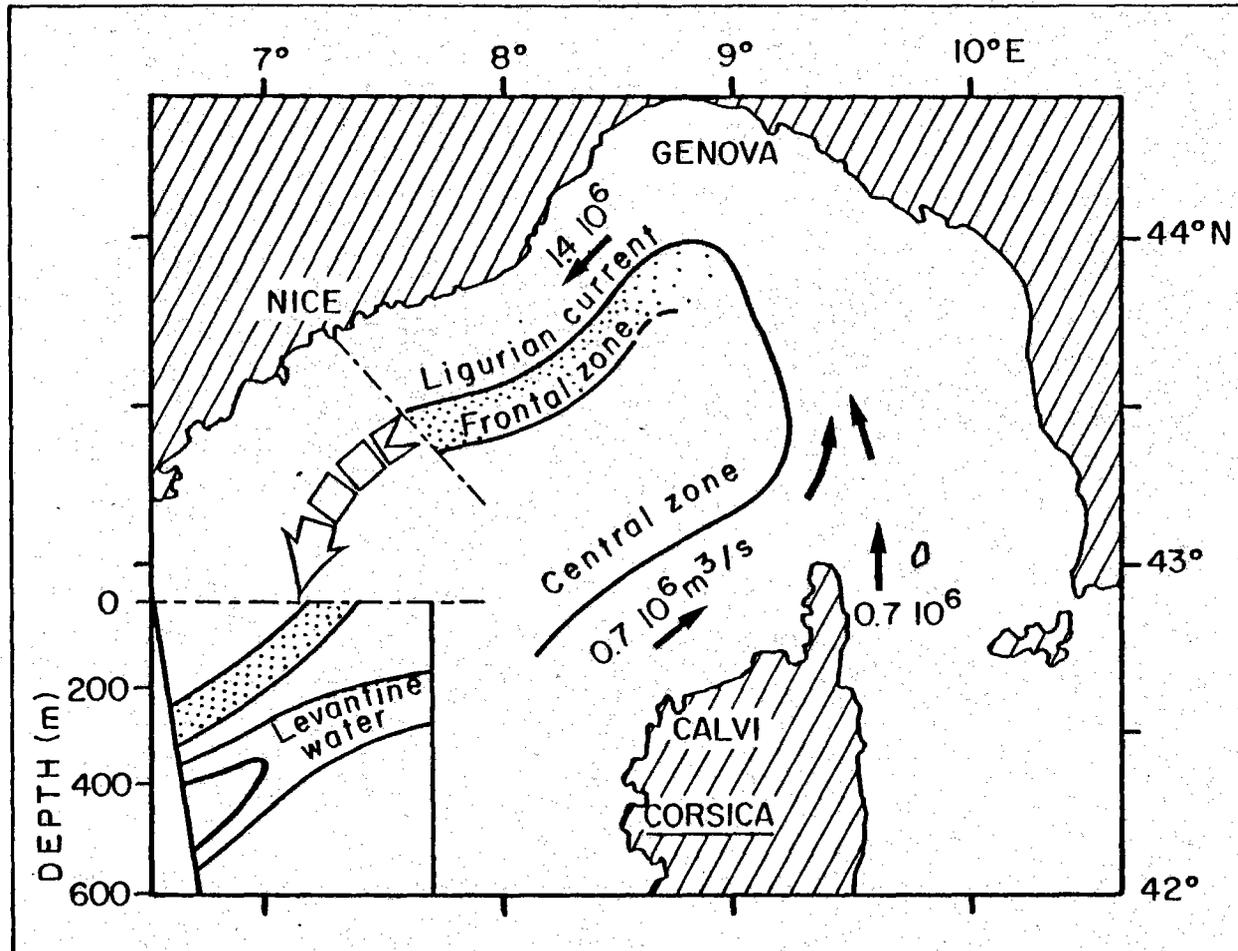
\*\* : variations are significantly different at the 1% level.

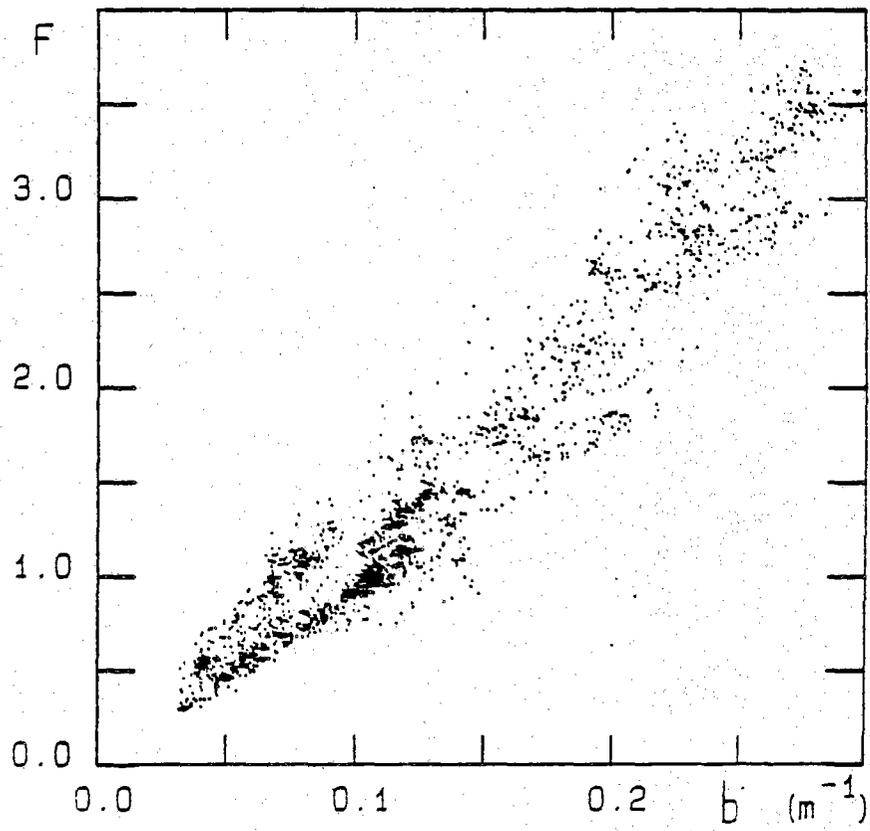
\* : variations are significantly different at the 5% level.

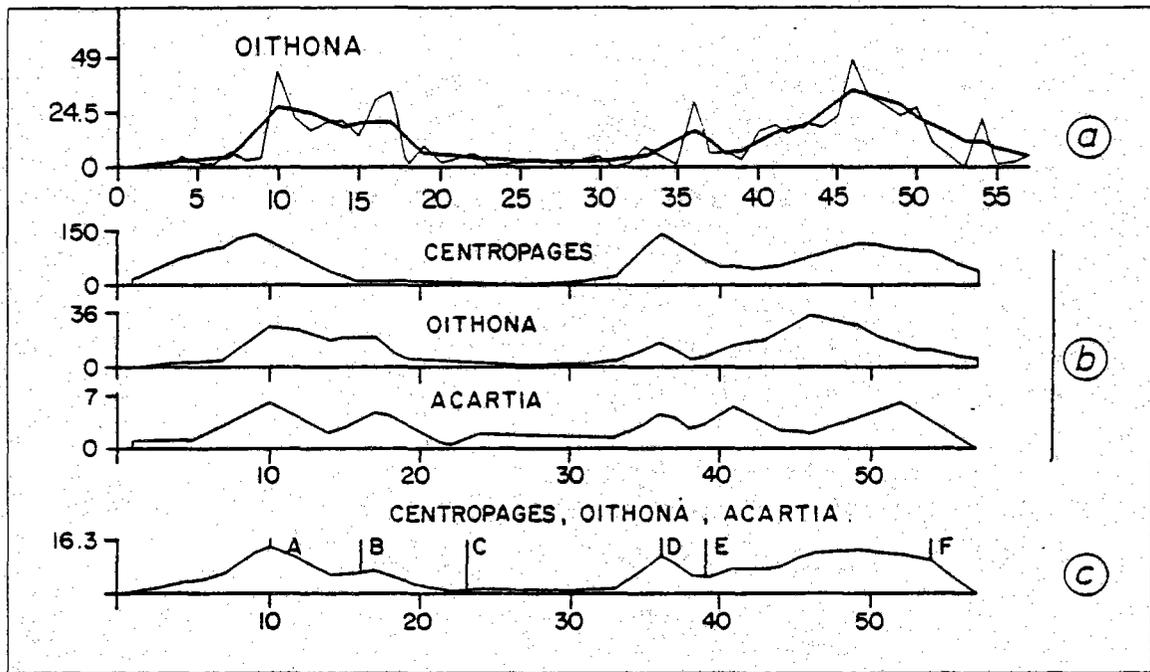
Taxa

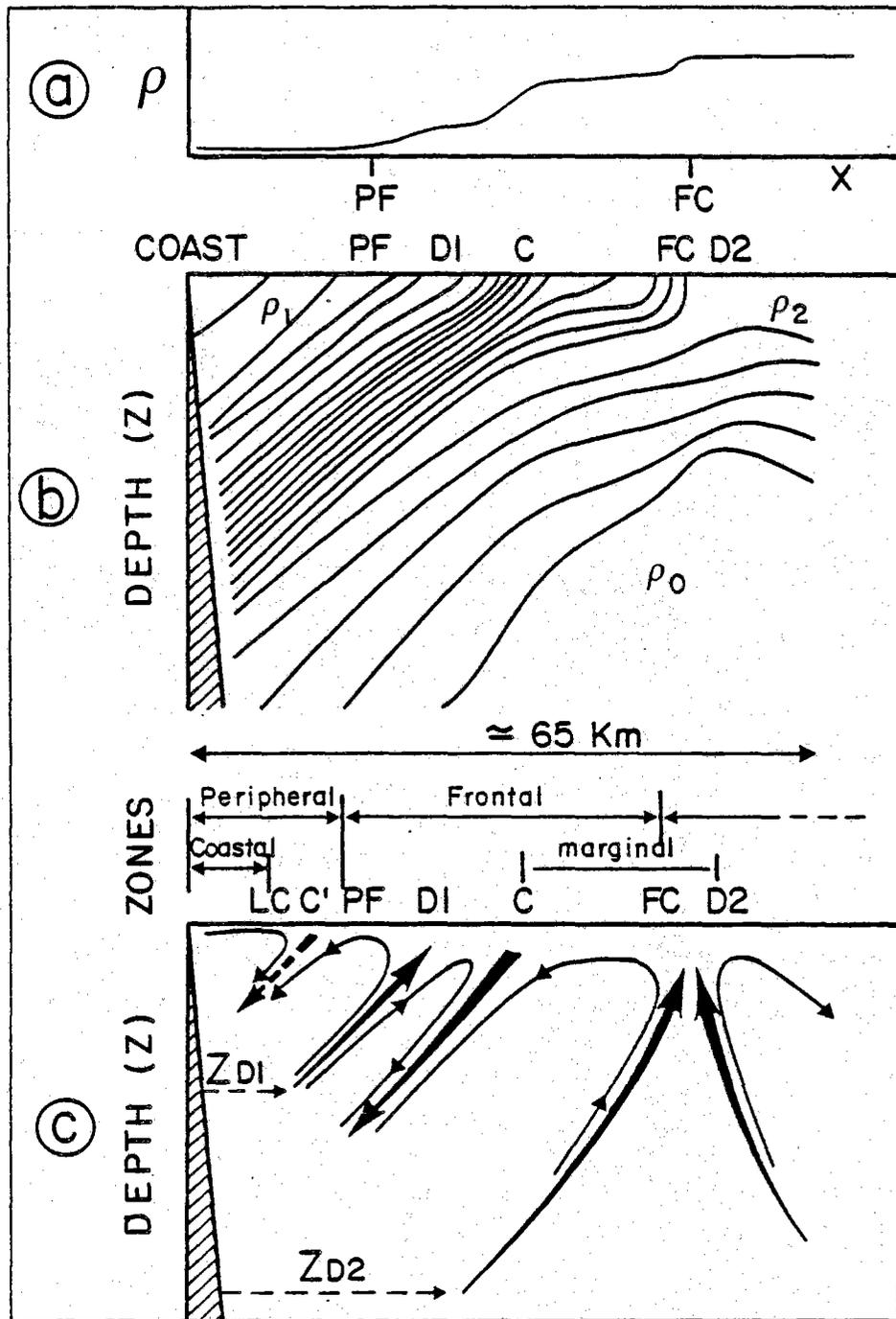
	(EC-PF(	(PF-D1(	(D1-C(	(C-FC(	(FC-D2(	(D2-EL)
June	6	7	11	52	8	35
November	15	19	9	28	6	22
January	31	10	20	26	11	32
March	35	16	10	22	9	45
April	43	11	9	38	18	21

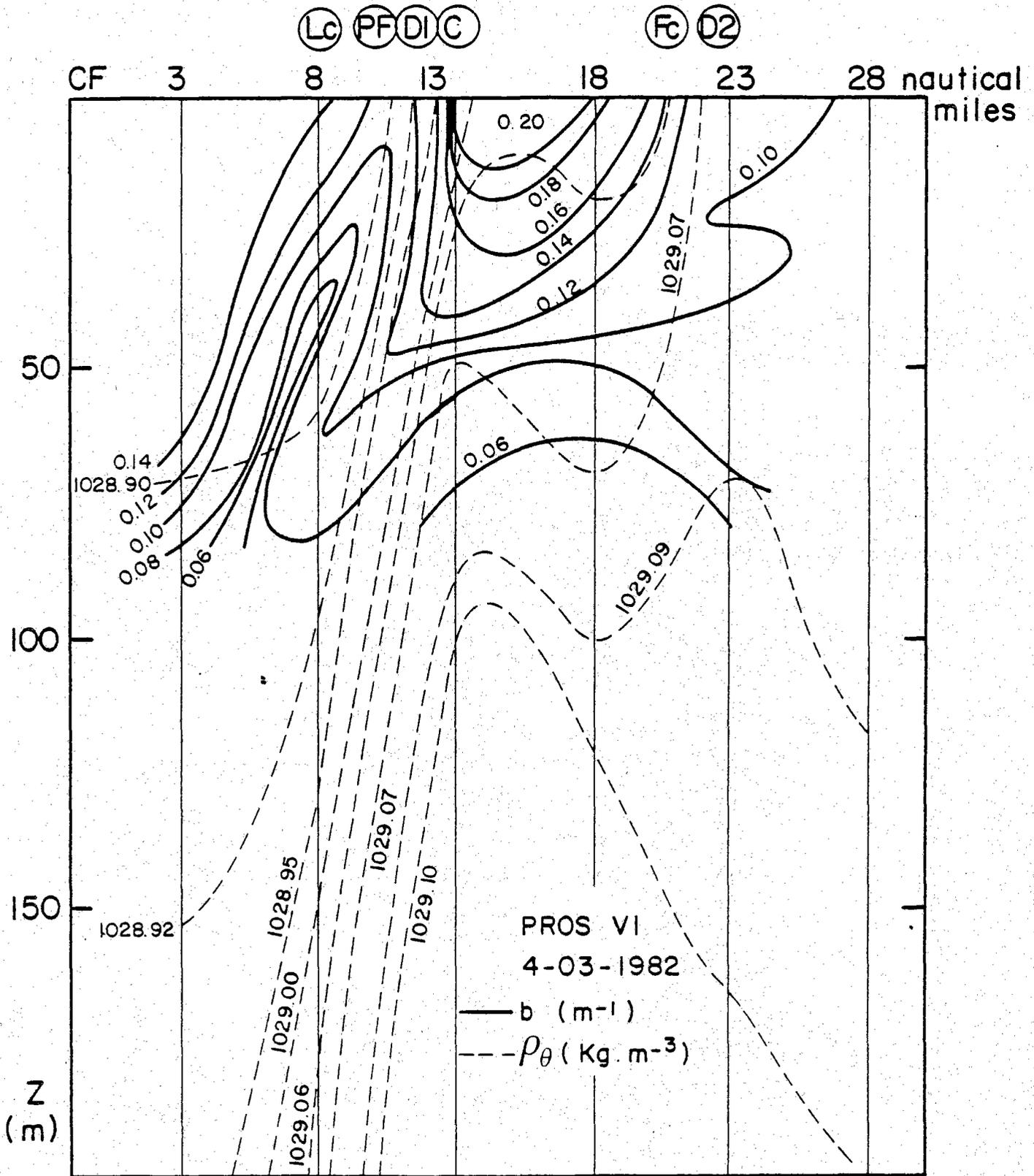
Table 5

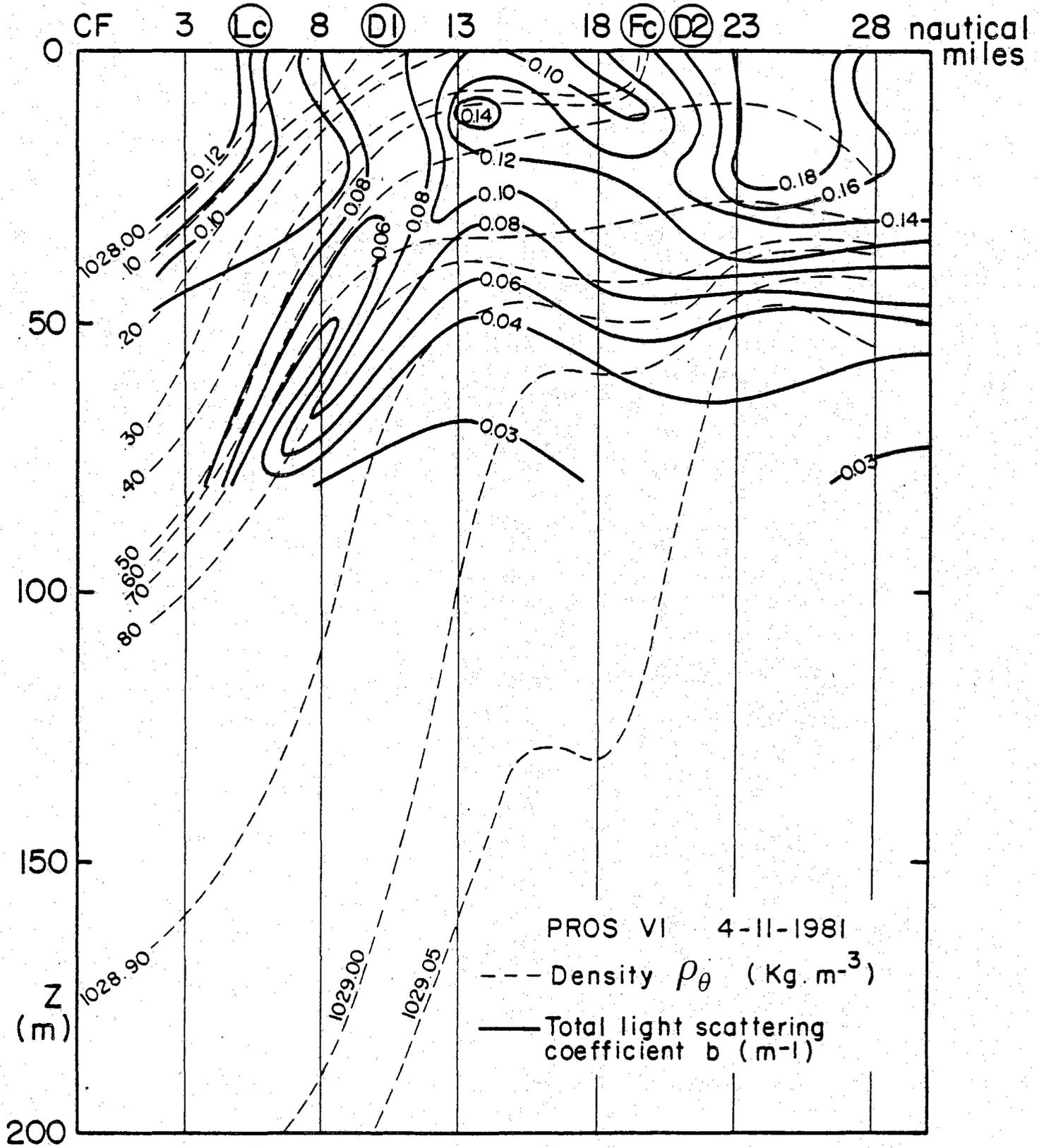


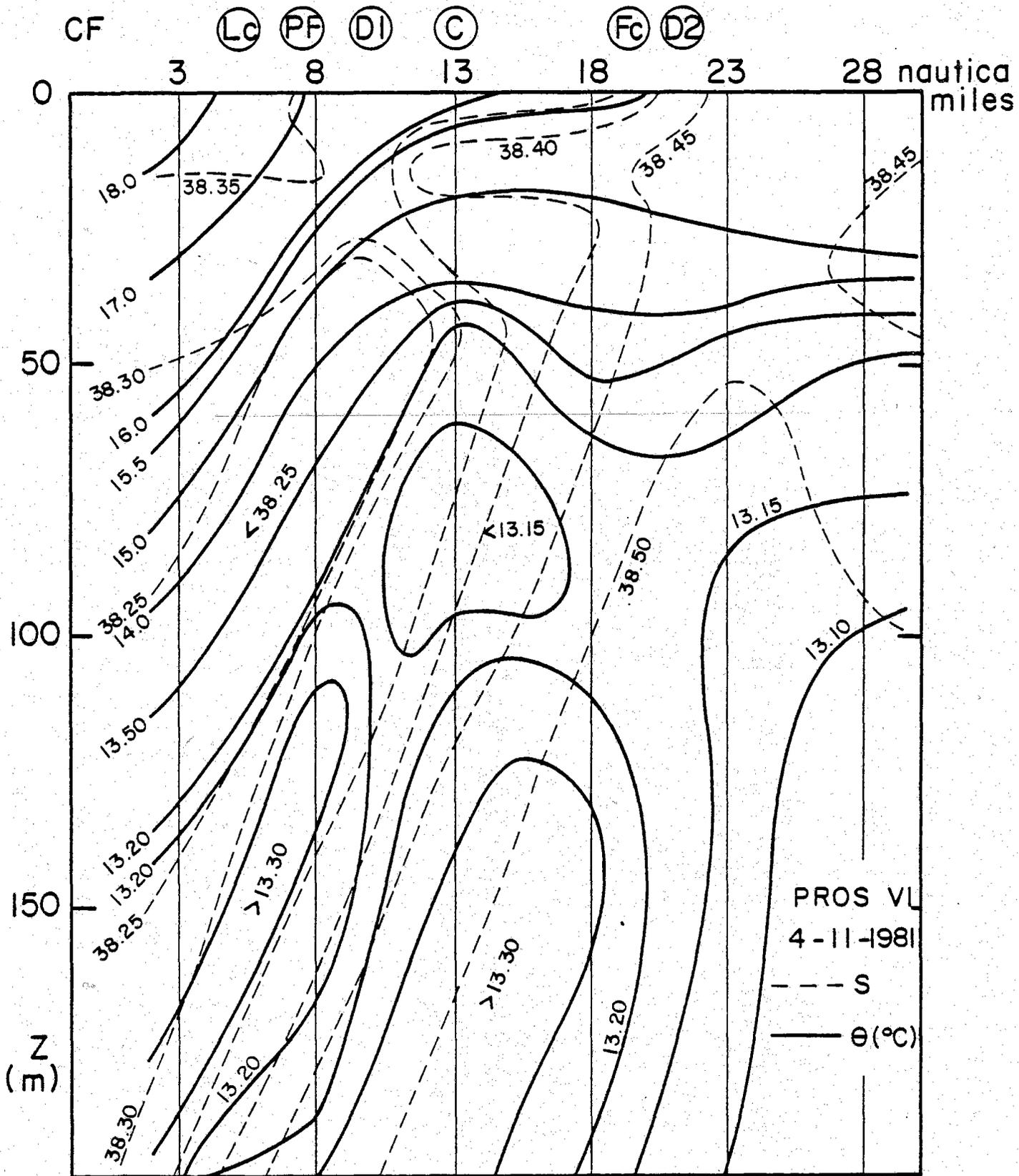


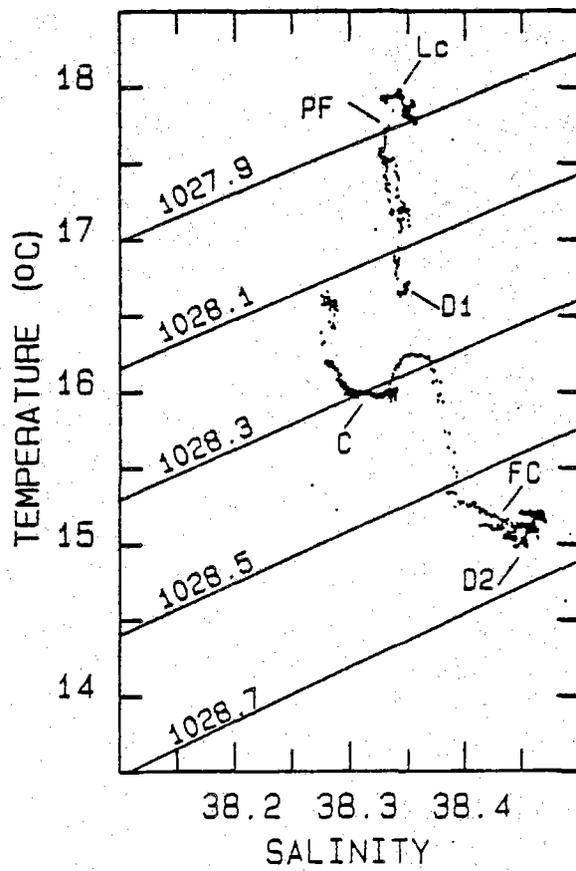


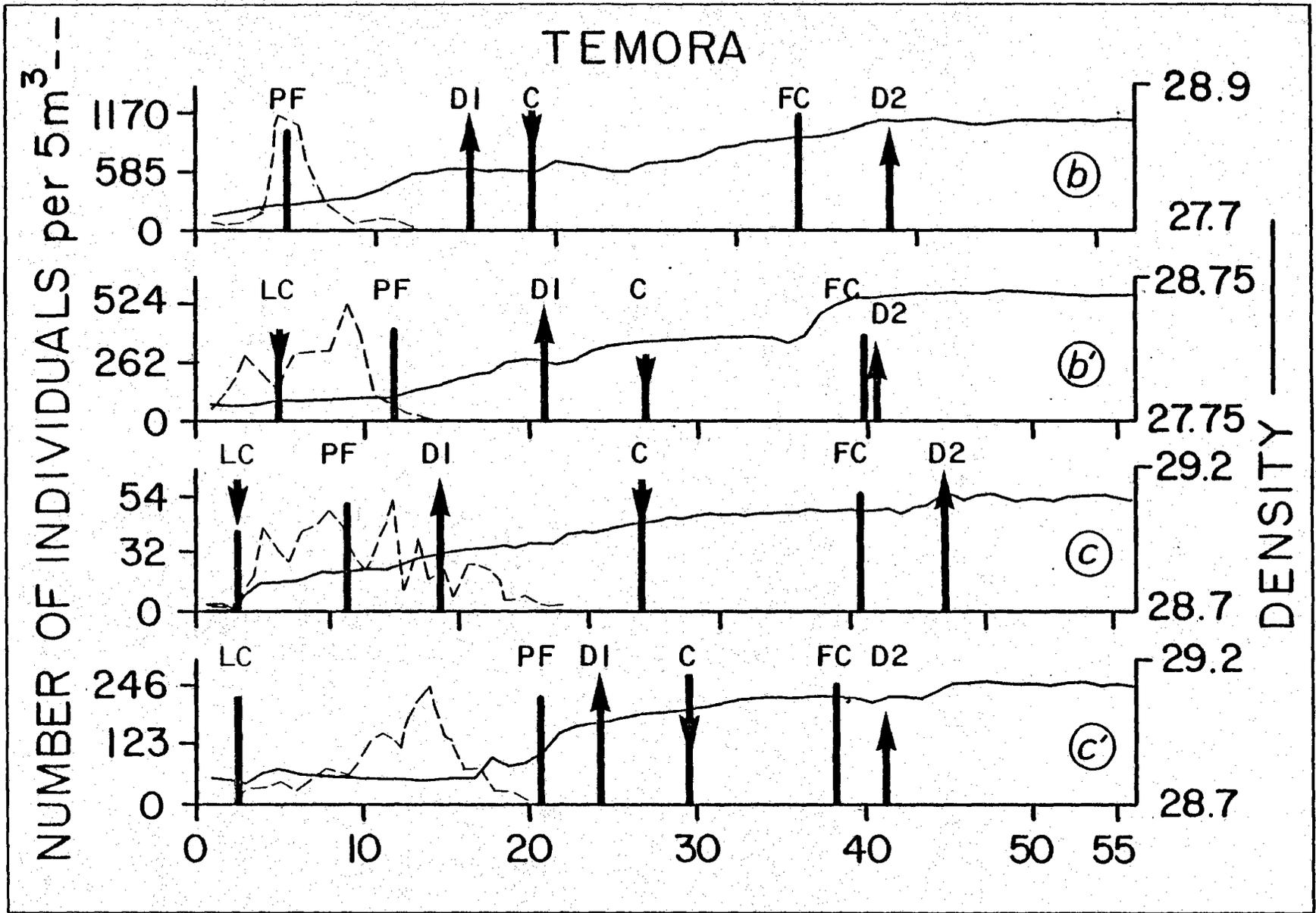


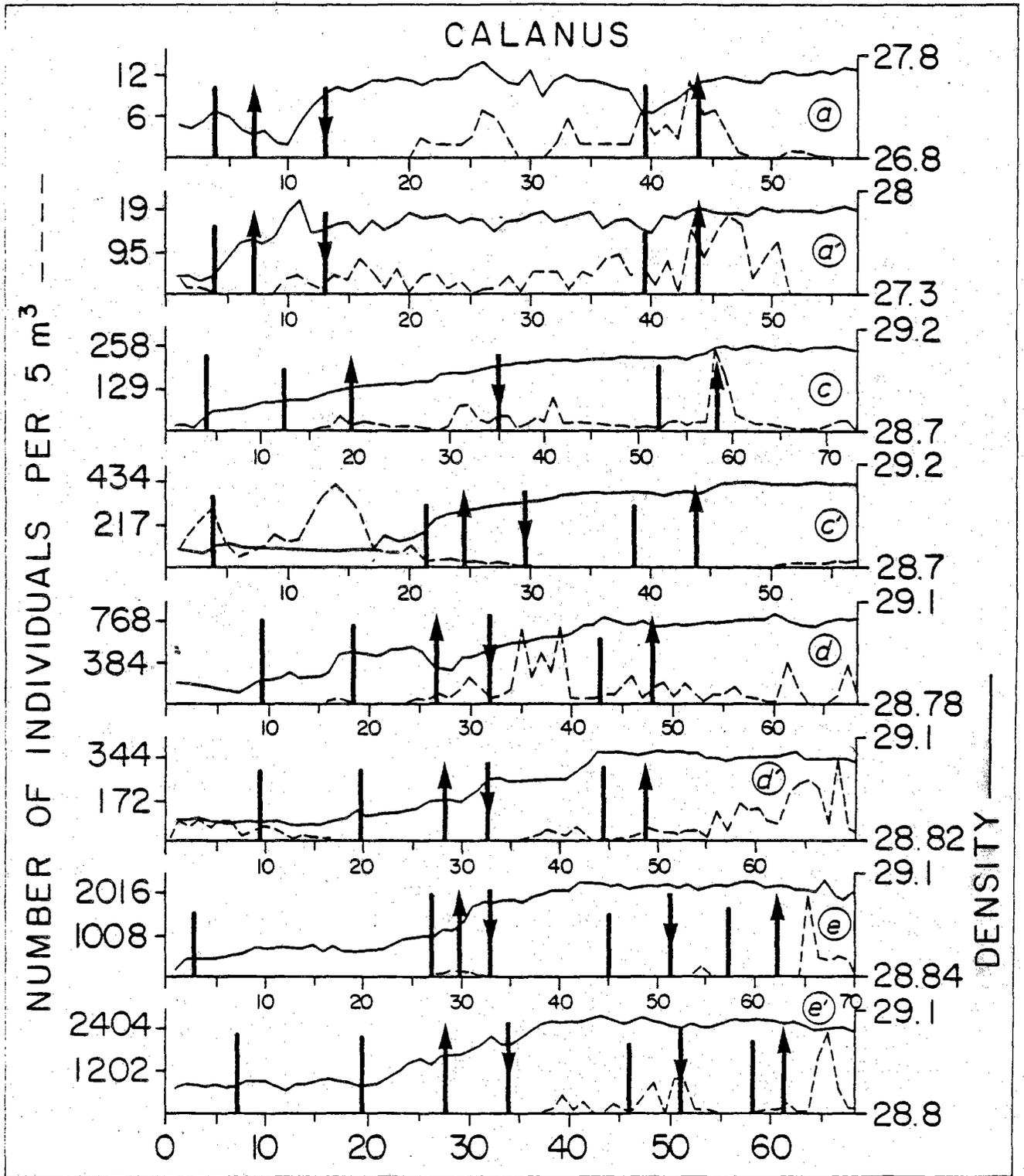




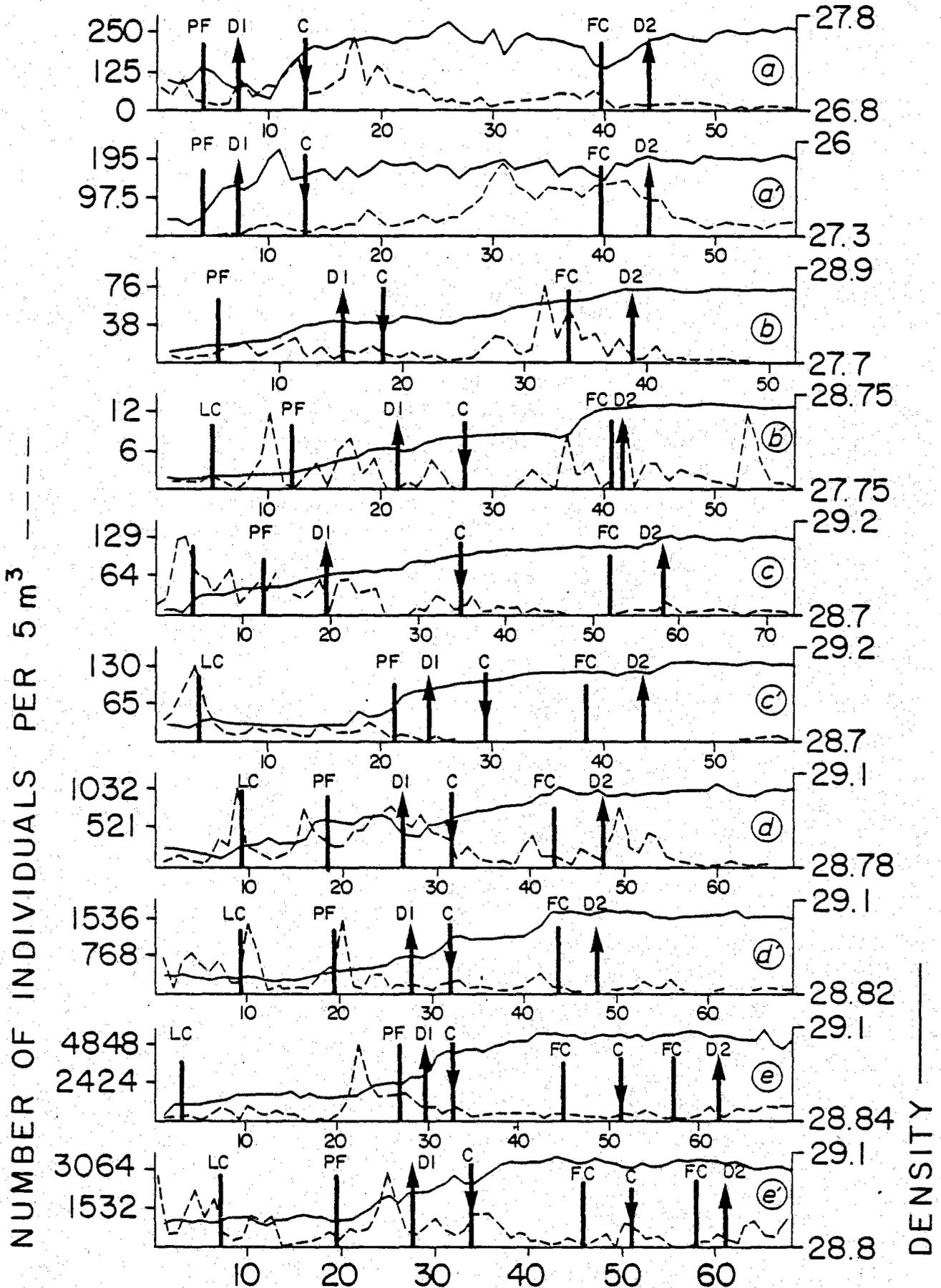


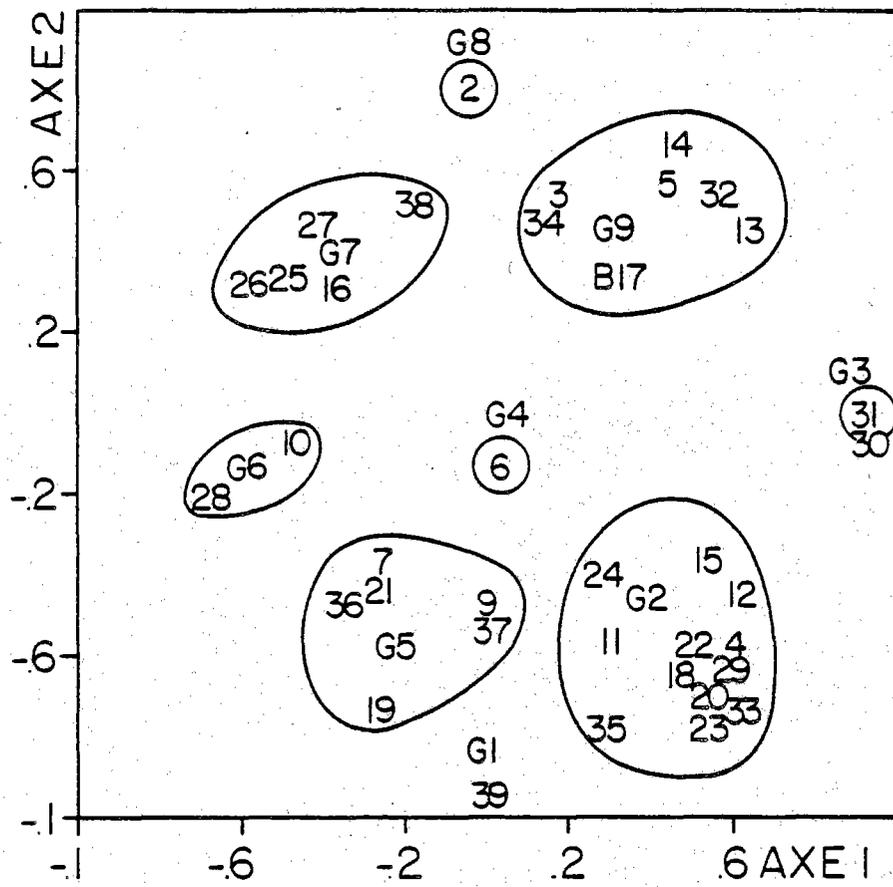


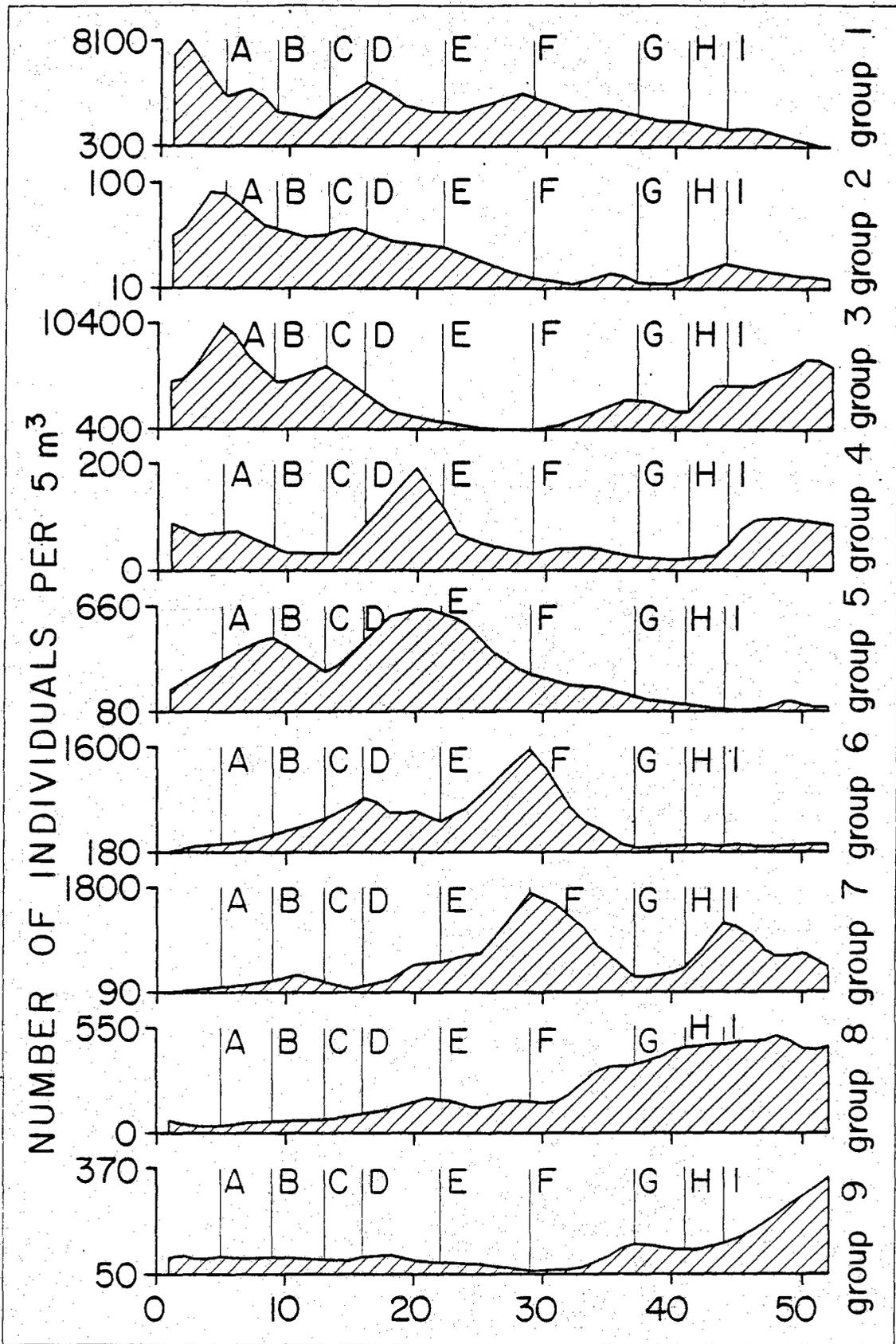


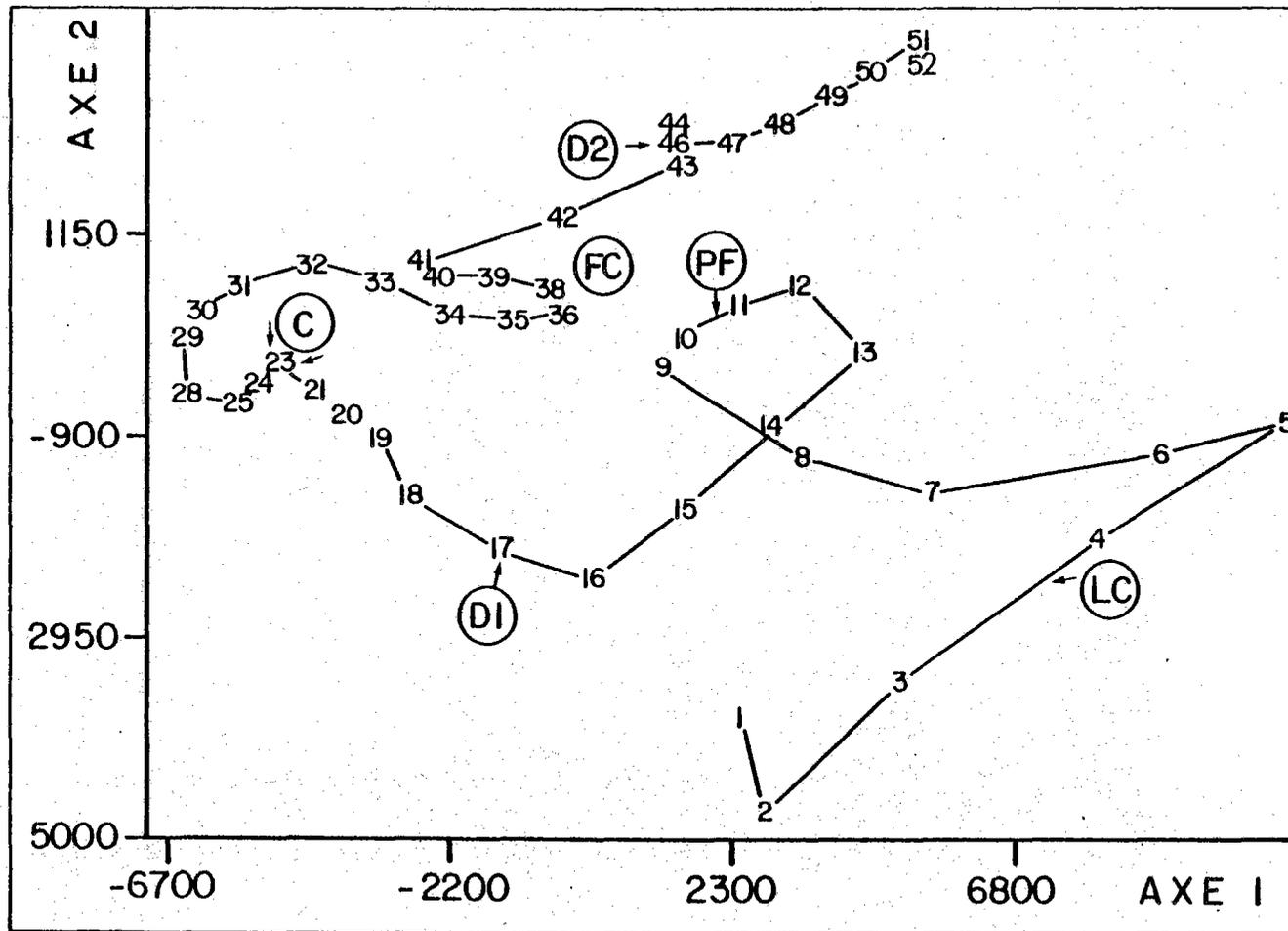


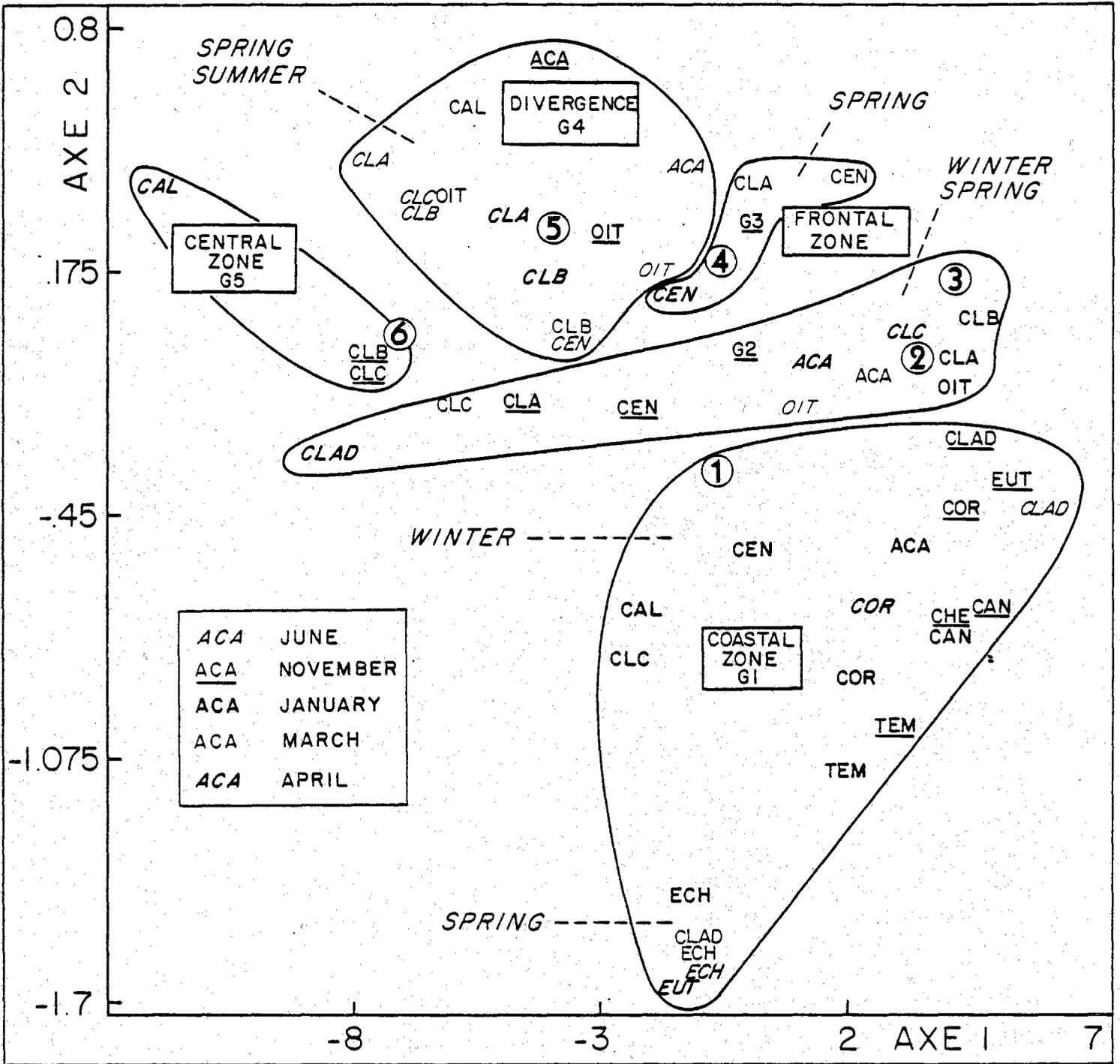
ACARTIA

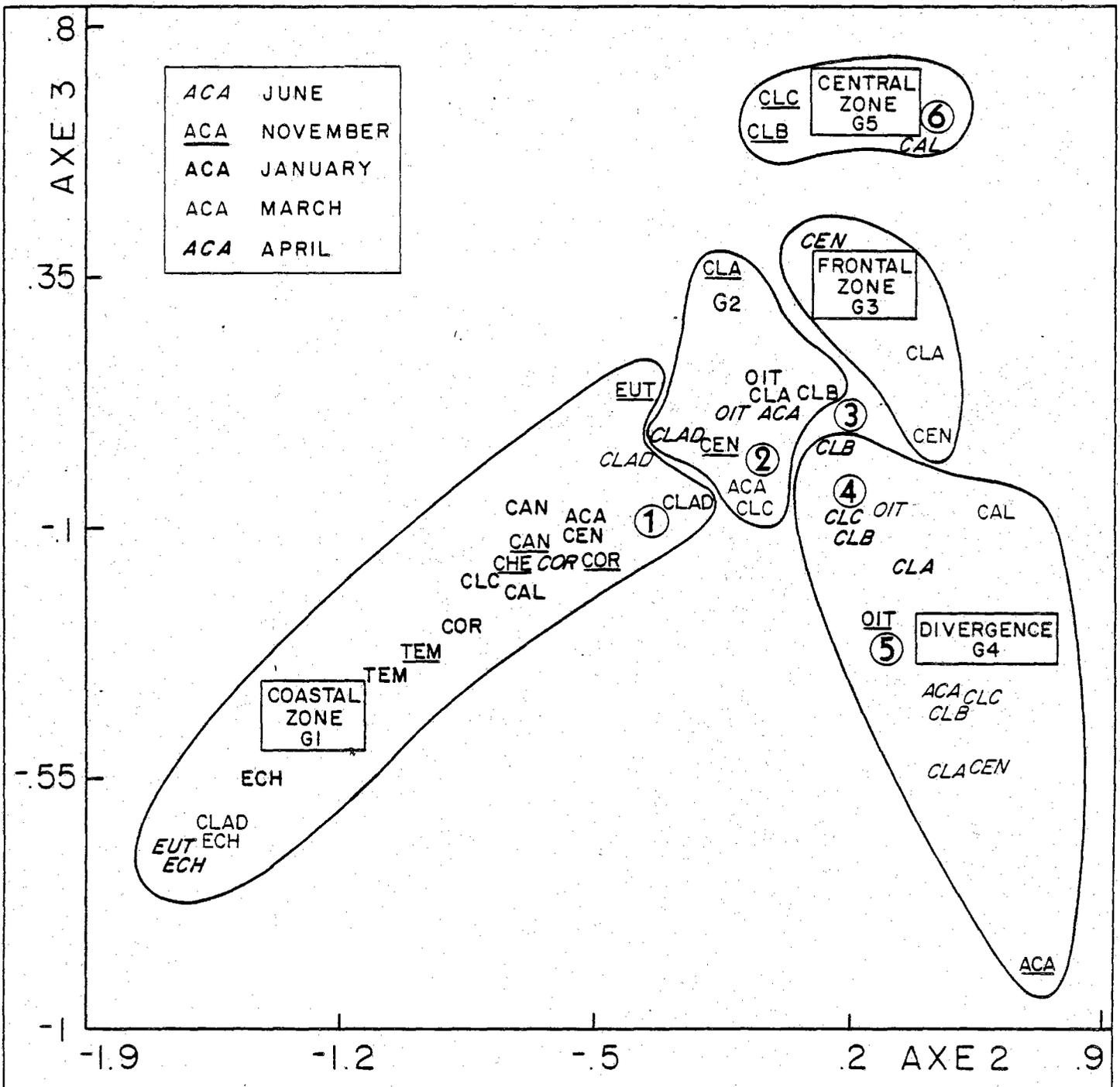












	JUNE				NOVEMBER				JANUARY				EARLY MARCH				LATE APRIL			
	S m	n:57 σ	R m	n:57 σ	S m	n:52 σ	R m	n:57 σ	S m	n:73 σ	R m	n:67 σ	S m	n:68 σ	R m	n:69 σ	S m	n:70 σ	R m	n:68 σ
<i>Calanus helgolandicus</i> C6	1.7	2.5	3.9	4.3					23.2	38.4	75.0	106.7	104.7	151.5	48.9	67.5	71.2	259.2	180.1	407.5
<i>Calanus helgolandicus</i> C1										+			39.7	39.9	8.4	14.0	26.9	52.2	12.7	25.9
<i>Calanus helgolandicus</i> C2										+			67.1	60.9	15.8	21.6	50.3	72.2	26.7	36.2
<i>Calanus helgolandicus</i> C3													57.2	55.8	20.5	25.0	60.7	83.1	53.4	60.6
<i>Calanus helgolandicus</i> C4													63.1	56.3	35.5	40.2	26.4	57.6	43.0	61.0
<i>Calanus helgolandicus</i> C5													112.5	124.1	54.2	77.9	51.6	203.8	84.1	407.0
<i>Neocalanus gracilis</i>											5.4	7.6								
<i>Nannocalanus minor</i>					4.6	7.4	8.0	12.5			14.8	24.9			2.8	4.6				
<i>Eucalanus</i> spp.											10.9	15.6								
<i>Calocalanus</i> spp.													3.2	6.0						
<i>Clausocalanus</i> A	44.5	52.2	55.5	38.4	20.1	14.6	101.7	88.5	38.5	35.0	14.4	18.1	427.0	462.4	119.2	135.0	275.4	339.2	327.9	482.6
<i>Clausocalanus</i> B	321.6	245.7	225.7	151.0	37.9	32.5	209.8	254.6	253.1	227.3	90.8	80.7	910.2	1447.7	1321.5	1307.8	695.6	882.1	874.8	869.1
<i>Clausocalanus</i> C	376.4	256.3	356.6	239.9	12.0	12.5	43.6	61.6	48.5	72.8	492.2	560.1	1566.8	1768.2	6800.9	4858.5	944.2	1662.2	16514.9	13814.4
<i>Euchirella</i> spp.																				
<i>Euchaeta</i> spp.																				
<i>Scoteseithricella</i> spp.																				
<i>Temora styliifera</i>					68.2	217.1	49.9	113.1	9.6	16.5	25.7	51.8								
<i>Pleuromamma</i> spp.																				
<i>Centropages typicus</i> Ad.	36.5	38.8	68.7	54.1	49.2	52.7	54.3	55.6	7.5	7.2	7.8	13.8	272.9	352.1	68.6	40.1				
<i>Centropages typicus</i> juv.																				
<i>Lucicutia</i> spp.																				
<i>Heterorhabdus</i> spp.																				
<i>Candacia</i> spp. Ad+juv.																				
<i>Acartia clausi</i>	48.5	44.3	55.5	45.6	11.4	13.5	2.2	2.9	21.0	27.1	12.2	22.4	248.8	230.7	216.2	291.8	581.4	674.5	704.6	632.0
<i>Euterpina acutifrons</i>							3.3	6.8							2.5	7.2	1.4	3.2	1.3	2.5
<i>Oithona</i> spp.	929.3	463.7	524.1	318.8	13.1	14.2	11.3	11.9	55.4	56.8	38.6	49.9	1546.5	1272.3	414.6	342.7	126.2	185.6	83.6	138.1
<i>Clytemnestra</i> sp.																				
<i>Oncaea</i> spp.																				
<i>Sapphirina</i> spp.					1.8	4.4	2.8	9.0												
<i>Corycaeus</i> spp.					12.9	19.1	8.3	13.9	6.5	10.4	13.7	18.3								
<i>Siphonophora</i>	2.7	2.8	0.7	1.3									6.3	8.8	5.6	6.1	16.8	2.3	8.5	17.3
<i>Cladocera</i> s	15.5	33.1	18.8	37.6	26.8	58.8	13.6	29.6					5.8	24.8	22.3	43.8	0.6	1.3	0.3	2.0
<i>Ostracoda</i>					2.0	4.8							2.0	3.2	1.8	4.6				
<i>Euphausiids</i> ad+juv.							4.4	4.4	4.4	5.8	5.8	6.4								
<i>Crustacean</i> larvae					2.9	6.3			6.6	13.8	2.1	1.7	59.0	54.6	32.3	68.3				
<i>Gasteropods</i>													10.1	15.2	12.2	15.6	1.8	3.8	2.1	4.5
<i>Pteropods</i>					39.4	43.7	55.3	70.5	1.1	3.5	9.3	9.1	0.5	1.3	16.4	19.1	127.8	222.5	68.9	136.8
<i>Lamellibranch</i> larvae																				
<i>Chetognaths</i>					2.4	5.5	2.2	4.0												
<i>Appendicularians</i>	0.5	0.9	1.7	2.3	5.2	9.2	6.1	12.5												
<i>Thaliacea</i>	1.4	7.2	4.5	14.9																
<i>Echinoderm</i> larvae																				
<i>Eggs</i>									8.4	19.3	21.5	36.4	7.9	19.8	32.8	70.0	0.7	1.2	0.4	0.9
<i>Nauplius</i>																				
<i>Acanthairians</i>					15.6	21.1	21.2	45.9	9.7	16.5	7.3	5.5	14.5	11.9	15.0	13.1	1970.8	1616.3	1064.9	986.3

Appendix

Annexe n° 9 : 1987, Anisotropie des populations zooplanctoniques dans la zone frontale de Mer Ligure.

---

Anisotropie des populations zooplanctoniques dans la  
zone frontale de Mer Ligure

---

\* \*\*  
par F. Ibanez et J. Boucher

Title:

Anisotropy of zooplankton populations in the Ligurian Sea Front

Mots clés: fonction de structure, front hydrologique,  
distribution spatiale

Key words: structure function, hydrological front, spatial  
distribution

Titre courant: Anisotropie du zooplancton en zone frontale

\* Station Zoologique - CEROV - 06230 Villefranche-sur-Mer. France

\*\* IFREMER. Direction des Ressources Vivantes / (Service) Pêches

Centre de Brest. BP. 337 . 29270 Brest Cedex.

## RESUME

De fortes biomasses planctoniques, des changements de la composition spécifique des peuplements et du comportement des organismes planctoniques sont associés aux fronts hydrologiques. Nous avons voulu décrire comment se modifiaient dans la zone frontale de Mer Ligure (campagne TROPHOS, mai 1982), les répartitions des différentes populations des copépodes Calanus helgolandicus, Acartia clausi, Centropages typicus, Clausocalanus spp., Euchirella rostrata et des larves d'euphausiacées, en considérant l'échelle temporelle et diverses échelles spatiales suivant quatre directions différentes (NE/SW, NW/SE, N/S, E/W).

Les données correspondaient à des prélèvements de zooplancton et à des enregistrements de paramètres physiques en continu de subsurface obtenus sur quatre radiales traversant le front et parcourus en aller-retour. La variance de la salinité selon différentes échelles spatio-temporelles (estimée par le variogramme), a été comparée à celle de la composition intraspécifique estimée par une fonction de structure multivariable: le distogramme. L'anisotropie des structures physiques et biologiques est ainsi décrite. Si les variations de répartition spatiale sont spécifiques des groupes définis précédemment, il y a coïncidence entre les changements de distribution des différents stades et les discontinuités du paramètre physique. Dans le temps, à l'échelle de quelques heures, on trouve une concordance entre les gradients de population et les gradients de salinité, alors qu'à grande échelle les comportements s'individualisent selon les groupes spécifiques. Etant donné la complexité spatio-temporelle des

processus biologiques et physiques, cette étude propose de décrire directement les changements de population par rapport à l'échelle de variation de la salinité, traceur du front hydrologique Ligure. Même si la plupart des populations présentent des maximums de biomasse dans l'intervalle de salinité identifié à la zone frontale, des changements spécifiques ont été reconnus: Acartia clausi et les larves d'euphausiacées ont un maximum d'hétérogénéité en dehors de la zone frontale, alors que Centropages typicus, Calanus helgolandicus et Euchirella rostrata présentent une répartition en essaim avec une prépondérance des stades juvéniles dans cette même zone frontale. Néanmoins, les changements de structure de population ne sont pas toujours identiques à l'aller et au retour pour tous les groupes. Cette instabilité peut être interprétée comme la résultante des diverses réponses adaptatives des espèces confrontées aux changements hydrologiques brusques, tant horizontaux que verticaux, dans une zone de front.

## ABSTRACT

High biomass, changes of the composition of the species community and even of the behavior of zooplankton organisms are associated with hydrological fronts.

Rather than species densities, the abundances of different stages of taxonomic groups were considered namely, for Acartia clausi, Centropages typicus, Calanus helgolandicus, Clausocalanus spp., Euchirella rostrata and euphausiids larvae.

During the "TROPHOS" cruise in the Ligurian sea (may 1982), subsurface zooplankton and physical records have been made back and forth, along four parallel transects across the hydrological front.

Salinity variance related to spatio-temporal scales (given the variogram function) was compared to intraspecific composition changes estimated by a multivariate structure function, the distogram. Scales between 0 and 24 Km were investigated following four directions: perpendicular (NE/SW), parallel (NW/SE), oblique (N/S and E/W) to the transects.

Salinity gradient and pattern of population changes suggested a strong spatial anisotropy. But in spite of the specificity of the distributions, the main biological events are related to the high fluctuations of salinity.

Temporal structure function showed a fit between population and salinity gradient at a small scale, whereas, at larger scales, specific behaviors independent from hydrological variation appeared.

Given the complexity of the processes referenced in the spatio-temporal frame, structure functions have been directly

estimated, taking into account the scale of variability of salinity as index. Although most of the populations showed an increase of biomass in the frontal zone, the analysis evidenced diversity of the specific pattern distributions: outside the frontal zone, Acartia clausi and the euphausiids larvae presented a heterogeneous distribution, without any daily variations. On the contrary, Centropages typicus, Calanus helgolandicus and Euchirella rostrata showed regular patches, with dominant copepodit stages in the frontal zone.

Changes in specific composition appeared during the two-way trip for several species, even when the increase in biomass indicated their preferential frontal localisation. This instability should be interpreted as resulting from the differences of adaptative response of the organisms regarding to rapid horizontal or vertical displacements of the water masses.

## INTRODUCTION

Les fronts hydrologiques jouent un rôle capital dans la dynamique de l'écosystème planctonique. C'est à leur voisinage que se situent de fortes concentrations d'organismes et corrélativement des changements de la composition des communautés et dans le comportement des animaux eux-mêmes (Steele 1978; Herman et al. 1981; Boucher 1984). Seuls des enregistrements en continu multiparamétriques peuvent servir à quantifier les interactions entre les processus physiques et biologiques à moyenne et à petite échelle (centaines de mètres à 30 km et de l'heure à quelques jours). Le traitement numérique de ce type de données fera l'objet de cette étude.

En effet les données d'abondance du zooplancton récoltées en continu se prêtent mal à des analyses quantitatives classiques en écologie. D'une part les observations sont successivement dépendantes les unes des autres. D'autre part leur variabilité très importante est due aussi bien à l'imprécision des comptages qu'au phénomène de microdistribution in situ. La biomasse et la composition spécifique des peuplements varient à l'échelle de quelques heures sur un échantillonnage aller-retour d'une dizaine de km (Ibanez 1976). Enfin, une description fine des mécanismes qui déterminent la structure spatiale de l'écosystème implique de tenir compte des processus aux échelles spatio-temporelles supérieures et inférieures. Une analyse d'inertie donne le même poids à des informations appartenant à des échelles différentes et ne peut fournir qu'un aspect global et statique de la réalité. Par contre l'analyse spectrale permet de dissocier les échelles des processus biologiques (biomasse, production

phytoplanctoniques) et physiques comme la diffusion turbulente (Platt et al., 1970; Platt 1972). Néanmoins la condition de stationnarité indispensable pour ce type de traitement est difficilement acceptable pour l'étude d'une zone frontale caractérisée par sa très forte hétérogénéité.

Nous n'utiliserons donc pas de méthode statistique liée à des conditions d'application particulières et nous renoncerons à l'inférence statistique. La métrique de distance de corde (Orlóci, 1978) a le mérite de quantifier la dissemblance entre des observations pour un groupe donné de descripteurs, en tenant compte non de l'abondance absolue des espèces mais de leurs proportions relatives dans chaque prélèvement.

La distance de corde moyenne entre des stations séparées par des intervalles de temps et/ou d'espace de plus en plus grands définira une fonction qui traduit l'évolution de la composition d'un peuplement en fonction des échelles spatio-temporelles (Mackas et Sefton, 1982; Mackas, 1984).

L'analyse des données d'un quadrillage d'enregistrements chevauchant le front Ligur (campagne TROPHOS du 3 au 6 mai 1982), permet d'apprécier la variabilité de populations zooplanctoniques selon différentes échelles et différentes directions spatio-temporelles. La présence du front hydrologique se traduit ainsi par une anisotropie des structures planctoniques. Ceci conduit, en abandonnant la référence géographique, à calculer la fonction de dissemblance par rapport à la salinité, traceur de la structure frontale en Mer Ligur.

## MATERIEL ET METHODES

Protocole et site de l'échantillonnage

Les prélèvements de zooplancton et des enregistrements de paramètres physiques ont été effectués en continu de subsurface selon un quadrillage formé de dix radiales parallèles d'à peu près 25 km de long à intervalles d'environ 5 km (Mer Ligurée, campagne TROPHOS, 3 et 4 mai 1982). Ce trajet a été parcouru dans le sens NE/SW contre le courant moyen, puis immédiatement après, en sens contraire. Chaque parcours a duré environ 35 heures. Etant donnée la charge technique des analyses taxonomiques, seules les quatre radiales centrales de chaque trajet (numéros 4,5,6,7 à l'aller, 14,15,16,17 au retour), ont été dépouillées.

Les prélèvements de zooplancton ont été réalisés à l'aide d'un échantillonneur de type Hai (Boucher, 1984). Chaque échantillon correspond à cinq minutes de pompage, (soit à une distance parcourue de 771 mètres à cinq noeuds). 131 prélèvements ont été effectués à l'aller et 137 au retour. Les observations du retour sont numérotées dans l'ordre inverse pour établir une correspondance géographique avec celles de l'aller (figure 1).

Parmi les paramètres enregistrés, la température (in situ) et la salinité (après pompage), ont été mesurées toutes les vingt secondes par une sonde tractée conçue au Laboratoire de Physique et Chimie marine de Villefranche-sur-Mer (L.P.C.M; responsable du programme L.Prieur). Des moyennes de ces données sont calculées sur 5 minutes de mesures pour les rendre cohérentes avec les données biologiques (cf. Boucher et al., 1986, pour une description technique).

Les radiales coupent la zone frontale dont la bordure

côtière est définie d'après Prieur (1979, 1981) par un gradient horizontal de salinité compris entre  $38,20$  et  $38,30 \times 10^{-3}$  (figure 1). Cet auteur distingue du côté côtier une zone périphérique de salinité inférieure et correspondant au courant Ligure, et une zone centrale plus au large et à salinité supérieure à  $38,40 \times 10^{-3}$ .

Bien que la typologie des masses d'eau reste globalement semblable d'un parcours à l'autre (moins de deux jours d'intervalle), il est déjà clair au vu des modifications des isohalines, que des déplacements notables des masses d'eau se sont produits. En dehors des isohalines frontales bien marquées, on peut remarquer (figure 1) un noyau d'eau à  $38,40 \times 10^{-3}$  isolé au centre, qui s'est sensiblement décalé vers l'est au retour.

Un des objectifs de l'étude est d'analyser la localisation des communautés planctoniques et si celles-ci ont conservé des relations identiques vis-à-vis de la structure hydrologique traduite par les gradients halins.

#### Données biologiques retenues

Parmi les 32 catégories zooplanctoniques dénombrées, 16 ont été conservées en raison de leur relative abondance et de l'absence constatée de migration nycthémerale. Les données ont été converties en nombre d'individus par  $m^3$ . Le tableau 1 résume les caractéristiques quantitatives de ces 16 descripteurs. Les Calanus helgolandicus stades 1 et 2 n'ont pas été retenus en raison de leur rareté. Les Clausocalanus n'ont pas été déterminés au niveau spécifique étant donnée la difficulté de reconnaissance mais séparés en trois classes A, B, C, de taille décroissante (Boucher, 1984). De même, les différents stades

larvaires des Euphausiacées ont été discriminés par la taille. Préalablement à tout traitement numérique, les données biologiques ont été transformées par la fonction  $\log(x+1)$  afin de stabiliser les variances.

#### Analyse des changements de composition des populations

Nous nous proposons d'étudier principalement si la répartition des différents taxons était ou non représentative d'une structure spatiale ou hydrologique. Au lieu d'analyser chaque taxon individuellement, nous avons regroupé: quatre stades de Calanus helgolandicus et de larves d'Euphausiacées, deux stades de Centropages typicus et d'Euchirella rostrata. Les Clausocalanus, ont été également réunis car leur répartition dans la zone frontale n'est pas homogène (Boucher, 1984; Boucher et al., 1986). Seuls A. clausi adulte est considéré isolément dans cette étude.

La mesure de la ressemblance entre des échantillons permet de quantifier les variations relatives de ces populations. Cette mesure est basée sur la proximité des observations dans l'espace des descripteurs  $\mathbb{R}^m$ . La longueur du vecteur liant un point échantillon de cet hyperespace à l'origine des axes représente la densité totale d'organismes en ce point, alors que sa direction figure les relations de dominance entre les catégories. Or nous voulons comparer les changements de communauté indépendamment des variations liées à la densité des descripteurs considérés. La distance de corde (Orlóci, 1978) est une mesure de dissemblance qui a déjà été utilisée en planctologie par Mackas et Sefton (1982) et par Mackas (1984). Elle correspond à une distance

euclidienne calculée sur les abondances normées à un pour chaque échantillon. Si on appelle  $x_{ij}$  la densité de l'espèce  $i$  à la station  $j$ , on obtient après normalisation:

$$\sum_{i=1}^m x_{ij}^2 = 1 \quad ; \quad j = 1, 2, \dots, p$$

Ainsi tous les vecteurs échantillon  $j$  ont une longueur unité, leur direction restant inchangée par rapport au vecteur initial dans l'espace  $\mathbb{R}^m$ . La distance de corde s'écrit:

$$d_{jk}^2 = \sum_{i=1}^m (x_{ij} - x_{ik})^2$$

Elle est nulle (et minimum) si deux échantillons possèdent en commun les mêmes espèces dans les mêmes proportions; elle est égale à deux (et maximale) quand les espèces diffèrent totalement d'un prélèvement à l'autre. Elle permet donc de comparer les changements de peuplement d'un site à l'autre sans subir l'influence des variations locales de forte amplitude dues à une minorité d'espèces.

#### Le "distogramme"

De même que la fonction AutoD2 (Ibanez 1976, 1984) est une extension au cas multivariable de la fonction d'autocorrélation, le "distogramme" est une forme d'extension de la fonction de structure ou variogramme (Matheron, 1974). Cette dernière donne une estimation de la variance d'un processus selon différentes échelles de temps (ou d'espace). La formule du demi-variogramme s'écrit:

$$V(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_j (x_{j+h} - x_j)^2$$

$N(h)$  est le nombre de points distants de  $h$ .

Si on considère la distance de corde (au carré) moyenne  $d^2$

entre des stations comprises successivement dans des intervalles de temps (h) à des échelles de plus en plus grandes, on définit une fonction de dissemblance ou distogramme, qui mettra en évidence les modifications scalaires des communautés.

$$\bar{d}^2(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_j d_{j,j+h}^2$$

D'après Mackas (1984), le distogramme théorique en milieu turbulent s'ajuste à une parabole: pour des échelles très grandes, il n'existe plus de corrélation entre les échantillons et la dissemblance tend vers la limite maximale supérieure de la métrique. Ne disposant pas d'échantillons prélevés simultanément aux mêmes stations, la distance moyenne  $\bar{d}^2$  ne peut être calculée pour un décalage nul (h=0). On peut l'estimer en extrapolant la fonction empirique jusqu'à son intersection avec l'axe des ordonnées. Cette distance minimale reste toujours supérieure à zéro pour les données faunistiques, traduisant leur forte variabilité aléatoire (phénomène comparable à l'effet de pépite des variogrammes). On calculera le distogramme soit à partir de la composition des espèces (variations de composition taxonomique soit, pour une espèce donnée, à partir de la composition en stades de développement (variation de la structure d'âge de cette espèce).

## RESULTATS

### 1. Anisotropie de la composition des communautés

Les distogrammes ont été estimés dans le cas de groupes rassemblant plusieurs stades de développement, et les variogrammes dans les cas univariables des A.clausii adultes et de la salinité. Distogrammes et variogrammes sont tous deux liés au

concept d'homogénéité des populations: le premier quantifie les modifications dans la composition d'une communauté, le second décrit la distribution de la variance d'un descripteur en fonction des échelles de temps et/ou d'espace. Ces deux fonctions expriment ainsi l'amplitude des variations de composition d'une population ou d'un peuplement en fonction de l'échelle d'observation. Un distogramme spatial, pour Calanus helgolandicus par exemple, donnera l'échelle en km des changements relatifs entre les répartitions des différents stades de développement, changements pouvant refléter des réponses différentes par rapport à des variations du milieu, ou bien d'autres différences de comportement: taux de croissance, compétition, besoins trophiques, possibilités de migration. Un variogramme spatial de salinité définira, lui, l'échelle dominante de la stabilité ou de son hétérogénéité. La comparaison entre l'échelle des changements de population et l'échelle des variations de paramètres du milieu (salinité par exemple) sera donc essentielle car on pourra espérer ainsi identifier et relier la structure physique frontale et le comportement spécifique des organismes.

Les fonctions de structure spatiale seront calculées pour 40 échelles variant de 600 m à 24 km par pas (h) de 600 m. On estimera la distance au carré moyenne entre des stations séparées successivement par moins de 600 m, par plus de 600 m et moins de 1200 m et ainsi de suite; 24 km correspondent à peu près à la longueur moyenne des radiales. Une fonction de structure temporelle sera définie pour des échelles allant de 20 min. à 13 h par pas de 20 min. Le pas de 20 min. correspond à quatre

stations successives en moyenne, celui de 13 h à un peu moins de la durée totale du parcours d'un quadrillage (à l'aller, la radiale 4 a débuté à 14h20 et la radiale 7 s'est terminée à 3h52 le lendemain, soit 13h32 après compte tenu des ralentissements de vitesse durant les trajets reliant une radiale à l'autre).

Nous avons estimé six fonctions de structure:

- spatiale moyenne (ou globale): basée sur l'espacement entre les stations toutes directions confondues
- spatiale dans l'axe des radiales (direction NW/SE)
- spatiale perpendiculaire aux radiales (direction NE/SW)
- spatiale obliquement aux radiales selon la direction N/S
- spatiale obliquement aux radiales selon la direction E/W
- temporelle: définie par rapport aux écarts temporels

Ces différents secteurs géographiques ont été déterminés en découpant l'espace tel que représenté à la figure 1a. Chaque observation est à tour de rôle l'origine de ce référentiel constitué de quatre axes (Wald, 1980). Identifier par exemple les observations distantes du point i entre 3 et 3,6 km, situées dans le secteur N/S, revient à tracer deux cercles concentriques situés à 3 et 3,6 km du point i et à repérer les points situés simultanément entre ces deux courbes et dans les deux secteurs angulaires symétriques définis par la direction N/S. Il est trivial de démontrer que si un point j a été reconnu, il sera par la suite inutile de le comparer au point i précédent car ces deux points seront toujours à la même distance et dans le même secteur bien que l'origine des axes ait changé. Cette propriété a l'avantage d'abréger notablement le temps de calcul.

Compte tenu des neuf groupes de descripteurs biologiques, des six fonctions de structure et des deux trajets, nous avons obtenu 90 fonctions qu'il serait difficile de représenter in extenso. Cependant une synthèse numérique a priori de ces

informations ne serait pas judicieuse à cause de la spécificité des réponses qu'elles expriment, l'échelle correspondant aux points de rupture majeurs où la forme générale de la fonction sont plus importantes que les valeurs numériques elles-mêmes. Finalement, seule une analyse qualitative semble possible, et nous avons sélectionné les exemples représentatifs des différents types de processus observés.

### La variation spatiale moyenne

#### Salinité

Les deux variogrammes de salinité à l'aller et au retour (figure 2a) ont une ordonnée nulle si on extrapole leur tendance pour  $h = 0$ . Cette absence d'effet de pépite indique que le bruit est inexistant dans ces données, contrairement aux observations biologiques. Jusqu'à une échelle de 6 km (soit un peu moins de 10 stations consécutives), les deux fonctions aller et retour sont pratiquement identiques.

Au delà de 6 km, le variogramme spatial de salinité au retour montre une très forte tendance accompagnée d'une périodicité d'environ 6 km. Cette oscillation correspond à la prise en compte successive de stations appartenant à des radiales différentes. Le premier pic (à 6 km) correspond à la comparaison de deux radiales successives, le deuxième (à 12 km) correspond à la comparaison d'une radiale sur deux, et le troisième (à 18 km) d'une radiale sur trois. Les paliers succédant à ces pics correspondent à la comparaison des stations situées sur une même paire de radiales, qui confère une certaine stabilité locale à la fonction de structure.

A l'aller la salinité est moins sensible à ce passage d'une radiale à l'autre: en effet pour les échelles inférieures à 18 km, elle ne présente que de légères inflexions. Cette analyse est vérifiée par le variogramme calculé pour la direction NE/SW, perpendiculaire aux radiales (figure 2b). La salinité est relativement stable à l'aller dans cette direction (autour de  $38,35 \times 10^{-3}$ ). En revanche au retour, plus la comparaison s'effectue entre des radiales éloignées (échelle spatiale croissante), plus la variabilité augmente (même si la salinité moyenne diminue). Ce phénomène traduit l'apparition d'un fort gradient suivant cette direction NE/SW, gradient absent quelques heures auparavant lors du parcours aller (cf. figure 1).

La forme du variogramme moyen (figure 2a) contient d'autres informations. Après une phase de croissance régulière et peu prononcée jusqu'à 17 km environ, il existe une rupture de pente, point de départ d'une tendance croissante beaucoup plus forte. Très marquée au parcours aller, cette structure est décelable bien que moins prononcée au parcours retour. Comme précédemment, ce résultat est conforté par l'analyse de la fonction de structure dans la direction correspondant au phénomène, à savoir NW/SE (parallèle aux radiales: figure 2d). La rupture de pente, marquée sur les deux parcours est reconnaissable aux mêmes abscisses (15 à 17 km). Elle est due à une forte variation de salinité, évidente lorsqu'on compare les observations de la zone marginale et frontale (échantillonnée sur près de 17 km du côté cotier), à celles de la zone périphérique (longueur 7 km).

Les changements de répartition spatiale du gradient halin

entre les parcours aller et retour sont illustrés par les variogrammes correspondant aux directions obliques par rapport aux radiales (E/W figure 2c; N/S figure 2e). Ils présentent des caractéristiques inverses: à l'aller, variation forte en E/W, faible en N/S; au retour, variation forte en N/S et faible en E/W. Ceci traduit l'extension au sud-est de la zone étudiée, d'un noyau d'eau à salinité supérieure à  $38,38 \times 10^{-3}$  tandis que le même noyau situé au centre des radiales à l'aller s'est estompé.

En résumé, la répartition spatiale des gradients halins, et par conséquent la structure hydrologique, sont globalement conservés sur la zone. Cependant au niveau local, des variations ont eu lieu pendant l'intervalle de près de 13 heures séparant les deux quadrillages, qui expriment des déplacements et/ou des variations dynamiques de la masse d'eau sur la verticale.

#### Les populations planctoniques

Une analyse similaire peut être réalisée pour les différents taxons afin de définir les échelles de variations spatiales. Comme précédemment pour la salinité, seuls quelques exemples seront commentés pour expliciter ce type de démarche, et mettre en évidence les différences qui traduisent des types particuliers de distribution spatiale.

Les euphausiacées juvéniles (tous stades compris), présentant un distogramme moyen (figure 3a) très comparable au variogramme de salinité. Les mêmes échelles spatiales de variations sont mises en évidence, ainsi que les mêmes différences de structure entre parcours aller et retour. En particulier les fonctions de structure montrent des discontinuités aux échelles 6,12,18 km, correspondant à la comparaison de radiales

successives de plus en plus éloignées (figure 3b,3c,3e). L'hétérogénéité croît avec l'éloignement entre les radiales considérées; elle est beaucoup plus marquée au retour dans les directions perpendiculaire (NE/SW figure 3b) et oblique (E/W figure 3c) par rapport aux radiales. Une même rupture de pente à l'échelle de 10-15 km est mise en évidence dans la direction NW/SE parallèle aux radiales (Figure 3d), plus marquée au retour. Elle correspond au changement de localisation du noyau de salinité supérieure à  $38,38 \times 10^{-3}$ .

Calanus helgolandicus, Centropages typicus et Euchirella rostrata (ensemble des adultes et des copépodites) présentent des maximaux d'hétérogénéité à plus petite échelle. Le distogramme moyen de Centropages typicus (figure 4a) présente une plus grande variabilité que les cas analysés précédemment. Cette variabilité correspond à la superposition d'une hétérogénéité notable à l'échelle de 12 km dans la direction NW/SE (figure 4d) déjà remarquée pour les euphausiacées et la salinité, avec une deuxième à plus petite échelle (6 km) que l'on constate dans les directions E/W (figure 4c) et N/S (figure 4e).

De même, Calanus helgolandicus (figure 5a) montre des changements importants aux échelles de 6 et 17 km qui résultent du cumul d'une variabilité apparente dans les directions oblique E/W (figure 5b) et perpendiculaire N/S (figure 5c) avec la tendance révélée par la comparaison des radiales éloignées (18 km). Dans le cas d'Euchirella rostrata l'hétérogénéité est marquée à l'échelle de 6 km (figure 5d, 5e, 5f), alors que la variabilité est constante pour des échelles supérieures (figure

5d).

Enfin notons le cas plus simple (non illustré ici), des Clausocalanus qui présentent essentiellement, à l'aller comme au retour, une tendance croissante à l'hétérogénéité quand augmente l'éloignement des stations prises en compte quelle que soit la direction considérée.

Il ressort de cette analyse des fonctions de structure une définition des échelles spatiales auxquelles chacun des paramètres ou catégories biologiques étudiés présente des discontinuités de distribution. Dans le cas de la salinité, différentes échelles correspondant au modèle hydrologique global (zones périphérique, marginale et frontale), et aux gradients halins locaux ont pu être caractérisées. Pour les populations planctoniques, des échelles de répartition variables selon les catégories taxonomiques ont été définies. Deux résultats majeurs sont donc apparus dans cette analyse: d'une part l'échelle des hétérogénéités semble liée au taxon considéré: échelle large (17 km ou plus) pour les euphausiacées et les Clausocalanus, intermédiaire ou petite (6 km) pour Calanus helgolandicus, Centropages typicus et Euchirella rostrata. D'autre part il existe une coïncidence spatiale entre les discontinuités de la structure spatiale de la salinité et celles qui correspondent aux populations zooplanctoniques.

## 2. La variation temporelle

Les variogrammes de salinité (figure 6a) sont identiques à l'aller et au retour (jusqu'à 1h30 de décalage entre les observations séparées par environ 18 échantillons successifs). Le variogramme spatial moyen indiquait une telle similitude jusqu'à 6 km

(10 observations). Ainsi à petite échelle, la cohérence entre les deux parcours est plus forte dans le temps que dans l'espace. La fonction de structure dans le temps présente à l'aller une périodicité de 3 heures, qui correspond au passage du navire dans le gradient frontal à quatre reprises. Au retour, en raison de la forme plus complexe de la bordure frontale, la périodicité est moins régulière.

Les distogrammes des différents taxons, bien que très variables, présentent des caractères communs avec la structure de la salinité.

Le variogramme d'Acartia clausi (figure 6b) est identique à l'aller à celui de la salinité: tout se passe comme si cette espèce réagissait de façon synchrone aux variations de salinité. Cependant ce phénomène est moins prononcé au retour.

Centropages typicus (figure 6c) présente au retour une oscillation déphasée par rapport à la salinité: les maximums d'hétérogénéité de distribution se situent plutôt à des échelles de faible variation de la salinité. Une tendance générale croissante de l'hétérogénéité se superpose à ce mouvement périodique. Elle correspond à une augmentation du nombre de juvéniles échantillonnés à la dernière radiale au retour, correspondant à un changement des cohortes entre les deux parcours. Les larves d'euphausiacées (figure 6d) ont aussi une tendance générale d'allure exponentielle au deuxième parcours.

L'analyse des fonctions de structure temporelles conduit principalement à souligner une certaine stabilité de la structure spatiale, car les hétérogénéités observées dans le temps

résultent plus du mode de succession des stations imposé par le parcours du navire que d'une évolution temporelle intrinsèque. A petite échelle, la similitude entre les gradients de population et de salinité est vérifiée comme pour l'analyse spatiale, tandis qu'à grande échelle ce sont des comportements spécifiques (variations de biomasse ou changement de composition intraspécifique) qui apparaissent.

### 3. Les fonctions de structure estimées par rapport à la salinité

Jusqu'à présent l'analyse des fonctions de structure conduit à une superposition, à la mise en coïncidence, des structures spatiales définies par rapport à une même référence géographique.

Une deuxième approche a donc été proposée afin de mettre en évidence directement les relations existant entre structure hydrologique et structure des populations. Elle consiste à définir des fonctions de structure de populations en fonction de l'échelle de variation d'un paramètre physique sans prendre en compte le cadre spatio-temporel.

Au lieu d'intervalles en km ou en heures, on a considéré huit classes distinctes de salinité que l'on peut relier à la classification hydrologique frontale.

La figure 7 représente les distogrammes (le variogramme pour A. clausi) et l'abondance moyenne des populations pour chaque intervalle de classe de salinité. Les limites de classe correspondant à la zone frontale de salinité ont été reportées sur le graphique.

(figure 7a)

Excepté A. clausi, toutes les populations présentent une abondance croissante dans la zone frontale, et cette variation de

biomasse est similaire pour les parcours aller et retour.

Acartia clausi présente un maximum d'hétérogénéité dans la zone marginale et un minimum correspondant à la zone frontale (figure 7a). Les variogrammes de l'aller et du retour sont presque identiques. Rappelons que dans le cas de cette espèce, la fonction de structure traduit uniquement la variabilité de l'abondance selon différentes classes de salinité. Les caractéristiques observées dépendent de la distribution spatiale de l'espèce qui est présente sur toute la zone avec des essais dont la densité est plus variable en dehors de la zone frontale. Les larves d'euphausiacées présentent des distogrammes similaires à l'aller et au retour, qui témoignent d'un maximum d'hétérogénéité des distributions dans la zone marginale (figure 7c). On retrouve chez Clausocalanus spp. un maximum d'hétérogénéité à l'aller pour des salinités supérieures à  $38,35 \times 10^{-3}$ , alors qu'il se situe en zone frontale au retour (figure 7b). Cette inversion peut s'expliquer par un changement profond de la composition spécifique de ce taxon entre les deux parcours: en consultant les données d'abondance, on constate qu'au retour les essais de Clausocalanus A et B ont disparu, alors qu'ils étaient bien représentés à l'aller en zone frontale.

Les distogrammes de Centropages typicus (figure 7d), Calanus helgolandicus (figure 7e) et Euchirella rostrata (figure 7f), ont tous des maximums en zone frontale, corrélatifs à des maximums d'abondance. Ces caractéristiques sont valables pour les deux trajets dans le cas de Centropages typicus: en zone frontale, ce sont les stades juvéniles dont les essais dominent par rapport aux stades adultes, et en dehors de cette zone on

observe la situation inverse. Il en va de même pour Calanus helgolandicus dont le maximum d'hétérogénéité à l'aller en zone frontale est provoqué par des essaims à forte proportion de copépodites 4, stade qui devient relativement rare dans les essaims situés en zone marginale. Cependant au retour on note en toute zone la forte prédominance des copépodites 5 (moins de 1% de copépodites 4), et dans ce cas, seule l'augmentation de biomasse permet de déceler une localisation préférentielle dans la zone frontale. On retrouve cette différence entre les deux parcours avec les Euchirella rostrata dont les effectifs déjà faibles à l'aller ont pratiquement disparu au retour (voir l'abondance moyenne figure 7f).

#### Synthèse et discussion

La diversité des comportements qui viennent d'être décrits illustre la perte d'information qu'introduirait une analyse globale du zooplancton: les directions préférentielles varient selon les taxons considérés et les relations interspécifiques seraient elles mêmes dépendantes des échelles et des dimensions spatio-temporelles. L'analyse qualitative détaillée des fonctions de structure, en soulignant l'anisotropie des phénomènes, permet au contraire une reconnaissance des processus sous-jacents et donne lieu à trois types de commentaires principaux:

- la forme de la tendance générale indique le degré de régularité et l'intensité des changements de population dans une direction donnée;
- les points d'inflexion marquent soit le passage d'un processus responsable de la répartition à un autre, soit la réponse biolo-

gique à une impulsion limitée dans le temps et/ou l'espace;  
 - les cycles correspondent soit à une structure en essaim de la population, soit à une périodicité induite par l'échantillonnage dans un milieu globalement homogène.

En assimilant les intervalles de variation d'un paramètre physique essentiel à une échelle de référence, on peut évaluer des fonctions de structure décrivant la distribution de la variance par rapport au paramètre physique, indépendamment de l'anisotropie spatio-temporelle. Cette méthode nous a permis dans le cas de notre étude, d'établir de manière objective les relations existant entre la structure hydrologique caractérisée par les gradients halins et la distribution des populations planctoniques. Elle s'avère ainsi plus féconde que l'analyse multivariée et que les corrélations (inutilisables ici: instabilité de la variance, absence de relations linéaires, auto-corrélation des observations successives etc.).

L'ensemble de nos résultats peuvent être résumés en tenant compte de ces principes.

A l'aller, le front de salinité est situé presque exactement dans l'axe des radiales. Toutes les espèces sont influencées par cette structure. Calanus helgolandicus, Euchirella rostrata et Centropages présentent à la fois une concentration de biomasse et un changement de répartition entre les différents stades de développement au niveau de la bordure frontale. Les euphausiacées, A.Clausi et Clausocalanus se caractérisent aussi par des variations d'abondance, mais, par contre, c'est dans la zone marginale que leur structure spatiale se modifie.

Au retour, le front a migré vers l'ouest et un gradient de

salinité supplémentaire apparaît dans l'axe perpendiculaire aux radiales. C.typicus et C.helgolandicus montrent encore une augmentation de la biomasse en traversant la zone frontale, mais seul le premier taxon montre encore une disparité de composition. En effet, la structure démographique des populations de C.helgolandicus a changé au retour et l'hétérogénéité due aux essaims, où les copépodites 4 sont très bien représentés, disparaît avec ceux-ci. Il en est de même pour E.rostrata et Clausocalanus types A et B dont les effectifs présents en zone frontale à l'aller sont très faibles au retour. Euphausiacées et A.clausii ont les mêmes caractéristiques pour ces deux parcours. Les abondances sont du même ordre de grandeur et ne permettent pas de définir si ces catégories présentent également un changement de composition de la population.

Pour les deux parcours, la distribution spatiale de chacune des populations analysées présente une localisation préférentielle conservée par rapport à la structure hydrologique. Cependant, entre les deux parcours, la répartition géographique des gradients halins s'est modifiée au niveau local, tandis que certaines populations présentent des changements démographiques correspondant à de nouveaux types de cohortes.

Une première question à résoudre serait de définir l'origine ces variations qui peut relever de plusieurs processus:

- disparition d'une partie des individus, qui n'ont pas pu survivre aux déplacements de la masse d'eau ou s'y adapter;
- évolution biologique, métamorphose synchrone des copépodites 4 de C.helgolandicus par exemple;

- dérive des essais et remplacement par des cohortes différentes mais appartenant à la même population.

Conclusions: les fonctions de structure comme méthode de traitement des données en continu

La régulation de l'écosystème planctonique par des processus physiques est liée à des échelles caractéristiques de temps et d'espace. Les premières quantifications ont été obtenues par l'analyse spectrale sur des données phytoplanctoniques (Platt et Denman, 1975) ou zooplanctoniques (Mackas et Boyd, 1979), par exemple. Mais cette technique est très contestable compte tenu de ses exigences statistiques (séries très longues, stationnaires et dont la variance est a priori finie). Par contre, les fonctions de structure (Matheron 1974) impliquent seulement que les séries aient une moyenne et une variance qui ne dépendent pas des valeurs observées elles-mêmes, mais de l'écart spatial et/ou temporel qui les sépare.

La cartographie fut une première application des fonctions de structure par le biais des équations du krigeage (Matheron 1974). Le krigeage est un algorithme qui permet de résoudre les problèmes d'interpolation en tenant compte du degré de contagion spatio-temporelle entre les observations (exprimé par le variogramme). Ce procédé a été utilisé en Océanographie physique (courantologie: Dantzier, 1976; Lamy, 1979; télédétection: Wald, 1980; Gohin, 1986), en Océanographie biologique (méduses: Conan, 1985; chetognathes: Ibanez, 1985; larves et oeufs de poissons: Gohin, 1986).

Indépendamment de ces applications cartographiques, le

variogramme s'avère un outil efficace pour la reconnaissance des échelles de covariation maximale entre des processus physiques et biologiques. L'extension multivariée, le distogramme, est une approche synthétique particulièrement bien adaptée à l'étude des structures écologiques. Cette fonction permet de suivre dans le temps et dans l'espace l'évolution des proportions des différentes tranches d'âge d'une population, par exemple, et de la comparer aux changements du milieu à différentes échelles. Une application du distogramme aux séries chronologiques pluriannuelles en benthologie (Dauvin et Ibanez, 1986) a permis de détailler les stratégies démographiques de six groupes trophiques macrobenthiques, en fonction de l'impact des changements de l'environnement, notamment la pollution par les hydrocarbures due au naufrage de l'Amoco Cadiz au printemps 1978.

L'analyse des données spatiales est rendue plus complexe par l'anisotropie des structures tant biologiques que physiques. Ainsi les gradients de salinité horizontaux dans une zone frontale présentent des directions préférentielles plus ou moins stables. Les essais de plancton ne peuvent plus être aujourd'hui assimilés à des taches circulaires (hypothèse retenue auparavant dans les études par l'analyse spectrale). Ces agrégats forment des nuages dont la dispersion est plus ou moins accentuée selon certaines directions. Il semble donc nécessaire de se représenter les changements des propriétés physiques et les variations des répartitions des organismes successivement selon plusieurs orientations spatiales.

Nous sommes loin d'avoir abordé dans cette étude toutes les possibilités d'analyse des données par les fonctions de

structure. L'estimation d'une fonction de structure temporelle dans chaque direction spatiale permettrait d'évaluer la vitesse des déformations spatiales: les changements de forme du front hydrologique, les modifications de la distribution des organismes.

Allant plus loin, on pourrait imaginer le calcul d'une fonction de structure temporelle dans chaque direction et pour certains décalages spatiaux. Pour chaque direction, on pourrait alors mesurer le degré de stabilité des structures pour une échelle spatiale donnée. Cette analyse permettrait peut être de résoudre le problème de l'estimation du temps de persistance des essais.

Ces algorithmes ne pouvaient pas être développés à partir de nos données, car ils nécessitent un échantillonnage très dense et très régulier (ou aléatoire) de la surface horizontale, et non une sélection des observations selon une seule direction préférentielle (l'axe des radiales NW/SE pour la campagne TROPHOS). Pratiquement, une planification correspondant à un réseau serré de stations (maillage carré ou hexagonal) devrait être mis en oeuvre.

En complément à ces études de texture spatio-temporelle, nous avons montré l'intérêt de pouvoir s'affranchir du cadre géographique, afin de décrire directement les changements biologiques par rapport à l'échelle des variations d'un paramètre physique essentiel. Dans notre exemple seule la salinité a été retenue car elle identifie parfaitement la structure frontale de Mer Ligure, mais il est concevable dans d'autres travaux

d'estimer des fonctions de structure par rapport à plusieurs variables physiques: la variabilité de la chlorophylle pourrait être ainsi mise en parallèle avec les changements simultanés de la salinité, de la température et des sels nutritifs, voire de la biomasse zooplanctonique.

Soulignons enfin que la liste des algorithmes dérivés des fonctions de structure est loin d'être close. Il est possible d'envisager bien d'autres métriques que le distogramme. Toutes les métriques de distances, de similitudes, uni- ou multivariées, qui sont courantes en écologie pourraient être utilisées sous l'angle de la description de l'anisotropie des structures et de leur complexité à différentes échelles.

Les fonctions de structure semblent ouvrir la voie vers un nouveau type d'analyse des données écologiques, tant pour la description des phénomènes que pour la modélisation des écosystèmes, tout en contribuant à une meilleure compréhension du problème de l'échantillonnage du domaine marin.

#### Remerciements

Nous tenons à remercier L.Prieur qui a mis à notre disposition les résultats des mesures hydrologiques en continu enregistrés pendant la campagne "TROPHOS". Nous remercions également les officiers et l'équipage du N.O. "NOROIT" pour leur assistance au cours de cette campagne, et C.Sigaut pour la mise au point des figures. Cette recherche s'inscrit dans le programme du GRECO 034 et de l'IFREMER, projet 111121.

## BIBLIOGRAPHIE

- Boucher J., 1984. Localization of zooplankton populations in the Ligurian marine front: role of ontogenic migration., *Deep Sea Res.*, 29, 953-965
- Boucher J., Ibanez F., Prieur L., 1986. Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea front., *J.mar.res* (sous presse)
- Conan G.Y., 1985. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques., *International Council for the Exploration of the Sea; Shellfish Committee; Communication C.M 1985/k*, 30, 24pp
- Dantzler H.L., 1976. Geographic variations in intensity of the North Atlantic and North Pacific oceanic eddy fields., *Deep-sea Res.*, 23, 783-794
- Dauvin J.C., Ibanez F., 1986. Variations à long terme (1977-1985) des peuplements des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche Occidentale): analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia* (sous presse)
- Gohin F., 1986. Analyse géostatistique et cartographie des champs thermiques de surface en mer à partir d'observations par bateau et par télédétection spatiale., *Biométrie et Océanographie*. Ed. Legay J.A. et Tomassone R. (sous presse)
- Gohin F., 1986. Application de la méthode de géostatistique à l'analyse des données de la campagne de prospection d'oeufs et de larves de maquereaux., *Rapp.int.IFREMER Nantes*
- Herman A.W., Sameoto D.D., Longhurst A.R., 1981. Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf break South of Nova Scotia., *Canadian Journal of Fisheries and*

- Acquatic Sciences, 38, 1065-1076
- Ibanez F., 1976. Contribution à l'analyse mathématique des événements en écologie planctonique., Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 72, 1-96
- Ibanez F., 1984. Sur la segmentation des séries chronologiques planctoniques multivariées., Océanologica Acta, 7, 481-491
- Ibanez F., 1985. Application de géostatistiques au traitement des chroniques planctoniques., J. Rech. Océanogr., 10, 18-21
- Lamy A., 1979. Etude de l'évolution d'un tourbillon par l'analyse objective. Rapp. int. Laboratoire d'Océanographie Physique du Muséum Paris, 79, 20pp
- Mackas D.L., Boyd C.M., 1979. Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity., Science, 204, 62-64
- Mackas D.L., Sefton H.L., 1982. Plankton species assemblages off southern Vancouver Island: geographic pattern and temporal variability., J. mar. res., 40, 1173-1200
- Mackas D.L., 1984. Spatial autocorrelation of plankton community composition in a continental shelf ecosystem., Limnol. Oceanogr., 29, 451-471
- Matheron G., 1974. Application de la théorie des variables régionalisées., Cah. C.M.M. Fontainebleau, 5, 1-212
- Orlóci L., 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Junk
- Platt T., Dickie L.M., Trites R.W., 1970. Spatial heterogeneity of phytoplankton in a nearshore environment., J. Fish. Res. Bd. Can., 27, 1453-1473
- Platt T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence., Deep-sea Res., 19, 183-187

- Platt T., Denman K.L., 1975. Spectral analysis in Ecology., Ann.Rev.Ecol.Syst., 6, 189-210
- Prieur L., 1979. Structures hydrologiques, chimiques et biologiques dans le bassin Liguro-Provençal., Rapp.comm.int.Mer Medit., 25-26, 75-76
- Prieur L., 1981. Hétérogénéité spatio-temporelle dans le bassin Liguro-Provençal., Rapp.comm.int.Mer Medit., 27, 177-179
- Steele J.H., 1978. Some comments on plankton patches. In: Spatial pattern in plankton communities. J.H. Steele, editor, Plenum Press, New York, 1-20
- Wald L., 1980. Utilisation du satellite NOAA 5 à la connaissance de la thermique océanique. Etude de sa variation saisonnière en Mer Ligure et de ses variations spatiales en Méditerranée., Thèse 3ème Cycle, Univ. Paris 6

Tableau 1.

Moyennes,  $\bar{X}$ , écarts types S, pourcentages de zéros pour les abondances au  $m^3$  des 16 espèces retenues. La variable 1 désigne Calanus helgolandicus, les trois suivantes sont les copépodites de cette même espèce, 5,6,7 désignent trois catégories de Clausocalanus rangées par taille décroissante, 8 et 9 correspondent aux Euchirella rostrata juvéniles et adultes, 10 représente les Acartia clausi, 11 et 12 représentent Centropages typicus adultes et juvéniles, la catégorie 13 réunit les larves d'euphausiacées dont le stade n'a pas été identifié, 14 et 15 correspondent aux stades furcilia 1 et 2 (en fonction de la taille), 16 désigne le stade caractéristique calyptopis.

Table 1.

Mean,  $\bar{X}$ , standard deviation S, percentages of zeros for the 16 species abundances in  $m^3$ . The first variable corresponds to Calanus helgolandicus, 2,3,4 are the copepodits of this species, 5,6,7 are the categories of Clausocalanus spp., arranged in decreasing order of size, 8 and 9 correspond to the adults and juvenils of Euchirella rostrata, 10 represent Acartia clausi, 11 and 12 are the adults and juvenils of Centropages typicus, 13 gathers all the non identified larvae of euphausiids, 14 and 15 are the stages 1 and 2 of furcilia following their size, 16 represent the typical calyptopis stage.

	ALLER			RETOUR		
	$\bar{X}$	s	% de zéros	$\bar{X}$	s	% de zéros
1 <u>C. helgolandicus</u>	8	15	45	4	9	46
2 copépodites 5	1320	2941	2	2284	3643	0
3 copépodites 3	9	16	21	3	7	49
4 copépodites 4	130	238	11	176	317	1
5 <u>Clausocalanus</u> A	100	163	3	51	50	1
6 <u>Clausocalanus</u> B	90	109	0	23	19	4
7 <u>Clausocalanus</u> C	1029	1056	0	290	367	0
8 <u>E. rostrata</u> (juv)	9	16	44	1	1	70
9 <u>E. rostrata</u> (ad)	7	24	57	1	2	87
10 <u>A. clausi</u>	128	141	2	52	41	1
11 <u>C. typicus</u> (ad)	332	450	0	98	79	0
12 <u>C. typicus</u> (juv)	433	470	0	258	220	0
13 Euphausiacées (lar)	356	361	0	194	214	7
14 Euphausiacées (s1)	65	77	5	39	41	17
15 Euphausiacées (s2)	32	46	5	10	14	19
16 Euphausiacées (cal)	5	13	56	3	6	63

Figure 1. Tracé des isohalines à l'aller (1a) et au retour (1b). Les trajets du navire ont été également représentés. Les chiffres reportés à l'extrémité de chaque radiale indiquent les numéros des stations. La figure 1a montre le découpage de l'espace en huit secteurs utilisés pour l'analyse numérique.

Figure 1. Representation of the salinity field for the two successive cruises (1a and 1b). The course of the ship is also indicated. Numbers set at the extremities of each transect correspond to the number of stations. The plot 1a shows the space segmentation in eight sections necessary for numerical analysis.

Figure 2. Tracé du variogramme de salinité en tirets pour le parcours aller et en traits pleins pour le parcours retour jusqu'à un décalage de 24 km. Les ordonnées sont en  $\text{mg}^2 \cdot \text{m}^{-6} \cdot 100$ , les abscisses en km. 2a: variogramme spatial moyen. 2b: variogramme dans la direction NE/SW, perpendiculaire aux radiales (en bas). Valeurs moyennes de la salinité pour les différentes échelles spatiales (en haut). L'ordonnée correspond aux deux premières décimales en  $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot 100$ . 2c: variogramme dans la direction E/W oblique à 45°. 2d: direction NW/SE parallèle aux radiales. 2e: direction N/S oblique à 45°.

Figure 2. Graph of the salinity variogram over a 24 km phase. Forward course: broken lines; backward course: solid lines. Units for the Y axis correspond to  $(\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} \times 100)$  and to km for X axis. 2a: averaged spatial variogram. 2b: lower plot variogram in the NE/SW direction, perpendicular to the

transects, upper plot, mean of salinity versus spatial scale. Y units are the two decimals of salinity in  $\text{mg.} \cdot \text{m}^{-3} \cdot 100$ . 2c: Variogram in the E/W direction oblique at  $45^\circ$ . 2d: NW/SE direction parallel to the transects. 2e: N/S direction oblique at  $45^\circ$ .

Figure 3. Distogrammes spatiaux correspondant aux larves d'euphausiacées en tirets à l'aller, en traits pleins au retour. Abscisses en km, ordonnées en logarithmes d'abondance au carré multipliés par 10. 3a: distogramme spatial moyen. 3b: distogramme dans la direction NE/SW. 3c: direction E/W. 3d: direction NW/SE. 3e: direction N/S.

Figure 3. Spatial distograms of euphausiids larvae, first course, broken lines, return, heavy lines. X units are in km, Y axes corresponds to squared logarithms of abundances multiplied by 10. 3a: averaged spatial distogram. 3b: distogram in the NE/SW direction. 3c: E/W direction. 3d: NW/SE direction. 3e: N/S direction.

Figure 4. Distogrammes spatiaux correspondant à Centropages typicus, adultes et juvéniles. Même légende que la figure 3.

Figure 4. Spatial distograms for Centropages typicus, adults and juvenils. Same caption as figure 3.

Figure 5. Distogrammes spatiaux pour Calanus helgolandicus (adultes et copépodites 3,4,5) en haut, et pour Euchirella rostrata (adultes et juvéniles) en bas. Même légende que pour la figure 3.

Figure 5. Upper plot, spatial distograms for Calanus helgolandicus (adults and copepodits 3,4,5), lower plot for

Euchirella rostrata (adults and juvenils). Same coordinates as figure 3.

Figure 6. Fonctions de structure temporelles jusqu'à un décalage de 13 heures pour chacun des trajets. Les unités sur l'axe des X sont les heures. 6a: variogramme temporel de la salinité. 6b: variogramme temporel pour Acartia clausi. 6c: distogramme temporel pour Centropages typicus. 6d: distogramme temporel pour les euphausiacées. Mêmes figurés et mêmes ordonnées que la figure 3.

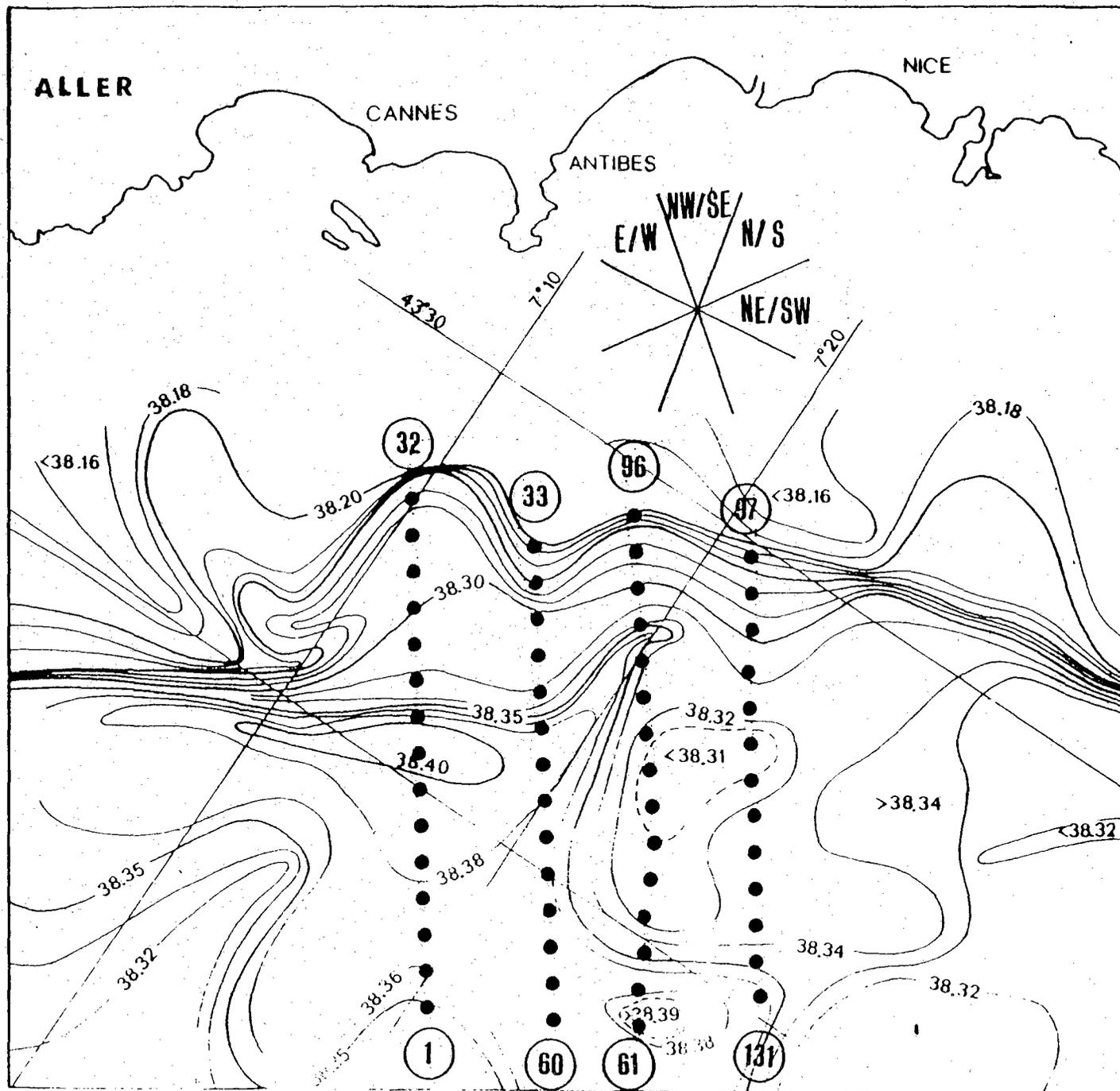
Figure 6. Temporal structure functions over 13 hours phase for each of the two courses. X units are hours. 6a: temporal variogram of salinity. 6b: temporal variogram for Acartia clausi. 6c: temporal distogram for Centropages typicus. 6d: temporal distogram for the euphausiids larvae. Same ordinates as for figure 3.

Figure 7. Variogramme d'Acartia clausi (7a), et distogrammes de Clausocalanus spp. (7b), des larves d'euphausiacées (7c), de Centropages typicus (7d), de Calanus helgolandicus (7e) d'Euchirella rostrata (7f), en fonction de huit classes de salinité, représentés dans la partie supérieure de chaque diagramme. La partie inférieure correspond à la moyenne des logarithmes des abondances de chaque espèce pour chaque tranche de salinité. Le parcours aller est en tirets, le retour en traits pleins. Deux traits verticaux en pointillés marquent les limites de la salinité en zone frontale (entre  $38,20$  et  $38,30 \times 10^{-3}$ ). L'abscisse correspond aux deux premières décimales de salinité. Mêmes ordonnées que la figure 2. Pour les graphiques représentant la biomasse seule la valeur

minimale est figurée en ordonnée.

Figure 7. Upper part of each plot corresponds to the variogram of Acartia clausi (7a), and to the distogram for Clausocalanus (7b), euphausiids larvae (7c), Centropages typicus (7d), Calanus helgolandicus (7e), Euchirella rostrata (7f). Lower part represents the mean of logarithmic abundances of each species and each classes of salinity. Forward course is draw with dashed line, backward by heavy line. Two dotted vertical lines indicate the frontal limits of salinity between  $38.20$  and  $38.30 \times 10^{-3}$ . X units correspond to the first two decimals of salinity and ordinates of the upper diagrams are similar to those of figure 2. Only one minimal ordinate is related to the density of species in the lower plots.

Figure 1a  
(en cours de réflexion)



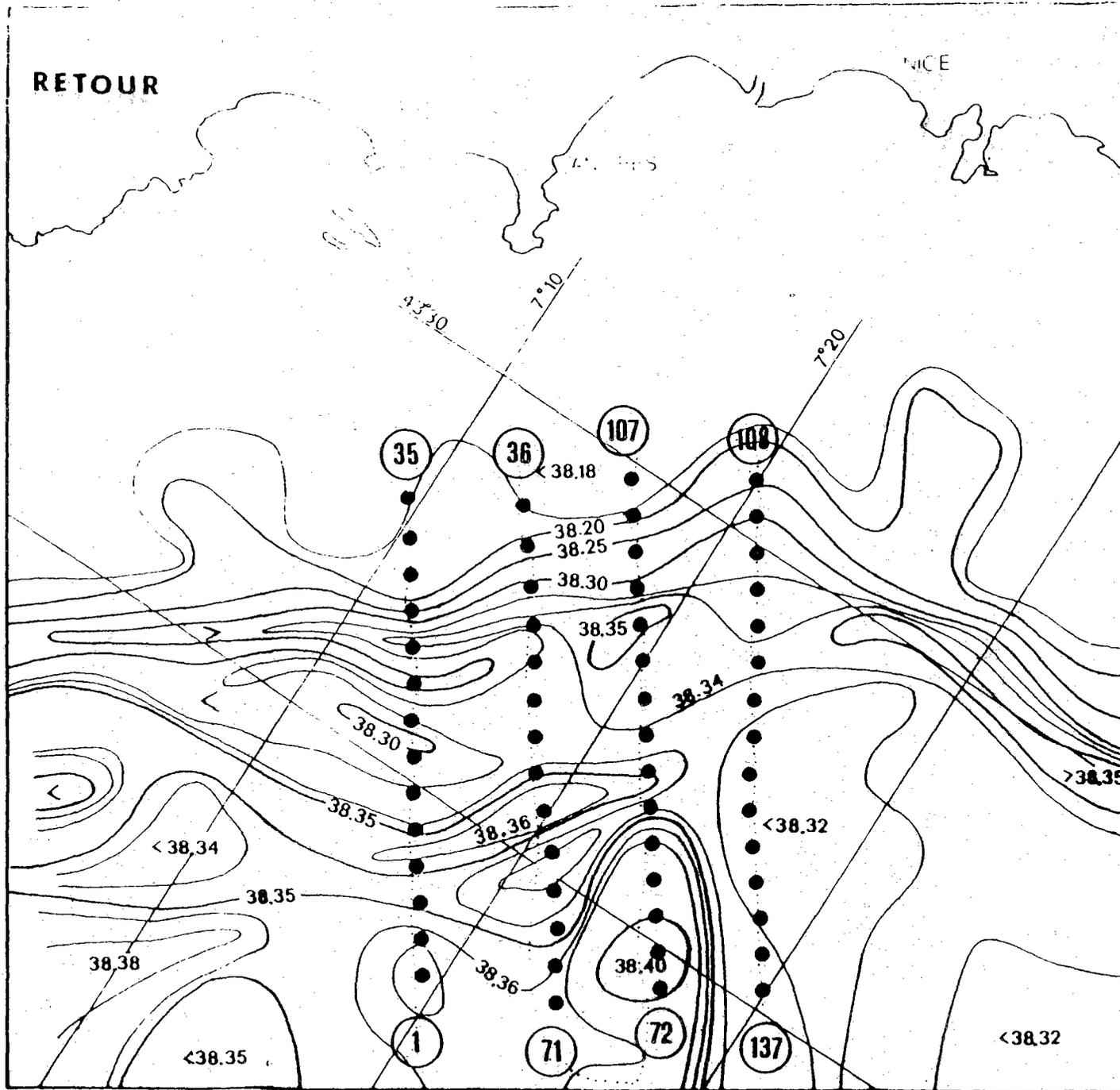
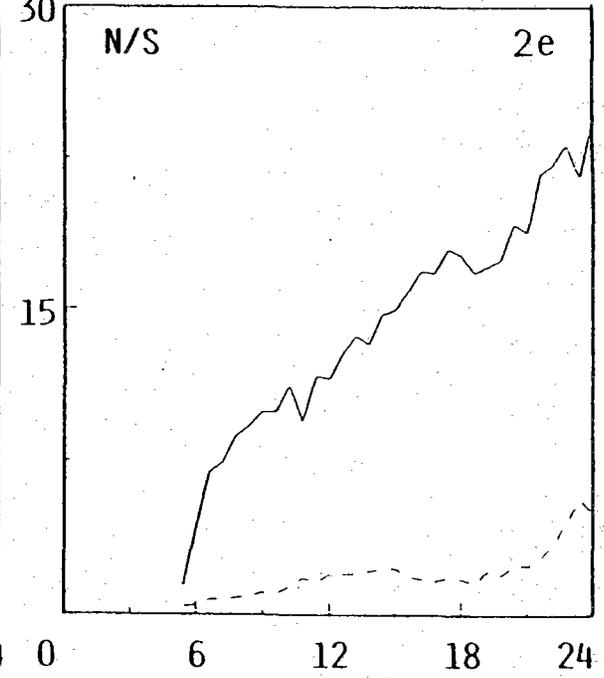
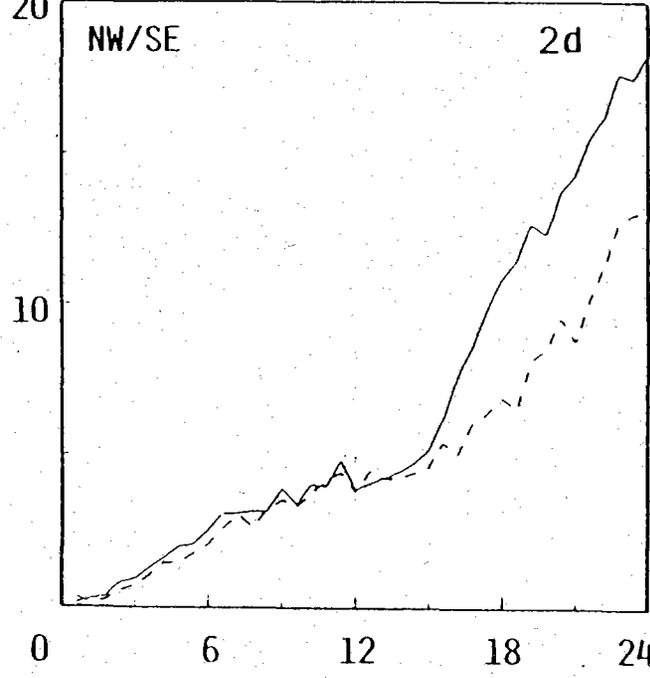
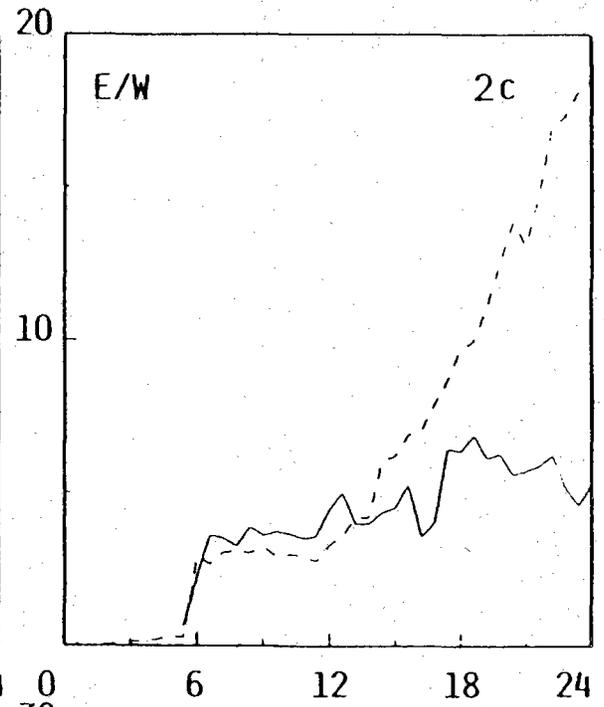
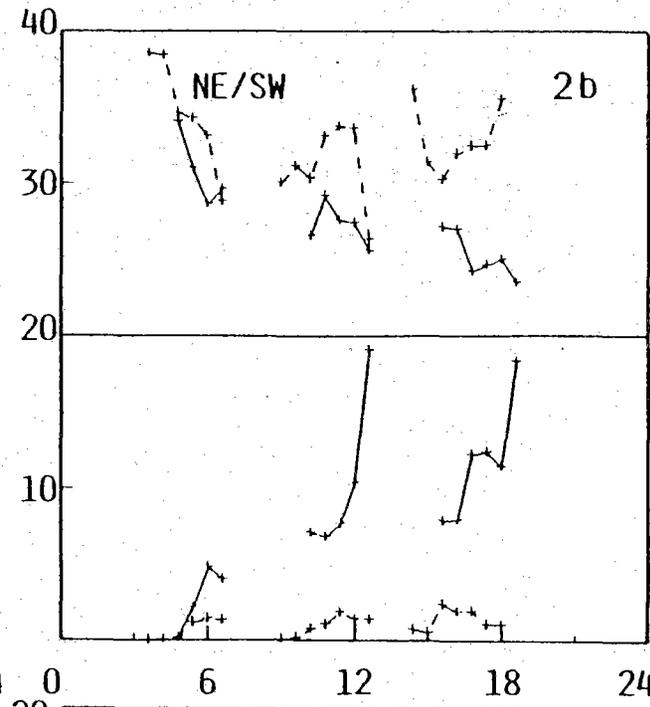
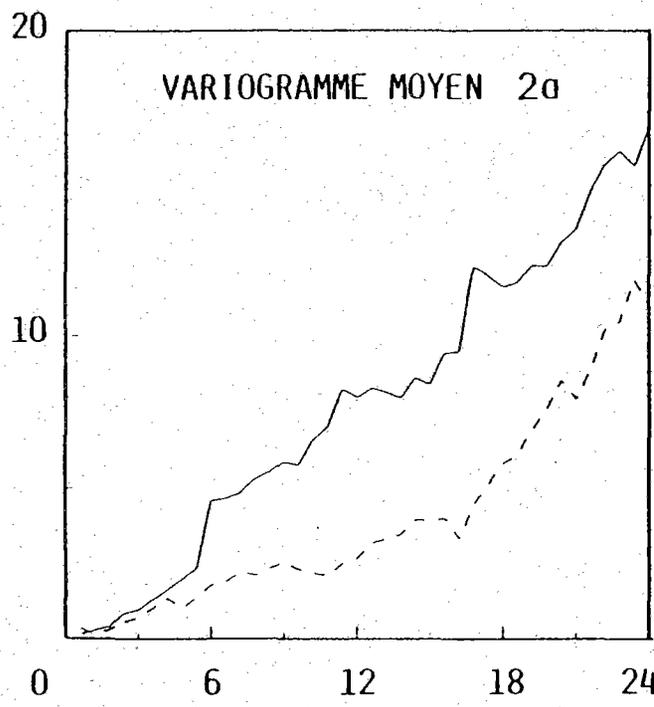
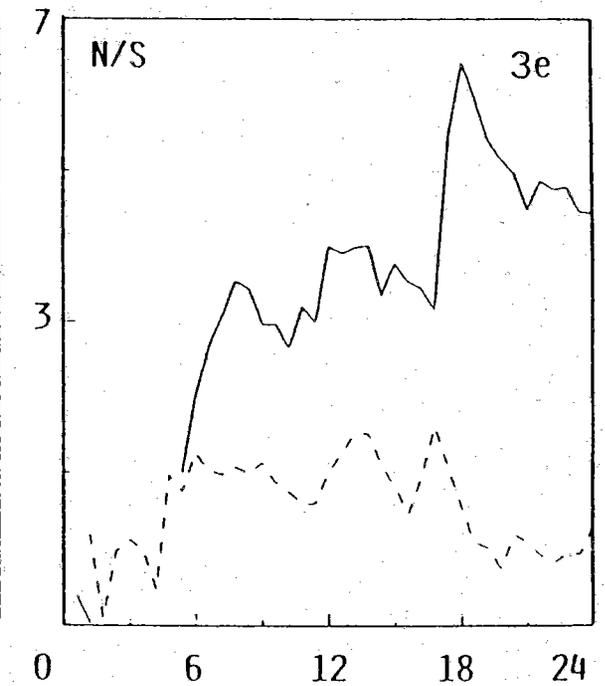
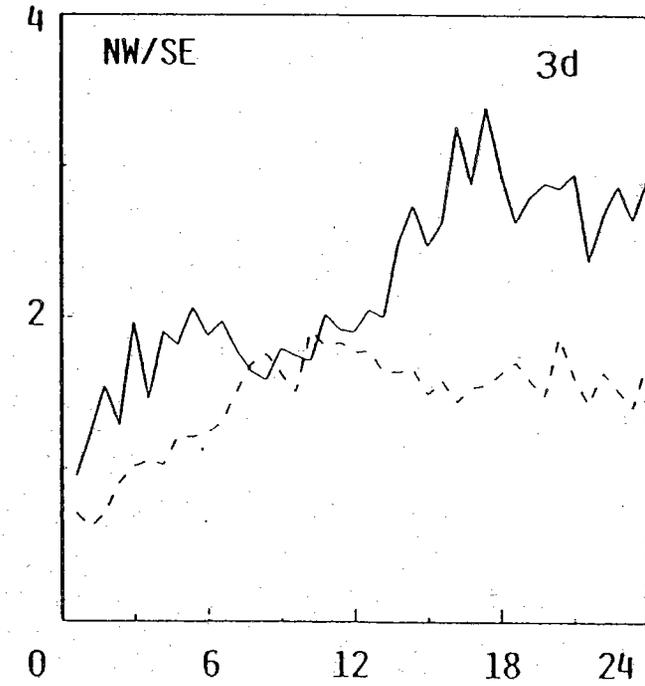
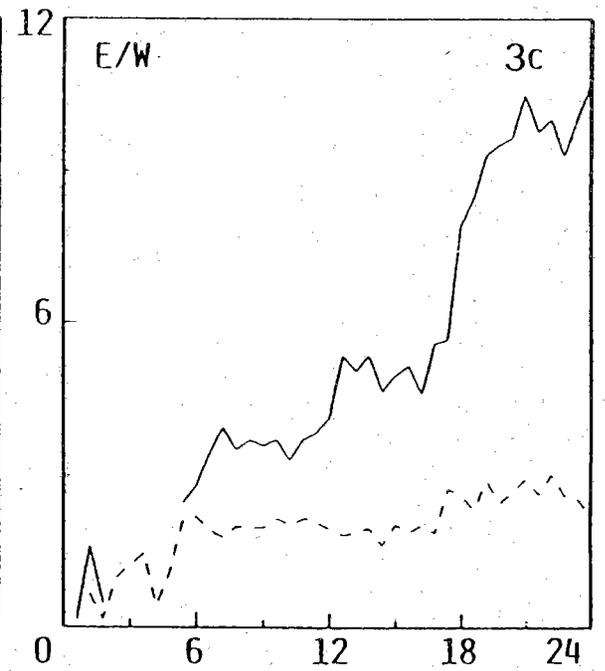
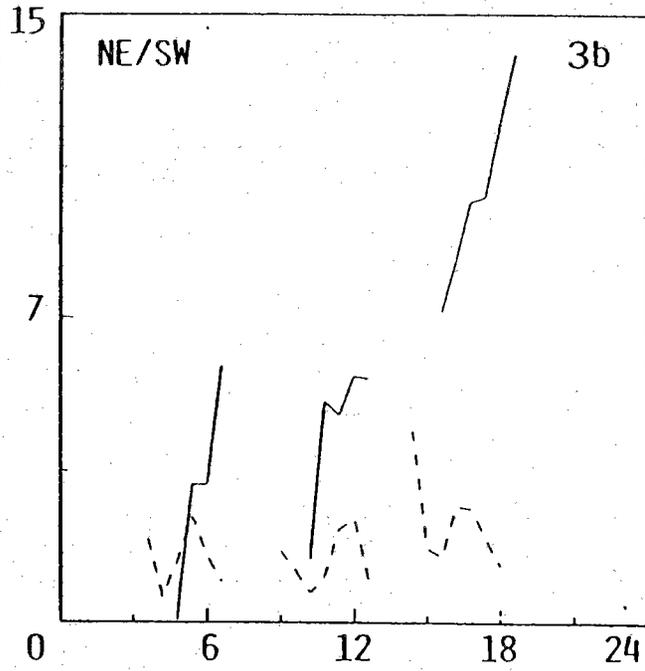
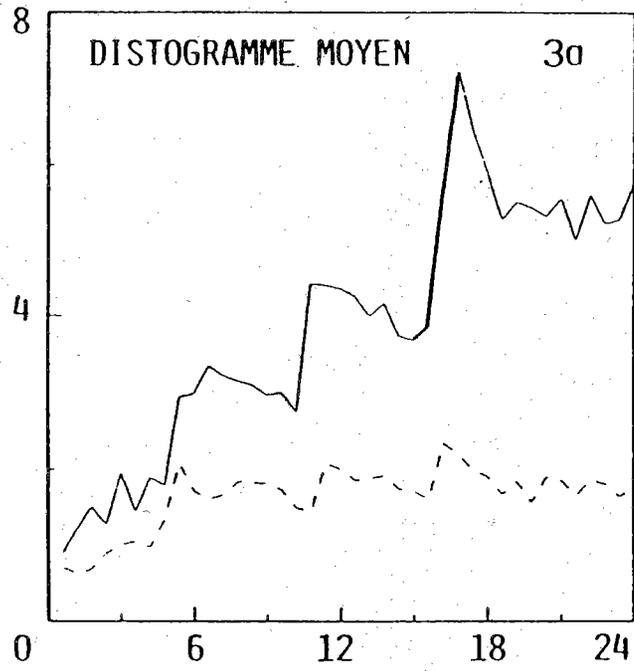
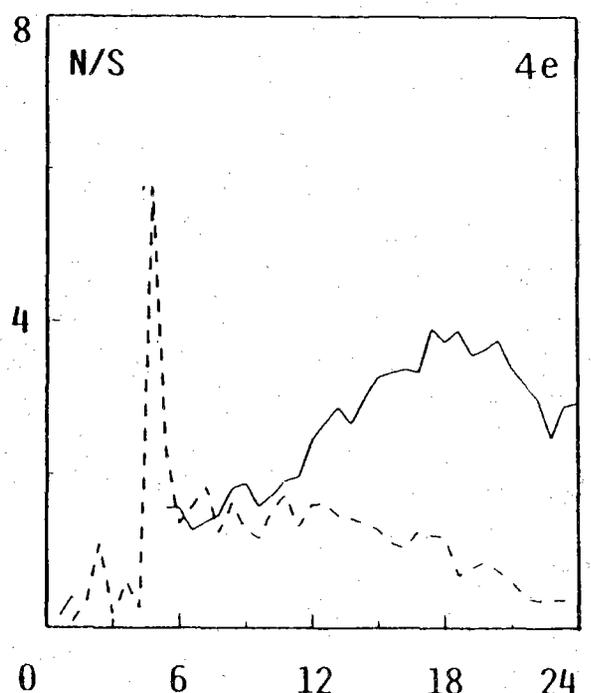
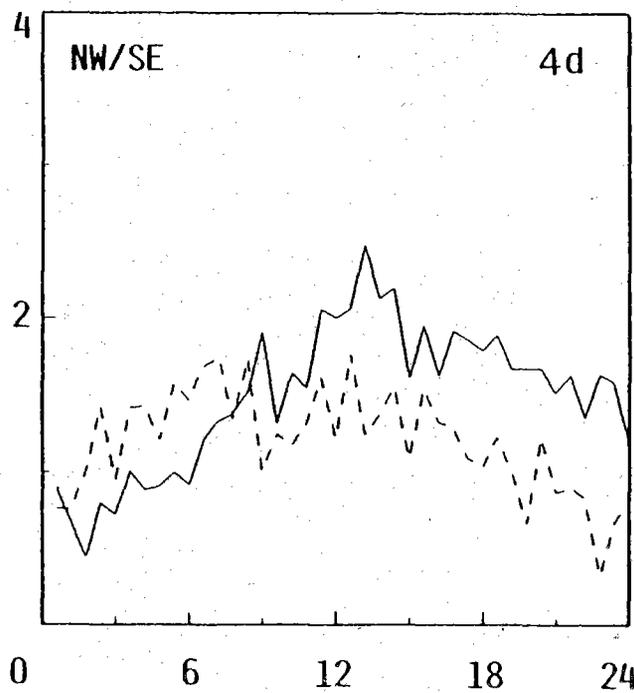
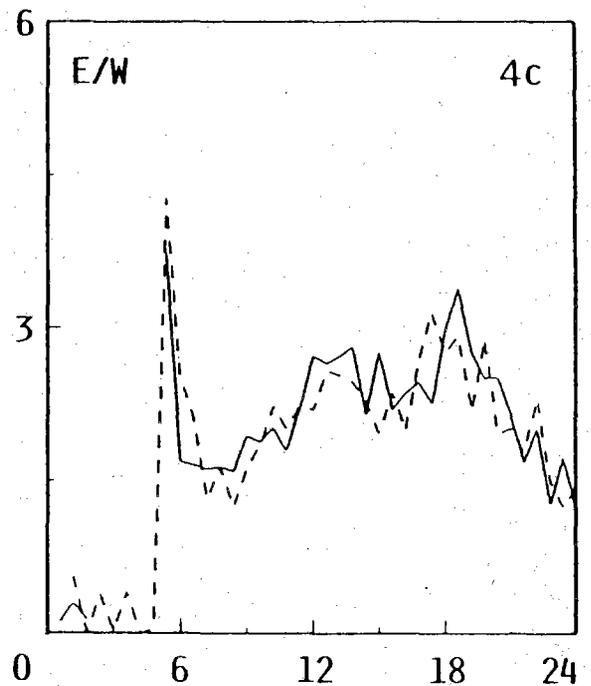
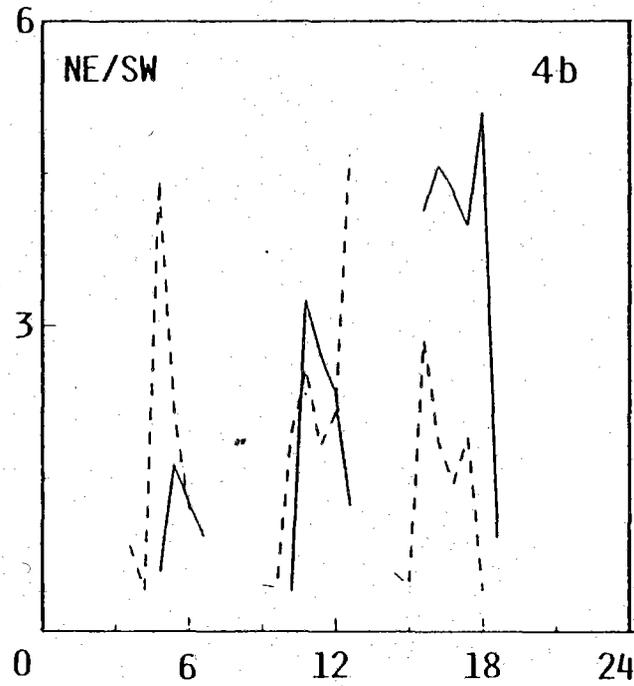
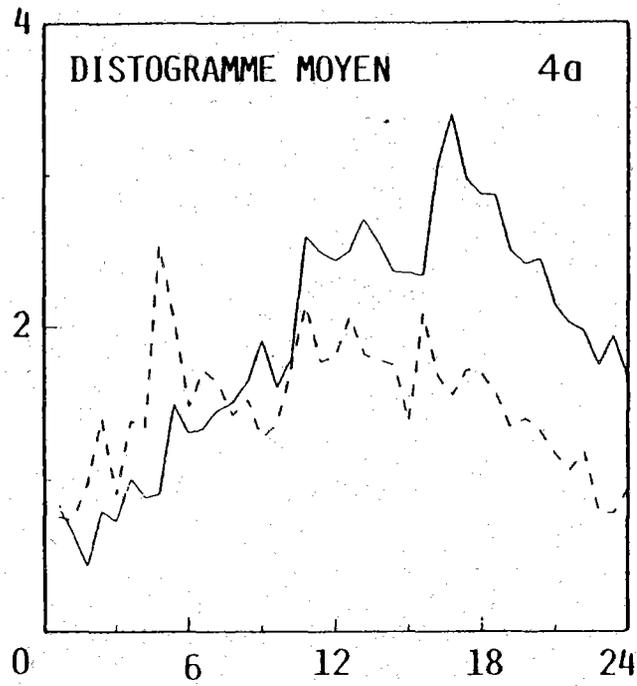
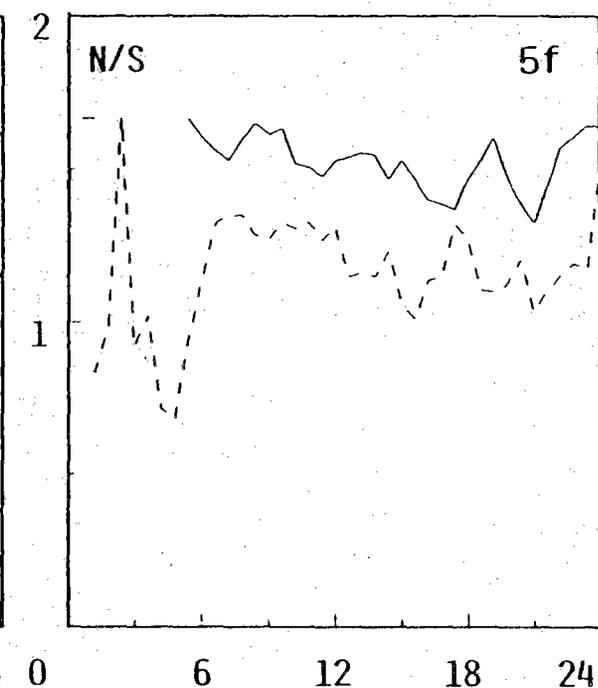
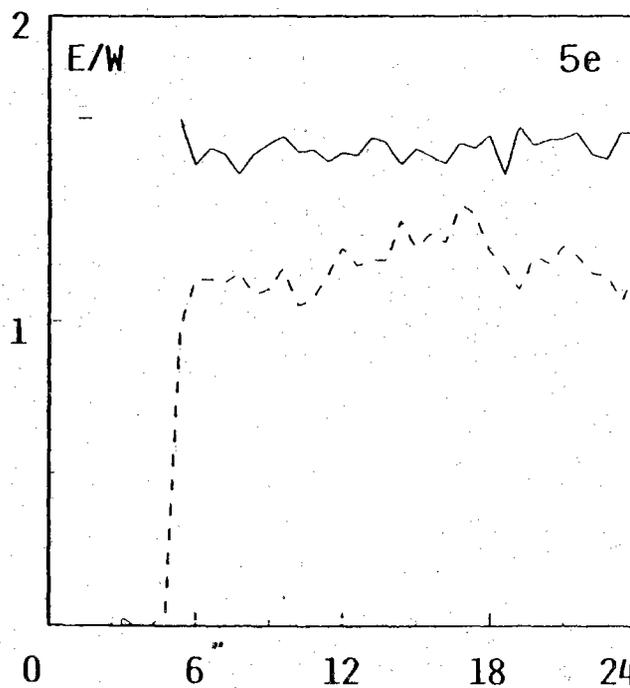
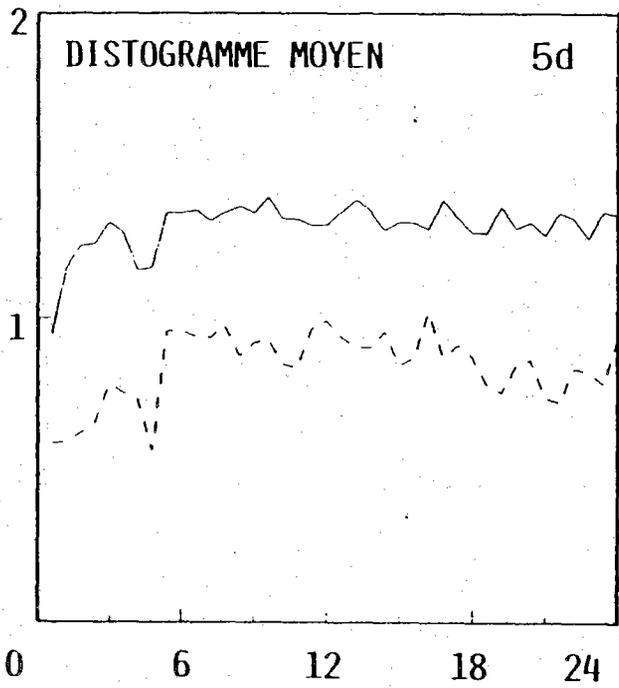
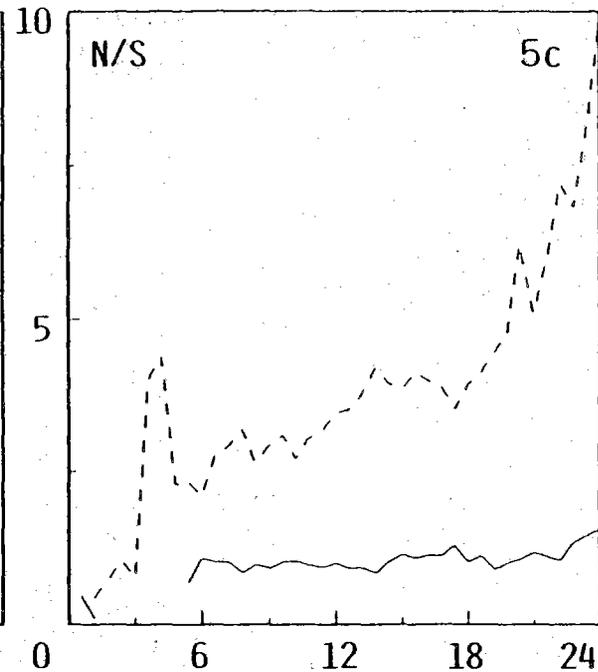
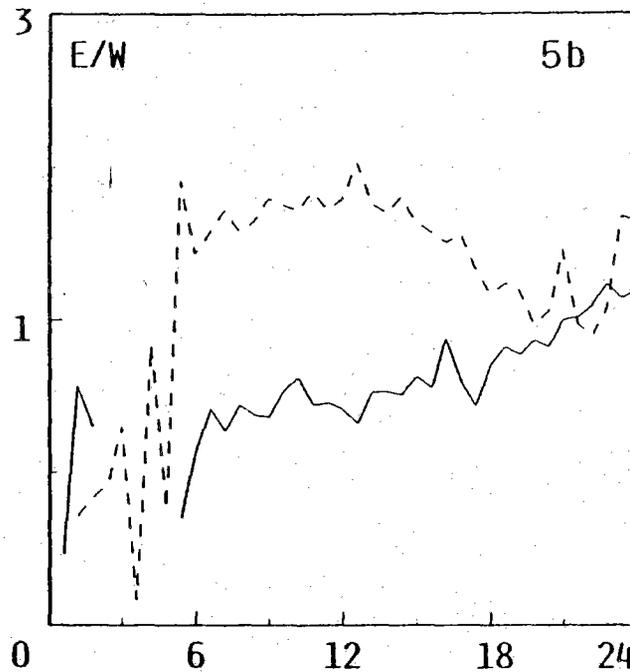
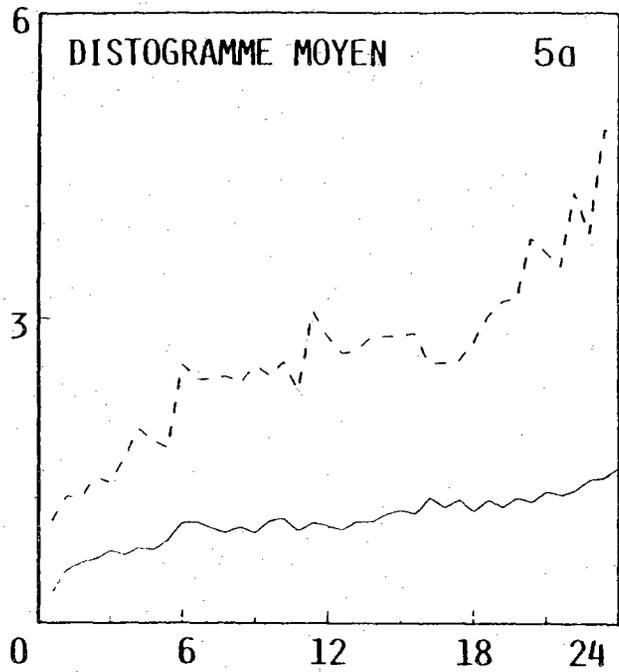


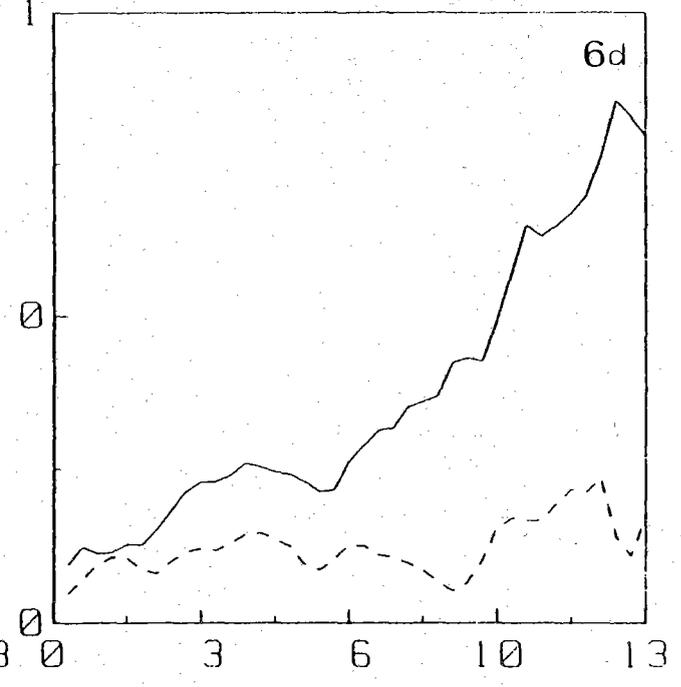
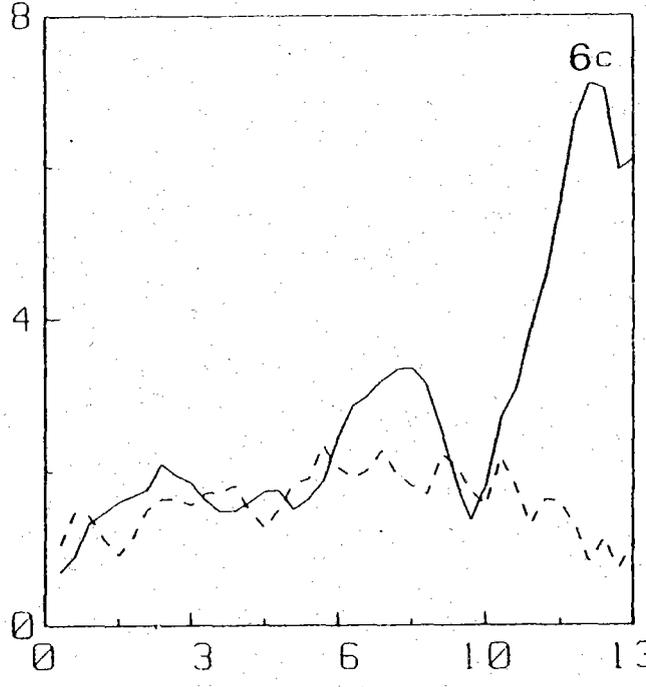
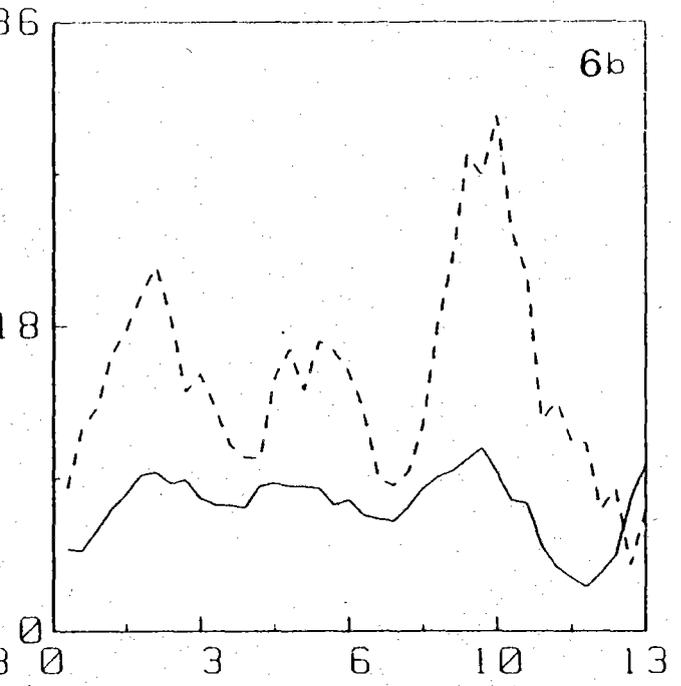
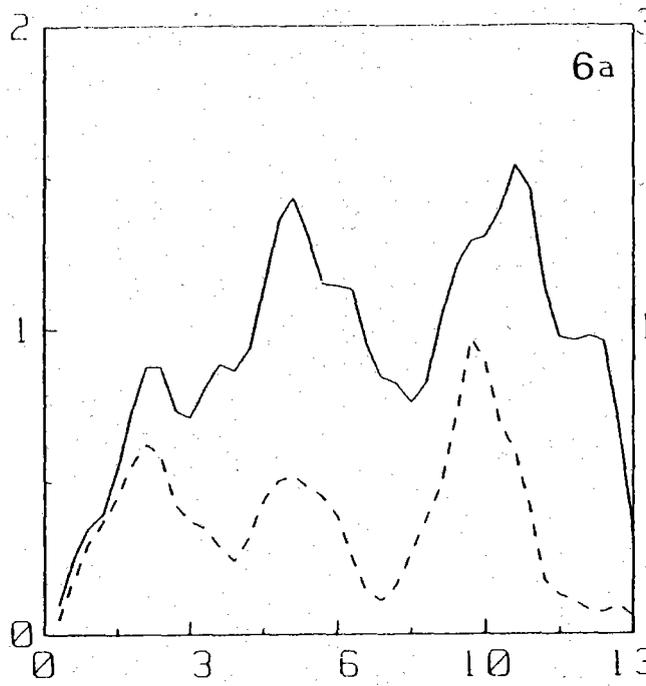
Figure 16  
(le cours de  
refection)

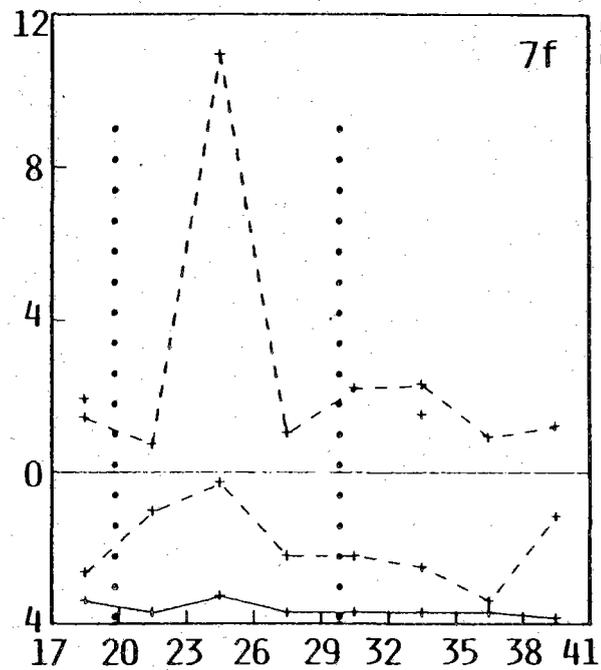
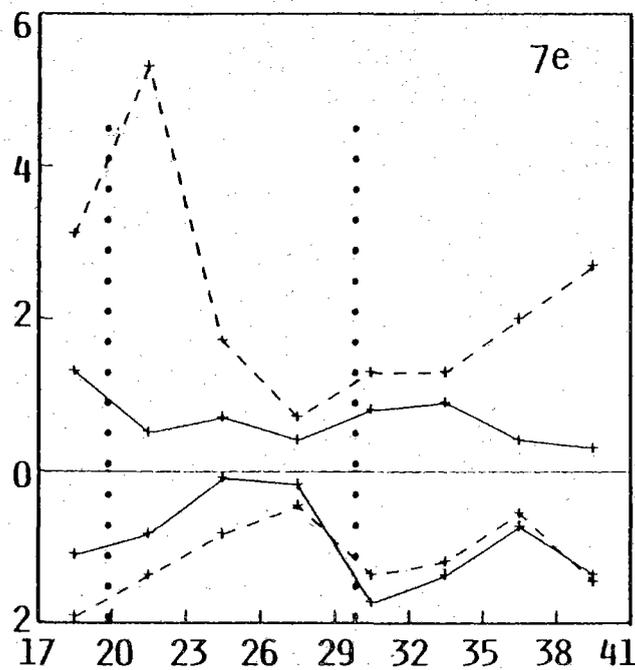
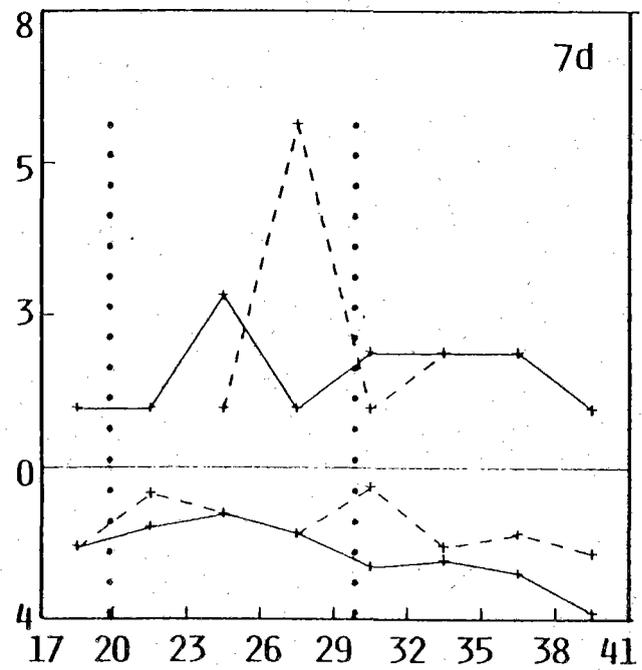
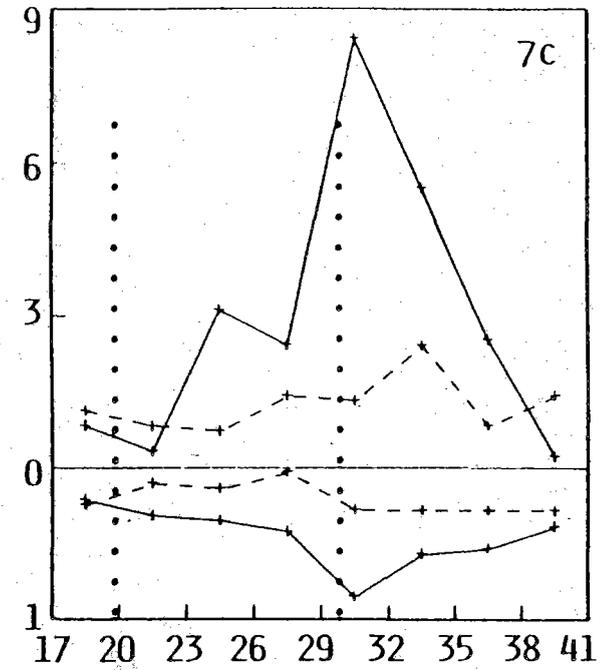
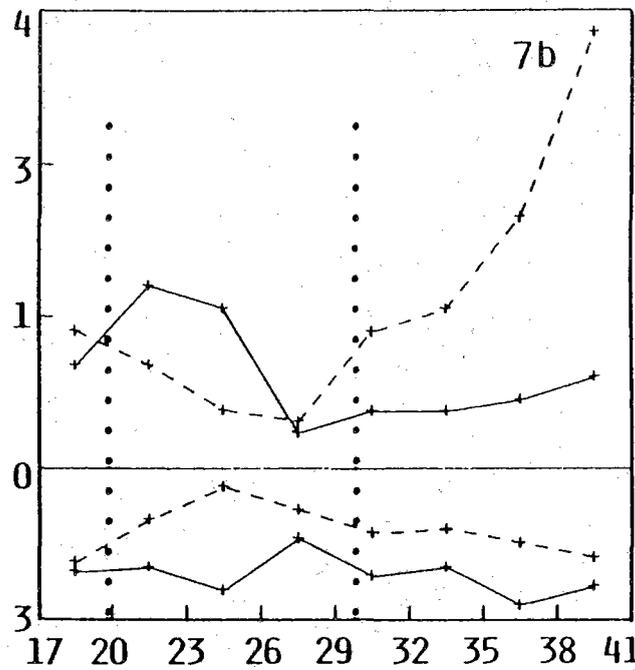
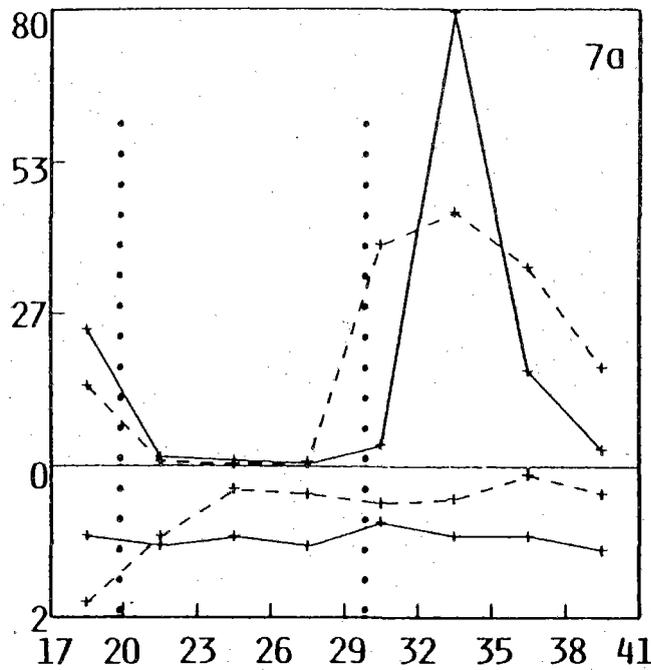












Annexe n° 10 : 1984, Segmentation Automatique des Images, Application à  
l'extraction des primitives des formes planctoniques.

- SEGMENTATION AUTOMATIQUE DES IMAGES -  
APPLICATION A L'EXTRACTION DES PRIMITIVES DES FORMES PLANCTONIQUES

Slaheddine LATROUS

Jean BOUCHER

Centre Océanologique de Bretagne  
Laboratoire de Biologie  
BP 337 - 29273 BREST CEDEX

RESUME :

Pour extraire les primitives des formes microscopiques présentes dans les images et leur donner une représentation très concise, on présente une méthode de segmentation très simple, très rapide et ne nécessitant pas l'intervention d'opérateur.

Pour cela, on a concaténé un algorithme de sélection automatique du seuil optimum, qui opère directement sur l'histogramme de l'image, à un algorithme de suivi de contour-bord, appliqué à l'image binaire.

Quelques mensurations permettant d'évaluer la taille des formes détectées et de les situer dans la scène sont également données.

MOTS CLES : PRIMITIVE - SEGMENTATION - CONTOUR - ZOOPLANCTON - SEUILLAGE

- AUTOMATIC IMAGE SEGMENTATION -

ITS APPLICATION TO THE EXTRACTION OF PRIMITIVE TYPES OF PLANKTON

ABSTRACT :

In order to extract the primitive types of microscopic species present in the images and in order to represent them very accurately, the authors present a very simple and quick method of segmentation which does not require the intervention of an operator.

To do this, an automatic selection algorithm of the optimal threshold (which deals directly with histogram of the image) is linked to an algorithm of contour-edge following, which is directly applied to the binary image.

Some measurements enabling an assessment of the size of the detected species are given, allowing us to situate them in the image.

KEY WORDS : PRIMITIVE - SEGMENTATION - CONTOUR - ZOOPLANKTON - THRESHOLDING

- SEGMENTATION AUTOMATIQUE DES IMAGES -  
APPLICATION A L'EXTRACTION DES PRIMITIVES DES FORMES PLANCTONIQUES

Slaheddine LATROUS  
Jean BOUCHER

I - INTRODUCTION

Le zooplancton contient des représentants de la quasi totalité des formes d'invertébrés marins, qu'ils passent toute leur existence (holoplancton) ou seulement la phase larvaire de leur développement dans le milieu pélagique, c'est-à-dire en pleine eau. Ces organismes couvrent un spectre de tailles de quelques dizaines de microns à quelques millimètres. Cet ensemble d'organismes est abondant et présent dans toutes les mers du globe. Il assure la transformation et la transmission de l'énergie entre les végétaux autotrophes du niveau primaire et les formes supérieures, ressources vivantes exploitées par l'homme notamment (poissons, crustacés, coquillages). A cause de son importance et de son rôle, toutes les études d'océanographie biologiques prennent en compte cet ensemble, que ce soit dans un but écologique très fondamental d'analyse des relations entre le milieu environnant marin et son peuplement (structure et fonctionnement des systèmes pélagiques) ou qu'elles soient orientées vers la gestion des ressources vivantes et la protection de l'environnement.

Identifier, compter, mesurer les individus qui composent chaque pêche zooplanctonique est la méthode conventionnelle qui fournit les paramètres de base. Elle consiste en sous-échantillonnages des pêches à dépouiller, suivis d'observations au microscope pour l'identification et le dénombrement des individus (1) et (2). Ces analyses nécessitent l'activité manuelle de biologistes spécialisés dans la connaissance des différences morphologiques qui caractérisent les différents groupes zoologiques présentés. Elles correspondent à de longues heures d'observations d'un opérateur, penché sur un microscope. Ce travail est fastidieux de sorte que peu de techniciens peuvent le réaliser de manière continue. Renouvellement du personnel et temps de formation augmentent encore les délais d'obtention des résultats des dépouillements. A titre d'indication le dépouillement d'une pêche zooplanctonique nécessite une demi-journée de travail d'un technicien ; les pêches se comptant par centaine pour une campagne à la mer d'un mois et par milliers pour des programmes d'environnement comme le programme français d'étude des sites E.D.F. ou le programme US MARMAP. Enfin, le besoin de ce type d'analyse s'est accru depuis que l'on a montré que les hétérogénéités de la distribution spatiale du zooplancton étaient des caractéristiques qui conditionnent le fonctionnement de ces systèmes (3) et qui demandent une multiplication des prélèvements. A ce problème s'ajoute la nécessité de mesurer la taille des individus. Le spectre dimensionnel des peuplements est une information capitale pour, d'une part, caractériser les communautés voisines dans une même région et leur origine (3) et (4) et d'autre part, définir la structure du réseau trophique, c'est-à-dire les proies et les prédateurs qui peuvent les ingérer (5).

Pour répondre à ces problèmes, une recherche de nouvelles méthodologies d'analyses et de moyens techniques d'automatiser ces analyses a été entreprise. Le travail présenté ici concerne le développement d'une nouvelle approche basée sur l'automatisation des mécanismes perceptifs.

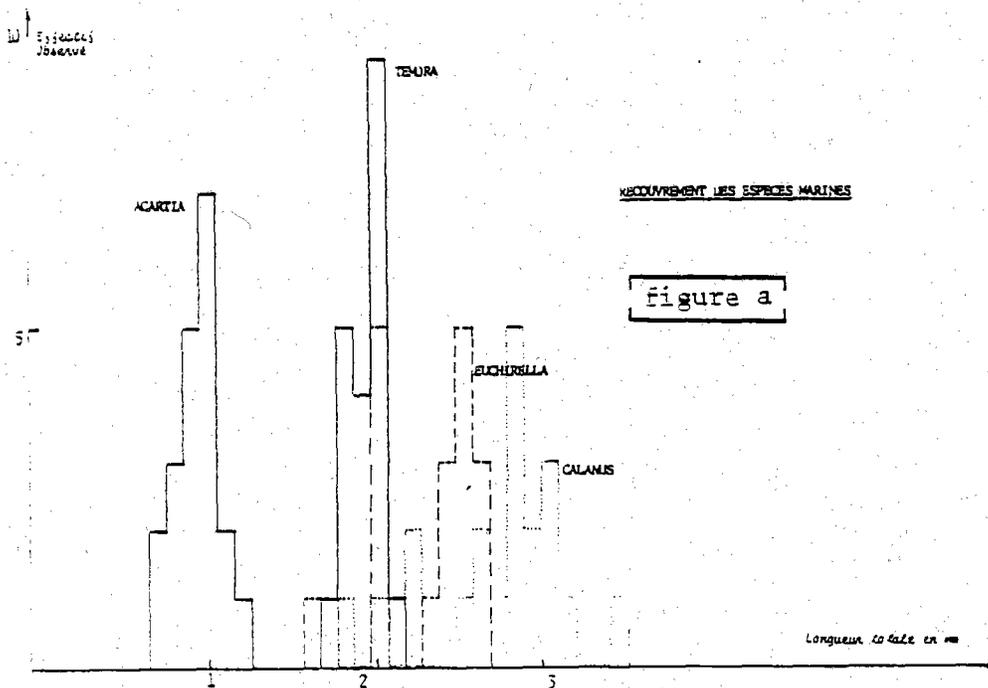
*Tiré à part : S. LATROUS, Faculté des Sciences et Techniques, Laboratoire de Simulation, Institut de Géographie, 29283 BREST CEDEX*

Innov. Tech. Biol. Méd. ; Vol. 5, n° 6, 1984.

## II - AUTOMATISATION DES COMPTAGES DE ZOOPLANCTON ET RECONNAISSANCE DE FORMES

Une première approche s'est orientée sur les techniques de comptage de particules développées vers les années 60-70 par PARSON et LE BRASSEUR adaptées notamment pour le zooplancton (6). Ces techniques font appel à des capteurs physiques ou optiques qui permettent de mesurer le volume ou l'équivalent du diamètre des particules et de les dénombrer par classe de taille. Le principe physique est la modification de conductivité par le passage des particules dans un électrolyte et pour l'optique, l'obturation du faisceau de cellules photoélectriques. Les modèles les plus performants sont des modifications de compteurs commercialisés type COULTER ou HIAC proposés par PUGH (7) et par HERMANN et MITCHELL (8) pour des particules de 0,5 à 2,4 mm.

Ces compteurs ont pour premier intérêt de permettre une mesure in situ en mer des échantillons et ce de manière continue. Cependant, leur pouvoir de résolution est limité. D'abord parce que le principe du capteur conduit à sélectionner une gamme de tailles d'individus mesurables sans pouvoir prendre en compte la totalité du spectre des peuplements. Ensuite et surtout parce qu'il existe un recouvrement de tailles des différentes espèces mesurées simultanément, accrus par les juvéniles présents (les juvéniles d'une espèce de grande taille sont confondus avec les adultes d'une espèce plus petite (figure a)).



Pour augmenter la résolution de ces comptages, il est donc nécessaire d'ajouter à la taille d'autres critères de discrimination. La reconnaissance de formes est une autre approche de ce problème qui paraît très fertile. Contrairement à la méthode précédente qui assimile les individus à une particule, elle permet de traiter séparément chaque organisme en mettant l'accent sur l'aspect structurel de sa forme. Elle combine les moyens optiques de l'image et les moyens informatiques (figure b). Cette approche s'inspire des modèles de la perception des êtres vivants. Elle permet en augmentant le nombre de critères de discrimination de se rapprocher de la méthode d'identification des biologistes. Le principe est d'analyser les individus, d'extraire leurs caractéristiques morphologiques, de mesurer automatiquement les caractéristiques et ensuite de les classer en catégories aussi voisines que possible de celles d'intérêt pour les biologistes.

### III - REPRESENTATION DU SYSTEME

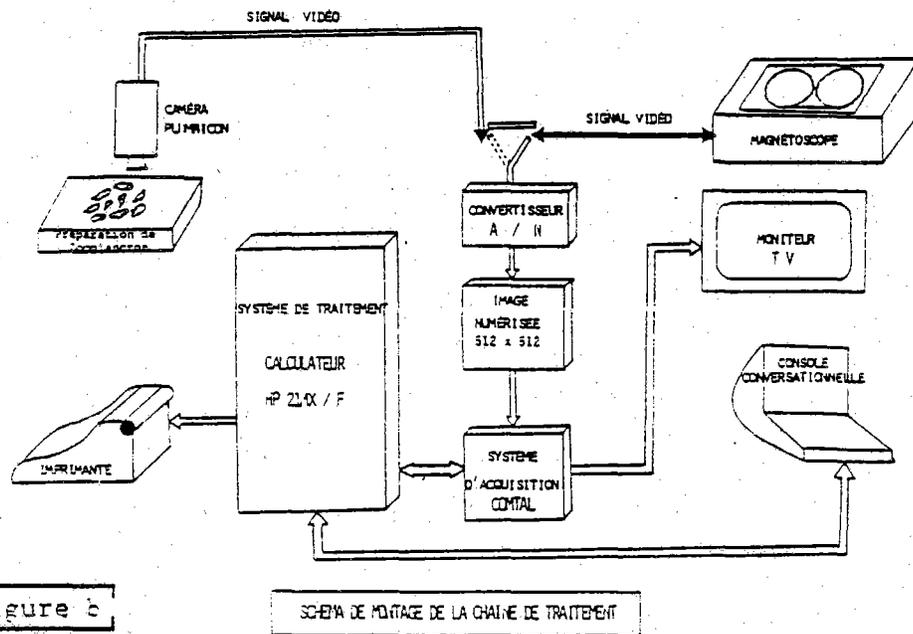
Le système proposé fait appel à trois techniques de pointes :

- des moyens d'acquisition d'images vidéofréquence numériques, qui procurent en matière de traitement des données des facultés opérationnelles sans équivalent dans le domaine analogique. En effet, leur première souplesse est le stockage rapide de l'information et la possibilité d'agir localement sur certaines parties des données contenues dans les images à traiter.

- des moyens informatiques pour la manipulation de ces informations digitalisées et la mise en évidence des objets analysés suivant des programmes bien élaborés.

- et peut-être les plus importants : des procédures de reconnaissances des formes, qui permettent d'analyser et d'interpréter ces informations dans des conditions proches de celles qui caractérisent les activités humaines.

En combinant ces moyens, on atteint le but principal de cette étude qui consiste à mettre à la disposition des biologistes des possibilités offertes par l'évolution technologique. Ce besoin est ressenti depuis longtemps.



La structure de principe d'une telle machine est évidente : acquisition de l'information - traitement - restitution des résultats. Les procédures de traitement retenues font appel à des algorithmes très souples d'utilisation. Ils se présentent sous forme de "menu" et s'adaptent facilement à des problèmes ou des applications autres que celles spécifiées dans cet article. Ce qui constitue une approche "ad hoc" au problème posé par les activités de perception en le plaçant dans le cadre général de l'ensemble des mécanismes cognitifs.

Le traitement s'effectue en trois étapes :

- un prétraitement, destiné à réduire la quantité d'information extraite de l'image brute, en conservant l'information pertinente (extraction des primitives)
- l'extraction des caractéristiques, paramètres fondamentaux permettant de décrire l'objet analysé en fonction de ses descripteurs essentiels
- une épreuve de classification destinée à déterminer l'identité de l'objet. Ce traitement est essentiellement fondé sur une comparaison avec des modèles de fonction de densité de probabilité des descripteurs préenregistrés lors d'une phase d'apprentissage

Nous aborderons dans cet article la première étape. Celle-ci, souvent appelée segmentation, a pour but de localiser et d'isoler les objets à reconnaître du reste de la scène. Elle se situe entre le traitement d'images et la reconnaissance des formes. Elle permet à partir d'une image brute codée sur 256 niveaux de gris (8 éléments binaires par point), de se ramener à une image de contour facile à visualiser par tout système informatique (console graphique par exemple).

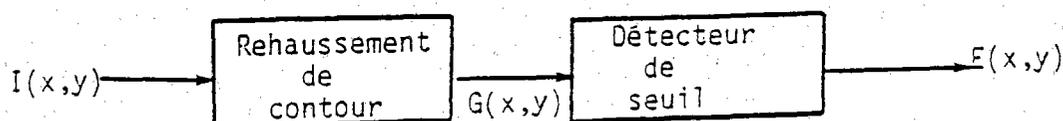
Deux opérations en cascade sont nécessaires pour aboutir à une telle représentation. La première a pour but de seuiller l'image originale en la codant globalement sur un seul élément binaire. L'opération suivante, consiste à suivre le contour des objets et à ne conserver en mémoire que la ligne frontière.

#### IV - EXTRACTION AUTOMATIQUE ET SUIVI DES CONTOURS

##### IV - 1 - Extraction automatique des contours

Dans le domaine de la reconnaissance des formes, l'une des étapes la plus difficile est l'extraction des objets du fond de l'image. Ce problème est un des points critiques, en particulier pour le traitement automatisé des images océano-biologiques. Les méthodes proposées se regroupent en deux grandes classes :

- les méthodes dites du "Gradient" où l'opérateur de détection est essentiellement un opérateur différentiel. La détection est locale au niveau du point de l'image



- Les méthodes dites "de seuillage" qui utilisent globalement tous les points de l'image et les codent sous forme binaire.

Nous avons utilisé et testé chacune de ces méthodes. Les résultats obtenus montrent que parmi les opérateurs différentiels étudiés (Roberts, Sobel et Kirsch), c'est le premier qui est le plus sensible au bruit sur l'image en raison de sa faible mémoire. Le masque de SOBEL a donné le meilleur résultat (figure 1a et 1b). Cependant, cette méthode de détection n'a pas été retenue car elle a dans notre cas quelques inconvénients dus principalement à l'épaisseur et à la non fermeture des contours. De plus, elle nécessite une opération de filtrage spatial sur l'image qui ralentit l'algorithme de détection.



figure 1a - Image Originale filtrée



figure 1b - Opérateur SOBEL sur image filtrée

Un second moyen, très simple, d'obtenir une image binaire est de procéder à un seuillage. Plusieurs méthodes plus ou moins compliquées sont utilisées pour sélectionner le seuil à partir de l'histogramme de l'image.

On distingue les méthodes manuelles qui opèrent par observation de l'histogramme et les méthodes de sélection automatique. Ce sont les dernières qui nous intéressent particulièrement. On présente deux méthodes. La première et la plus utilisée est la méthode modale (9) dans laquelle on calcule premièrement l'histogramme de l'image, et on observe sa bimodalité, puis on identifie le niveau de gris correspondant au fond de la vallée de l'histogramme.

La seconde méthode de sélection automatique du seuil optimum utilise des critères discriminants, qui maximisent la séparabilité des classes résultants de l'échelle des gris (10). La procédure est très simple. Elle utilise seulement les moments cumulés d'ordre zéro et d'ordre un.

Ces deux techniques ont été étudiées et testées sur des images représentant des animaux marins. Plusieurs résultats expérimentaux sont aussi présentés qui montrent la validité de chacune des méthodes.

#### IV.1.1. Méthode modale ou paramétrique

Mendelsohn et al (1968) a utilisé la méthode modale pour déterminer le seuil optimum pour les images des chromosomes. YOUNG (1969) et GREEN (1970) l'ont appliquée à l'analyse des cellules du sang. Cette classe de méthode traite directement avec l'histogramme par technique paramétrique. L'histogramme est approximé dans le sens du minimum d'écart quadratique moyen par une somme de distributions gaussiennes. Ce choix minimise la probabilité de mauvaise classification des échantillons appartenant aux objets et au fond.

Pour déterminer les paramètres optimaux de la fonction du mélange, on a utilisé une méthode itérative (algorithme du gradient conjugué) en spécifiant des points de départ. Cependant, pour la plupart des images réelles, il est souvent difficile de détecter le fond de la vallée précisément, et particulièrement dans le cas où le creux de l'histogramme est plat et les deux pics représentant chacun des modes sont extrêmement différents. ROSENFELD, WESZKA, et NAGEL (11) ont mis au point une méthode utilisant les opérateurs Laplaciens. Le seuil est sélectionné facilement, non pas à partir de l'histogramme de l'image entière, mais à partir de l'histogramme des points qui se trouvent sur ou près des contours des objets.

#### IV.1.2 - Méthode non paramétrique

Afin d'évaluer plus rapidement la valeur du seuil optimum, NOBUYUKI OTSU (10) a introduit trois critères de mesures discriminants (ou des mesures de séparabilité des classes) utilisés en analyse discriminante :

$$\lambda = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_w^2} ; \quad \beta = \frac{\sigma_t^2}{\sigma_w^2} ; \quad \eta = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_t^2}$$

$\sigma_w^2$ ,  $\sigma_b^2$  et  $\sigma_t^2$  sont respectivement les variances intraclasse, interclasses et totales des niveaux de gris. Le problème était réduit à une recherche d'un seuil  $k$  qui maximise l'une des trois fonctions objets (ou critère de mesure).

Cependant,  $\lambda$ ,  $\beta$  et  $\eta$  sont équivalents. On a utilisé le critère  $\eta$  pour évaluer le seuil optimal  $k^*$  qui maximise  $\eta$  ou  $\sigma_b^2$ .

La sélection s'opère en faisant une recherche séquentielle utilisant les moments cumulés d'ordre zéro au dessus du seuil  $k$  :

$$w(k) = \sum_{i=1}^k p_i$$

$$\mu(k) = \sum_{i=1}^k i p_i \quad \text{avec } p_i = \frac{n_i}{N}$$

où  $p_i$  est le rapport entre le nombre d'échantillons de niveau de gris  $i$  et  $N$  est le nombre total des points.

$$\sigma_b^2(k) = \frac{(\mu_t w(k) - \mu(k))^2}{w(k)(1-w(k))}$$

avec

$$\mu_t = \sum_{i=1}^{i=256} i p_i$$

Le seuil optimal est donné par :

$$\sigma_b^2(k^*) = \text{Max} \left\{ \sigma_b^2(k) \right\}$$

$$1 \ll k \ll 256$$

Pour accélérer la recherche du seuil, on a limité l'intervalle à une zone effective, telle que le seuil soit positif :

$$w(k) (1-w(k)) > 0$$

ou

$$0 < w(k) < 1$$

Il est donc évident que le maximum existe toujours.

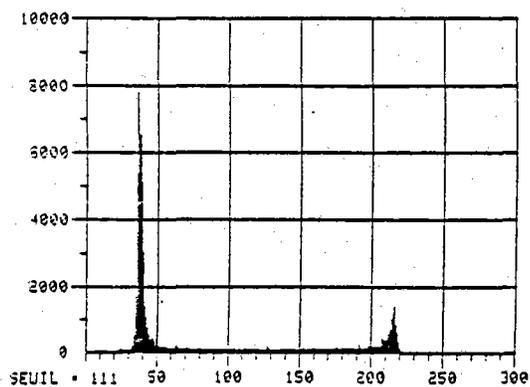


figure 2 a : histogramme à creux plat et accidenté

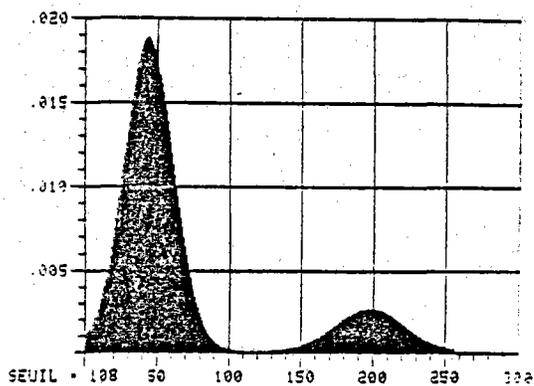


figure 3 a : méthode paramétrique sur figure 2 a

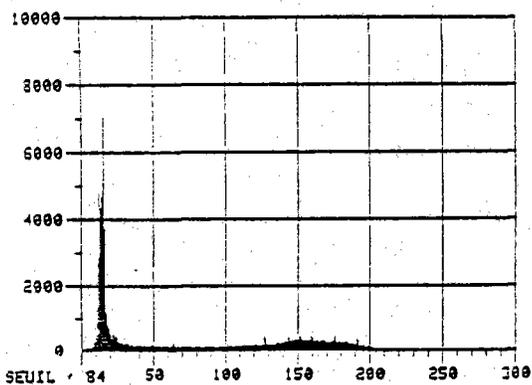


figure 2 b : histogramme à modes très différents

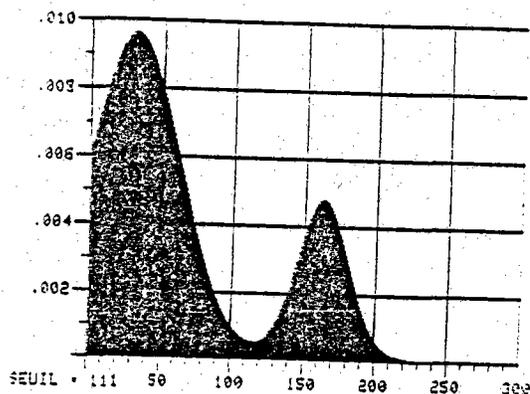


figure 3 b : méthode paramétrique sur figure 2 b



figure 2 c : Image seuillée correctement par la méthode non paramétrique

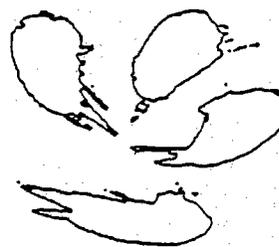


figure 3 c : image mal seuillée par la méthode paramétrique

Parmi les méthodes d'extraction de contour étudiées, c'est la dernière qui a donné la plus grande satisfaction. Elle est très simple, rapide et donne de bons résultats (figures 2 a, b et c). Le problème le plus compliqué dans la méthode modale qui fait appel à une méthode itérative pour estimer les paramètres est de définir un critère d'arrêt. En fait, à cause des erreurs d'arrondi, on n'arrive jamais à annuler complètement les composantes du gradient. De plus, il est souvent nécessaire d'appliquer un opérateur sur l'image afin de faciliter la sélection du seuil (figure 3 a, b et c).

#### IV.2 - Suivi des contours

Afin que l'analyse des objets et le calcul des mensurations sur les contours soient possibles, il est nécessaire de relier la méthode d'extraction citée précédemment aux algorithmes de suivi des contours. Cette procédure permet de disposer à tout instant des coordonnées spatiales de chaque point de l'objet et d'éliminer les faux contours (tâches, poussières, et..

Il existe trois approches possibles pour caractériser la frontière des objets dans une image : "curve fitting", "edge linking" et "contour following". C'est la dernière procédure que nous avons retenue et que nous allons développer.

Pour une image numérisée, il existe trois structures d'échantillonnage qui définissent les positions relatives des pixels dans l'espace et dans le temps (12).

L'image analysée par notre système de traitement d'images se présente suivant une structure orthogonale où les échantillons sont alignés verticalement. Le masque qui s'adapte à cette structure est quelque peu similaire à la méthode du vecteur unitaire basé sur 8 angles proposé par Freeman (13). La différence significative entre les vecteurs se trouve dans l'utilisation de deux distances standards qui sont en rapport de  $\sqrt{2}$  l'une à l'autre. On note que de cette manière chaque point du contour est localisé relativement au précédent, et que seulement le premier a besoin d'être connu par ses coordonnées spatiales.

L'algorithme mis au point est appliqué à une image seuillée. On explore l'image à traiter de gauche à droite et de haut en bas. Chaque contour détecté est défini par les coordonnées spatiales du point initial et son numéro.

Ces informations sont mémorisées dans le "BUFFER" IPOINT, (Tableau 1).

Dès qu'un contour a été détecté, tous les éléments appartenant à ce dernier sont obtenus en utilisant la règle définie précédemment. Le sens de suivi retenu est le sens des aiguilles d'une montre. Un test sur les coordonnées spatiales de chaque échantillon détecté avec ceux du point initial nous informe sur la fermeture du contour suivi. On a intégré dans l'algorithme, le calcul de la longueur du contour suivi. Ce paramètre sera utilisé dans un premier temps pour détecter les faux contours et dans un deuxième temps, pour calculer le périmètre de chaque individu analysé, ceci en tenant compte de l'orientation de chaque élément détecté.

Pour chaque élément du contour, on mémorise dans le "BUFFER" ICONT, ses coordonnées spatiales et sa direction sélectionnée parmi les huit de la grille rectangulaire (figure 4a).

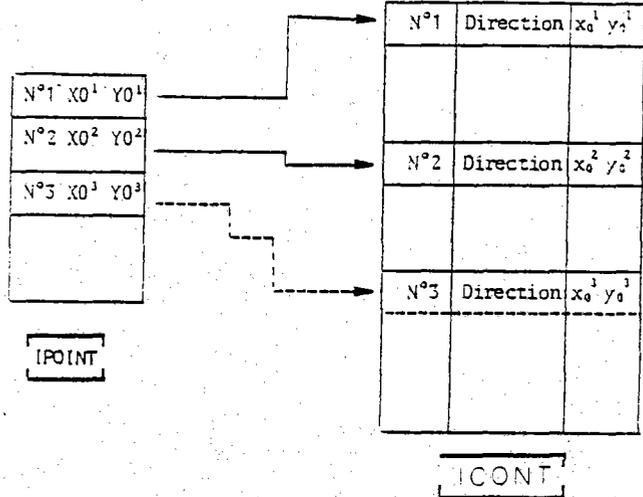
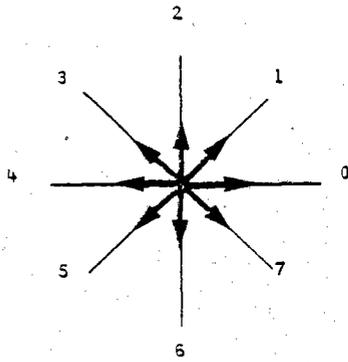


figure 4 a : Code de Freeman

Tableau 1

Si en cours de suivi, on rencontre un faux contour et que la fermeture de celui-ci devienne impossible, la solution consiste à effacer ces faux échantillons et à retrouver le chemin qui nous ramène au point de départ.

Plusieurs tests ont été effectués sur des images présentant ce type d'irrégularité et ont montré l'efficacité de l'algorithme adopté (figure 4c)



SUIVI DES CONTOURS

figure 4 b

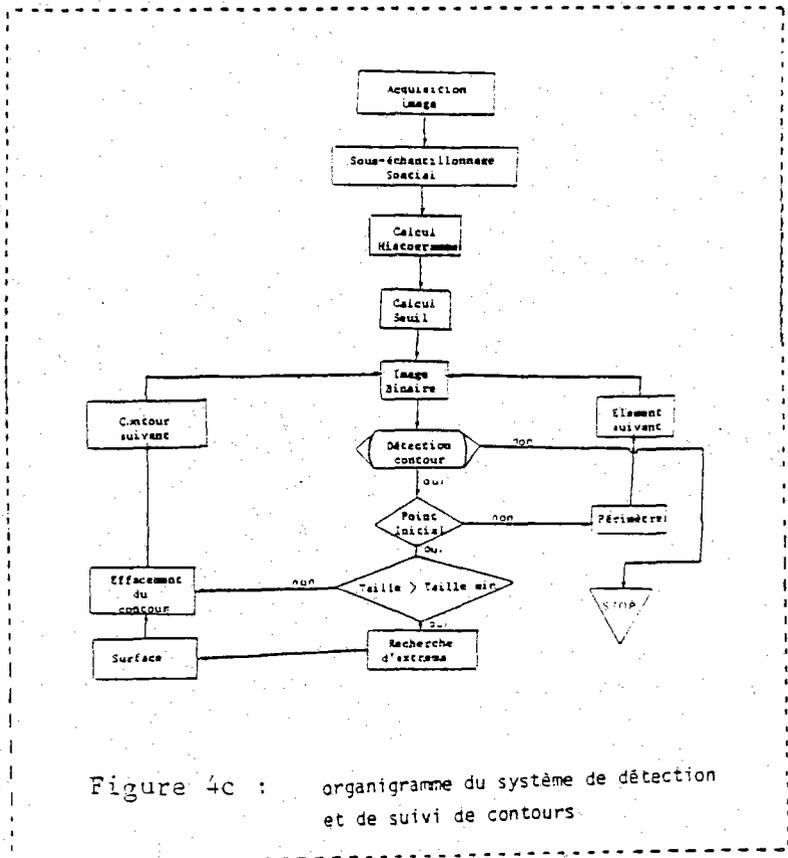


Figure 4c : organigramme du système de détection et de suivi de contours.



Figure 6 : Résultat de segmentation d'une image par la méthode présentée

NUMERO	XG	YG	PERIMETRE	SURFACE
1	33	26	391.26	.179E+04
2	208	64	548.62	.371E+04
3	355	34	367.09	.260E+04
4	314	65	359.94	.116E+05
5	426	122	312.46	.214E+04
6	160	183	405.65	.490E+04
7	67	213	311.13	.278E+04
8	437	236	242.19	.259E+04
9	194	259	241.16	.350E+04
10	38	313	380.10	.415E+04
11	472	316	290.64	.395E+04
12	219	416	297.99	.450E+04
13	127	401	328.41	.286E+04
14	353	414	436.72	.520E+04

EDGE : STOP 0000

Tableau 7 : Mensurations effectuées sur les individus présentés dans la figure VIII.6b

Pour chaque individu détecté, on donne son numéro, son périmètre, sa surface et les coordonnées spatiales de son centre de gravité.

XG : abscisse du centre de gravité

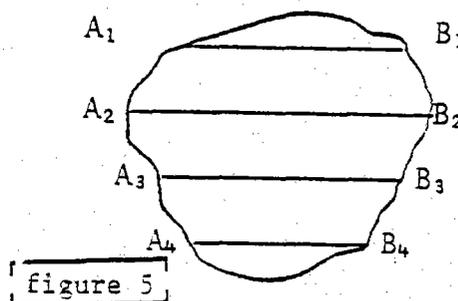
YG : ordonnée du centre de gravité

Dès qu'on retrouve le point initial du contour traité, on efface physiquement ce dernier de l'image.

La solution adoptée, consiste à chercher les abscisses extrêmes ( $A_i, B_i$ ) de chacune des lignes appartenant au contour et de la coder au même niveau que le fond de l'image (figure 5). La figure 4b montre des résultats obtenus grâce à cette technique.

L'aire de la surface de chaque individu analysé est calculée à l'aide des valeurs extrémales utilisées dans la phase précédente. Cette procédure simplifie le problème et évite un deuxième passage qui ralentirait l'algorithme de traitement

(figure 6 et tableau 7).



## V - CONCLUSION

La stratégie que nous avons utilisée pour caractériser les individus du zooplancton, présents dans une image d'océanologie biologique, constitue une très bonne approximation de la frontière des formes planctoniques et se prête bien aux mesures que l'on entend y faire.

Un autre avantage qui caractérise notre approche par rapport à d'autres méthodes, est l'économie d'un deuxième passage sur l'image pour calculer la surface, le périmètre et le moment du premier ordre des individus détectés.

Ces paramètres fondamentaux permettent d'une part, d'éliminer les faux contours, et d'autre part, associés aux primitives que nous venons d'extraire, serviront à la détermination des paramètres spatiaux et fréquentiels de ces animaux marins.

## BIBLIOGRAPHIE

- (1) EDMONDSON W.T. and C.G. WINBERG 1971. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell Scientific Publications, 358 pp.
- (2) BEERS, J.R. 1976. Particle discriminator in studies of zooplankton biomass. In : H.F. Steedmann (ed), Zooplankton, fixation and Preservation. UNESCO Press, Paris. pp : 69-73.
- (3) STEELE, J.H. 1978. Spatial pattern in plankton communities. Ed by J.H. STEELE, Plenum Press N.Y. and Lond. 470 pp.

- (4) VIDAL J. 1980. Physioecology of zooplankton. II effects of phytoplankton, temperature and body size on the growth rate of Calanus Pacificus and Pseudocalanus sp. Mar. biol. (56), pp. 111-134.
- (5) STEELE J.H. and B.W. FROST 1977. The structure of plankton communities. Phil. Trans. Roy Soc. Lond., 280, pp : 485-533.
- (6) BOYD, C.M. 1973. Small scale spatial patterns of marine zooplankton examined by an electronic in situ zooplankton detecting device. Neths J. Sea Res, (7), pp. 103-111.
- (7) PUGH, P.R. 1978. The application of particle counting to an understanding of the small-scale distribution of plankton in : J.H. Steel (ed), Spatial pattern in plankton communities. Plenum Press N.Y. Lond. pp : 111-130.
- (8) HERMAN, A.W. and M.R. MITCHELL, 1981. Counting and identifying Copepod species with an in situ electronic zooplankton counter. Deep Sea Res. (28A) 7, pp 739-755.
- (9) CHOW CH and T. KANEKO - Bovandry detection of the left ventricule from cineangiograms, Comput. biomed res. (5), pp. 388-410, 1972.
- (10) NOBUYUKI OTSU. A threshold selection method from Gray level histograms. IEEE Trans on syst, man. and cybernetics, vol. SMC-9, n°1, January 1979.
- (11) J.S. WESZKA, R.N. NAGEL, and A. ROSENFELD. A Threshold selection technique. IEEE transactions on computers, december 1974.
- (12) S. LATROUS - Codage des images de télévision sous-échantillonnées: restitutions spatio-temporelle - DEA. Traitement de l'information - Univer. RENNES I - CCETT - Juin 1981.
- (13) Herbert FREEMAN - On the encoding of arbitrary Geometric configuration - IRE Trans. Electron. Comput. EC-10, N°2, 1961, pp 260-268.

Article reçu le : 21 mai 1984 ; Accepté le : 29 octobre 1984.

Annexe n° 11 : 1985, Extraction Automatique de Paramètres descriptifs par  
l'analyse d'image, Application à la Biologie Marine  
(Zooplancton).

**EXTRACTION AUTOMATIQUE DE PARAMETRES DESCRIPTIFS PAR L'ANALYSE D'IMAGES  
APPLICATION A LA BIOLOGIE MARINE (ZOOPLANCTON)**

K. CHEHDI - J. BOUCHER

**RESUME**

L'objectif général de ce travail est de développer une méthode automatique d'identification et de comptage du zooplancton et plus particulièrement des crustacés qui représentent 60 à 90% des individus.

Une méthode automatique d'extraction de l'information contenue dans un élément d'image correspondant à un individu est développée. Elle prend en compte par étapes successives différentes sources de difficultés liées à la présence d'appendices qui biaisent la forme du contour, la disposition aléatoire des individus sur l'image, et l'identification des caractéristiques biologiques à mesurer.

L'effet du bruit parasite lié à la présence de taches et d'appendices est réduit par l'emploi d'une technique de filtrage de l'image binaire.

La définition des points remarquables du contour est utilisée pour orienter les individus et discriminer les différentes parties du corps. Ces points remarquables servent comme points de références des mensurations à déterminer.

La méthode est testée sur un échantillon de 510 individus appartenant à 26 catégories zoologiques différentes par leurs tailles, leurs formes et leurs niveaux de bruit. Des exemples détaillés des résultats obtenus sont fournis pour une espèce de copépode (Calanus helgolandicus) et de larves d'Euphausiacés, démontrant que les critères biologiques définis a priori comme pertinents pour l'identification de ces individus peuvent être extraits en routine sur un large spectre de cas différents.

Mots clés : image biologique, bruit, filtrage, paramètres descriptifs.

**AUTOMATIC EXTRACTION OF DESCRIPTIVE PARAMETERS BY IMAGE ANALYSIS  
APPLICATION FOR MARINE BIOLOGY (ZOOPLANCTON)**

**ABSTRACT**

The general purpose of this work is to develop an automatic method of identifying and counting zooplankton particularly the crustacea which represent 60% to 90% of specimens.

An automatic method of extracting the information contained in an image element corresponding to one specimen is developed. It takes into account, step by step, the different sources of difficulties due to the presence of appendices which bias the shape of the contour, the random disposition of the specimens on the image, the identification of biological characteristics to be measured.

The effect of parasitic noise due to the presence of stains and appendages is reduced using binary image filtering technique.

The definition of the contour's significant points is used to orientate the specimens and to discriminate the different parts of the body. These significant points are used as the reference points of the measurements to be determined.

The method is checked by sampling 510 individuals which belong to 26 different zoological categories, by size, shape and noise levels. Some detailed examples of results obtained are given for a species of copepod (Calanus helgolandicus) and Euphausiad larvae, proving that the biological criteria defined a priori as pertinent for the identification of these specimens can be extracted routinely for a wide range of different cases.

Key words : biological image, noise, filtering, descriptive parameters.

Innov. Tech. Biol. Med. ; Vol. 7, n° 4, 1986.

**EXTRACTION AUTOMATIQUE DE PARAMETRES DESCRIPTIFS****PAR L'ANALYSE D'IMAGES****APPLICATION A LA BIOLOGIE MARINE (ZOOPLANCTON)**

K. CHEHDI - J. BOUCHER  
IFREMER Centre de Brest  
BP 337 - 29273 BREST Cédex

**I - INTRODUCTION**

L'automatisation des techniques biologiques de comptage et d'identification du zooplancton par la reconnaissance de formes est suscitée par les besoins croissants d'analyse en écologie marine.

Pour répondre à ces besoins, plusieurs approches ont été développées avec différents niveaux de résolution. Une approche récente de Jeffries et al (1) fait appel à des méthodes de reconnaissance focalisées sur un petit nombre de formes correspondant à six principales classes zoologiques pour le zooplancton.

Dans notre cas, l'étude présentée a pour objectif une méthode automatique qui permette une discrimination plus complète des crustacés et en particulier des copépodes qui représentent 60 à 90% des populations prélevées, 26 groupes taxonomiques sont choisis, comme principales classes à distinguer.

La discrimination entre espèces repose pour les zoologistes sur des variations de nombre de segments et de l'ornementation du corps et de ses appendices. Cependant, des clefs de détermination rapides ont été établies à partir de différences de formes et de rapport de dimensions du céphalothorax et de l'abdomen (NEUNES 1956 (2)). Dans ce même sens, des différences significatives du volume corporel ont été observées sur plusieurs espèces.

Une étude préliminaire au développement de cette méthode par analyse d'images tout au moins entre famille a permis de vérifier le caractère discriminant de certaines mensurations telles que la longueur et la largeur du céphalothorax et de l'abdomen.

\* zooplancton : animaux microscopiques marins (0,5 à 2 mm) dont la taille et la forme varient suivant l'âge, le sexe, les conditions d'environnement et l'espèce.

Tirés à part : K. CHEHDI - E.N.S.T. de Bretagne BP 832 - 29279 Brest Cedex

Les premiers algorithmes ont été développés par LATROUS (3.4.5), leurs tests sur un grand nombre de cas d'individus a conduit à réfuter les hypothèses retenues. En effet, le seuillage fixable sans pertes d'informations sur le contour des individus est insuffisant pour éliminer de manière appréciable le bruit lié à la présence et à la disposition aléatoire d'appendices, pattes, antennes. Ce bruit biaise d'une part, la forme du contour extrait, donc les mensurations prises, et d'autre part augmente la probabilité de chevauchement entre individus.

De plus, la définition des points remarquables nécessaires pour prendre les mensurations automatiques s'avère insuffisante ; les méthodes d'identification de ces points n'étant pas assez robustes pour être complètement indépendantes du bruit et d'autant plus sensibles aux différents cas d'orientation des individus.

Cet article a pour but d'explicitier ces questions et d'exposer les nouvelles solutions apportées. Trois types de problèmes et leurs solutions sont analysées :

- Réduction de l'influence du bruit (chevauchement des individus au niveau des antennes, pattes, taches) en définissant un algorithme de filtrage et de séparation sur l'image binaire
- Définition et détection de zones et points remarquables caractérisant l'orientation des individus et servant de référence pour la prise de mensuration
- Détection et mensuration de l'abdomen

## II - MATERIEL ET METHODES

Le capteur utilisé est une caméra à tube vidicon de définition 512 x 512. Elle filme selon un axe vertical des individus posés sur un écran plat horizontal, éclairé par diascopie (fond noir). Cet éclairage a été choisi pour limiter les reflets et les ombres. Un grossissement de 10 est choisi pour obtenir une bonne définition des détails de la forme, en autorisant un nombre d'individus de 10 à 30 par image, suivant la taille, de manière à pouvoir analyser environ 500 à 1000 individus pour un échantillon de zooplancton sans trop augmenter le nombre d'images.

L'image obtenue de ce capteur analogique est sous forme d'un signal vidéo. Ce dernier est échantillonné, puis numérisé en 512 x 512 sur 256 niveaux de gris (8 e.b).

Le système d'acquisition d'image utilisé est un COMTAL : vision 1/20 couplé à un calculateur HP 1000.

## III - FILTRAGE DES IMAGES

Sur l'image numérique obtenue (fig 1.a), on considère les antennes, pattes, taches comme bruit parasite.

Les méthodes classiques de filtrage, censées réduire l'influence du bruit sont nombreuses. Une première méthode possible est celle du

choix d'un seuil élevé de l'histogramme de l'image, pour la binariser. Ceci entraîne une perte d'informations comme dans notre cas l'abdomen qui est considéré comme un élément discriminant. Une deuxième méthode est de lisser l'image par des filtres passe bas (6) mais ils ne suffisent pas à supprimer les antennes à cause de leur fort contraste. Enfin, la troisième méthode possible associée à la recherche des composantes connexes, des opérations de type érosion dilatation (7). Cette technique implique un temps d'analyse non négligeable. L'érosion seule a été utilisée par SHERMANN et al (8) sur le même type d'image. Dans notre cas, la squelettisation résultante biaise les paramètres biométriques.

### Algorithme de séparation et de filtrage

Les parasites se présentent comme des segments plus ou moins perpendiculaires au corps. Leur épaisseur dépend de la taille de l'individu. Le principe de la séparation (filtrage) est d'éliminer toutes les structures de petites surfaces (taches) ainsi que de faible largeur.

Le principe de l'algorithme consiste à balayer séquentiellement l'image binaire, ligne par ligne, par le déplacement d'un segment L de longueur variable, comptabilisant les pixels contigus de valeur 0. Dès qu'un pixel est à 1, on compare L à un seuil S (nombre de pixels à éliminer, correspondant à la largeur des pattes, antennes). Si L est inférieur à S, on remet tous les pixels du segment à 1 (fond de l'image). Dans le cas contraire, les pixels du segment restent inchangés.

$$L = \sum_{i=1}^n P_i \quad P_i = \begin{cases} 0 \\ 1 \end{cases} \quad \text{et } n = 1, \dots, 512$$

La lecture de l'image se fait de gauche à droite et de haut en bas

Le balayage ligne par ligne n'éliminant pas tous les parasites, on procède de la même façon à un balayage colonne par colonne.

Le seuil a été choisi pour supprimer un maximum de bruit sans perte d'information sur le contour du corps des individus de petite taille. Le seuil qui nous permet de supprimer les parasites tout en gardant les informations pertinentes est fixé à 4 pixels. La figure (1) illustre l'intérêt de l'algorithme.

A partir d'une image numérique (fig 1.a) présentant un échantillon d'individus (Calanus C5), l'image binaire correspondante (seuil de l'histogramme de l'image fixé à 100) (fig 1.b) présente encore des appendices marqués et des chevauchements d'individus. Le tracé des contours à partir de cette image (fig 1.c) traduit les biais introduits dans le comptage et les mensurations. Par contre, la figure (1.d) présente l'image filtrée où les antennes sont pratiquement supprimées et le tracé des contours correspondants est correct (fig 1.e).

Cette méthode a été testée sur 45 images présentant 510 individus de diverses catégories zooplanctoniques. Pour l'ensemble de 510 individus, 10 ont gardé une partie de leurs antennes à cause de leur largeur, qui est supérieure au seuil choisi ; ce biais n'entraîne une mauvaise orientation que pour cinq de ces dix individus.

L'algorithme nous permet aussi :

- d'augmenter le nombre d'individus à la prise de vue
- un gain de temps de traitement par la diminution de la longueur des contours et l'élimination des taches.

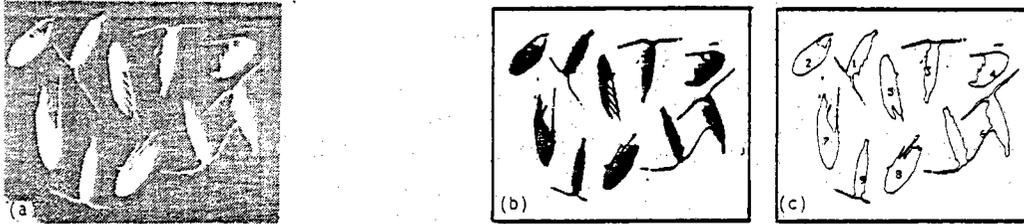


Figure 1 : (a) : image numérique. (b) : image binaire obtenue avec un seuil de 100, la présence des antennes est très marquée, chevauchement entre individus. (c) : tracé de contour à partir de l'image (b) (sans opération filtrage), où le comptage et les mensurations seront biaisés. (d) : l'image binaire (b) après l'opération filtrage, où les individus sont séparés et le bruit parasite (antenne, pattes) est réduit. (e) : tracé du contour sans chevauchement entre individus.

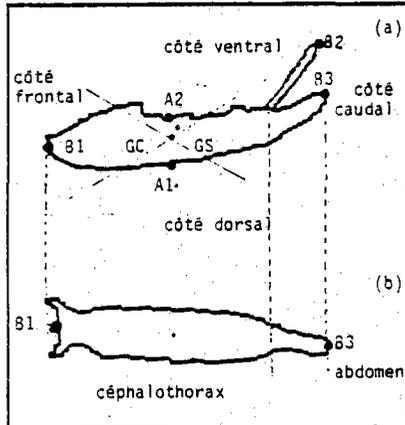


Figure 2 : caractéristiques des individus et points remarquables  
(a) : individu vu de profil  
(b) : vu dorsal ou ventral

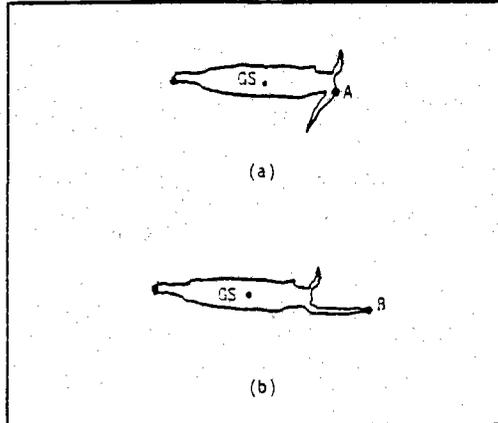


Figure 3 : image bruitée (présence d'antennes) : les paramètres GS-A et GS-B sont différents bien qu'ils soient effectués sur le même individu et au même endroit. La position des antennes est tout à fait aléatoire d'un individu à l'autre. La longueur GS-B est supérieure à celle de GS-A (confusion entre le côté céphalothorax et abdomen).

#### IV - AUTOMATISATION DES MENSURATIONS

##### IV.1 Caractéristiques des individus

De manière générale, les crustacés ont un corps composé de deux

parties : le céphalothorax et l'abdomen (fig 2) dont il faut mesurer la longueur et la largeur.

Pour chaque individu, on peut distinguer quatre zones : frontale (côté céphalothorax) dorsale, caudale (côté abdomen) et ventrale. La position de ces zones dans l'image varie avec la position et l'orientation des individus. Ils peuvent se présenter de profil (fig 2.a) (majorité des cas) de face ou de dos (fig 2.b). Dans les deux derniers cas, le corps est plus ou moins symétrique et on est amené à différencier les côtés droits ou gauches qui seront considérés indifféremment comme ventral ou dorsal. Quatre points remarquables du contour sont définis respectivement B1, A1, B3 ou B2, et A2 (fig 2.a) pour repérer les zones.

Le principe de détermination de ces points repose sur leur distance au centre de gravité calculé par rapport à la surface GS (nombre de points englobés par le contour) ou au contour GC.

Pour toutes les positions (profil, face, dos), B2 ou B3 sont les points les plus éloignés de GS. Pour les individus vus de profil, le point A2 est toujours le point du contour le plus proche de GC (fig 2).

La généralité de ces remarques n'est vérifiée qu'après la suppression des antennes (introduction de l'algorithme de filtrage) dont la présence peut inverser le maximum absolu GS-B3 ou B2 du côté céphalothoracique (fig 3).

Ces caractéristiques sont utilisées pour détecter les points remarquables caractérisant les quatre zones.

#### IV.2 Détection des points remarquables sur un contour

L'automatisation des mensurations décrites auparavant s'effectue sur un contour obtenu par le code de Freeman (9) après binarisation de l'image, qui réduit considérablement la quantité d'information à traiter.

La détection des points remarquables se fait suivant les phases suivantes :

phase 1 : définir le point A2 du contour le plus proche du centre de gravité GC calculé par rapport au périmètre et l'angle correspondant  $\theta$  (fig 4)

phase 2 : définir le point A2 du contour le plus proche du centre de gravité GS calculé par rapport à la surface et l'angle correspondant  $\alpha$ . Si  $\alpha$  se trouve dans la zone  $\Psi$  ( $\Psi = \theta + 80^\circ$ ) la position de A2 est correcte. Sinon, on cherche A2 dans la zone  $\Psi$ , ce qui permet de positionner A2 du côté ventral.

Phase 3 : déterminer le point A1 d'angle  $\beta$  égal à  $\alpha + \Pi$

Phase 4 : identifier le point B1 du contour se trouvant à l'extrémité du céphalothorax, puis le point B2 se trouvant à l'extrémité de l'abdomen ou d'une patte (bruit particulièrement robuste).

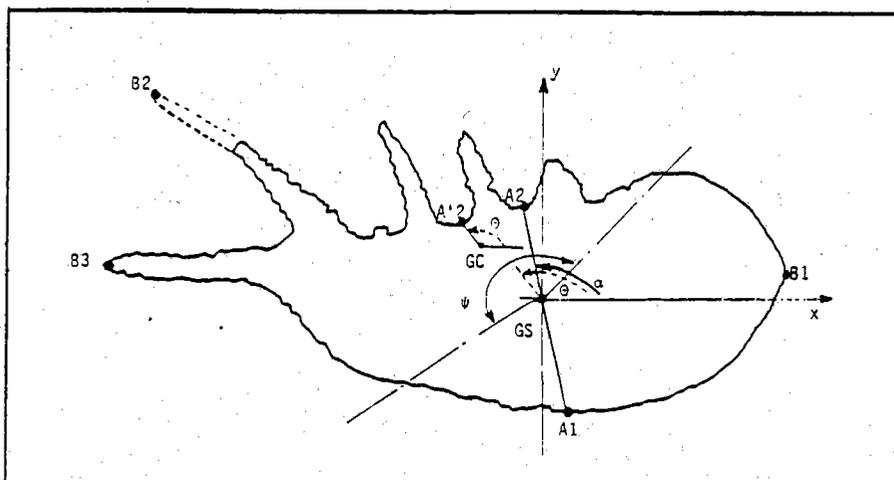


Figure 4 : définition des points remarquables

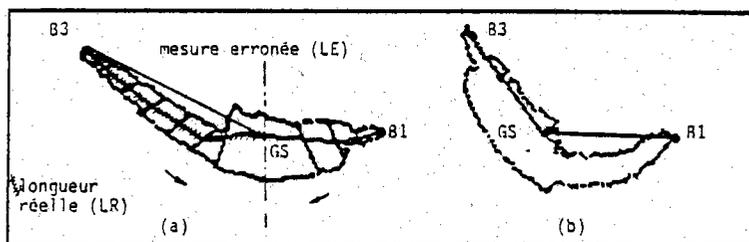


Figure 5 (a) : mesure directe GS-B3 (LE) est inférieure à la longueur réelle (LR) prise avec balayage du corps, l'erreur de mesure est grande ( $LE \ll LR$ )  
 (b) : confusion entre B1 et B3 (ambiguïté enlevée par la mesure réelle de GS-B1). Si GS-B1 est supérieure à GS-B3, on permute B1 et B3.

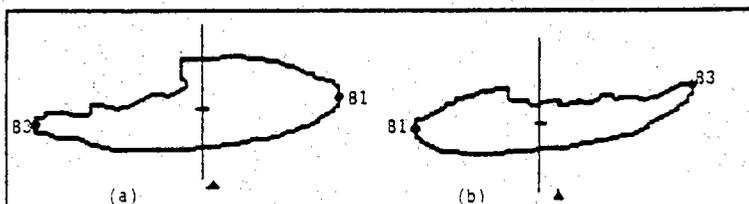


Figure 6 : (a) contour bien orienté, le céphalothorax est vers la droite de l'axe  $\Delta$   
 (b) contour mal orienté, le céphalothorax est à gauche de l'axe  $\Delta$

Pour avoir une meilleure mesure des longueurs réelles B1-GS et B2-GS, dans le cas d'individus très incurvés, on balaye la largeur du corps de l'individu avec des distances équidistantes de part et d'autre de B2 et B1, et on somme les segments droites rejoignant le milieu de chaque largeur (fig 5.a).

Pour éviter toute confusion entre B1 et B3, les longueurs GS-B3 et GS-B1 sont comparées. Si GS-B3 est supérieure à GS-B1, les points sont bien placés fig (5a), sinon on les permute fig (5.b).

#### Phase 5 : Orientation des individus

L'orientation des individus dans le même système de référence facilite la détection de l'abdomen.

Chaque individu est orienté suivant les critères définis fig (6a) : l'abdomen à gauche de l'axe ( $\Delta$ ) reliant les points A2 et A1, le céphalothorax à sa droite ; et le côté ventral au dessus du grand axe reliant B2 et B1. Pour un contour mal orienté (B1 à gauche de l'axe  $\Delta$ ) fig (6b), on réarrange les indices du contour en les décrivant dans le sens trigonométrique, avec B1 comme origine. La disposition de chacun des points constituant le contour est obtenue par symétrie par rapport à l'axe ( $\Delta$ ) reliant les points A2 et A1.

Phase 6 : repérer l'extrémité de l'abdomen revient à chercher le maximum entre A1 et B2, qu'on note B3. Si un maximum existe, alors B3 est différent de B2 ou ce dernier se trouve à l'extrémité d'une patte (fig 7.a), sinon B3 et B2 sont confondus (fig 7.c).

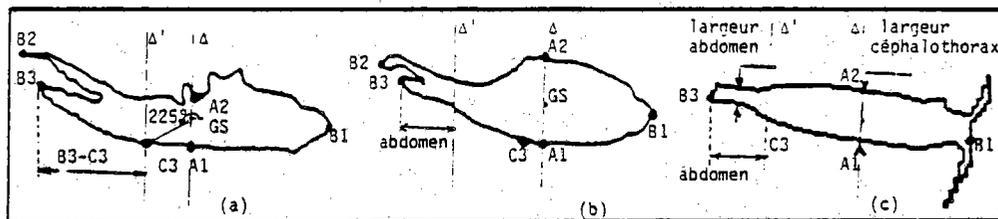


Figure 7 : (a) vue de profil d'un individu avec un contour idéal pour isoler l'abdomen.  
 (b) présence de bruit entre B3 et A2.  
 (c) les deux points B3 et B2 sont confondus.

#### IV.2.2 DETECTION DE L'ABDOMEN ET MESURE DE SA LONGUEUR

Détecter l'abdomen et mesurer sa longueur revient à chercher à quel endroit se trouve la jonction entre l'abdomen et le céphalothorax noté  $\Delta'$  (fig 7). Suivant la position des pattes et des individus, 3 cas de figures peuvent se présenter : individu vu de profil, B3 est différent de B2 par exemple, ce dernier est situé à l'extrémité d'une patte non collée à l'abdomen (fig 7.a) ou collée à l'abdomen (fig 7.b). Et enfin, le cas d'un individu vu de face ou de dos avec un contour bien régulier au niveau de l'abdomen (fig 7.c).

La technique consiste à isoler l'abdomen et une partie du céphalothorax qui sont délimités par le segment [B3-C3] (fig 7.a) où C3 se trouve à  $225^\circ$ , puis à prendre  $n$  mesures de la largeur de la zone limitée par le segment avec un pas constant, ce qui donne les variations de la largeur en fonction du déplacement  $D$  sur le segment (fig 8.a). Le maximum de  $\epsilon$  donnant la différence des amplitudes de la largeur entre les instants  $t_n$  et  $t_{n+1}$  (fig 8.b) caractérise la séparation céphalothorax et abdomen.

Dans certains cas, comme celui de la figure 7.b où le contour présente un bruit entre B3 et A2 due à des parasites non supprimés par l'opération filtrage, le maximum de  $\epsilon$  n'apparaîtra pas au niveau de l'axe  $\Delta'$  et la mesure de l'abdomen sera erronée (fig 8.c.d).

Pour remédier à cela, nous avons introduit une technique permettant la suppression de ces parasites quelque soit leur largeur dans la région qui nous intéresse pour la mesure de la longueur de l'abdomen.

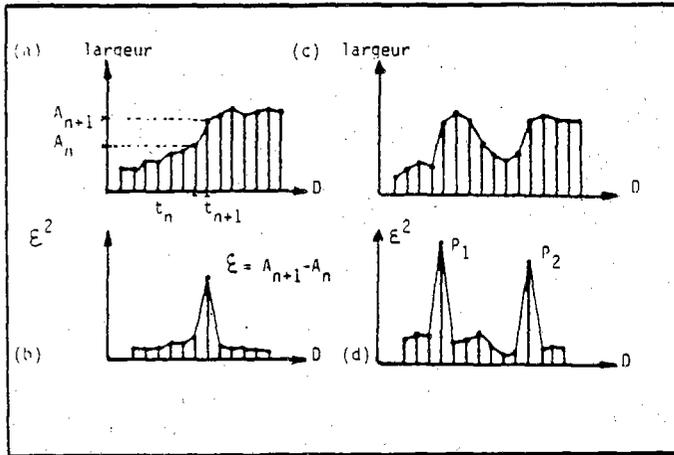


Figure 8 : (a-b) bonne détection de l'abdomen  
(c-d) mauvaise détection de l'abdomen  
 $P_1$  pic correspondant à une mauvaise détection  
 $P_2$  pic correspondant à une bonne détection

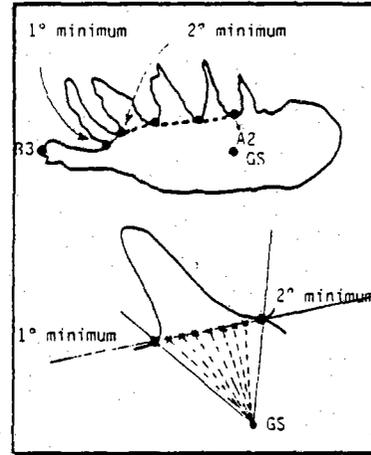


Figure 9 : suppression des pattes  
entre B3 et A2

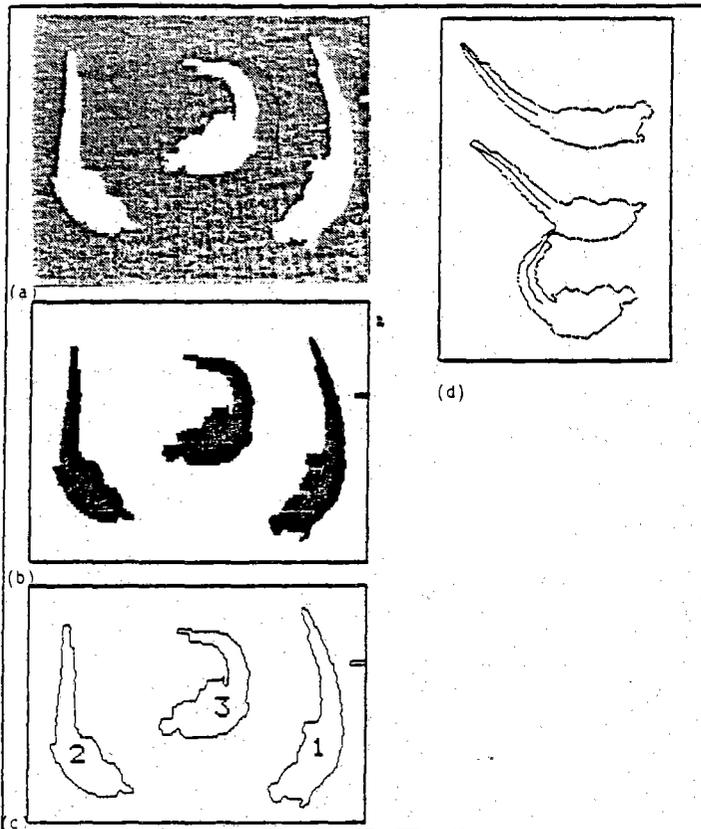


Figure 10 : orientation et détection de l'abdomen sur 3 larves  
d'Euphausiidae  
(a) image numérique  
(b) image binaire filtrée (paramètre séparateur 4 pixels)  
(c) tracé du contour  
(d) orientation et détection de l'abdomen

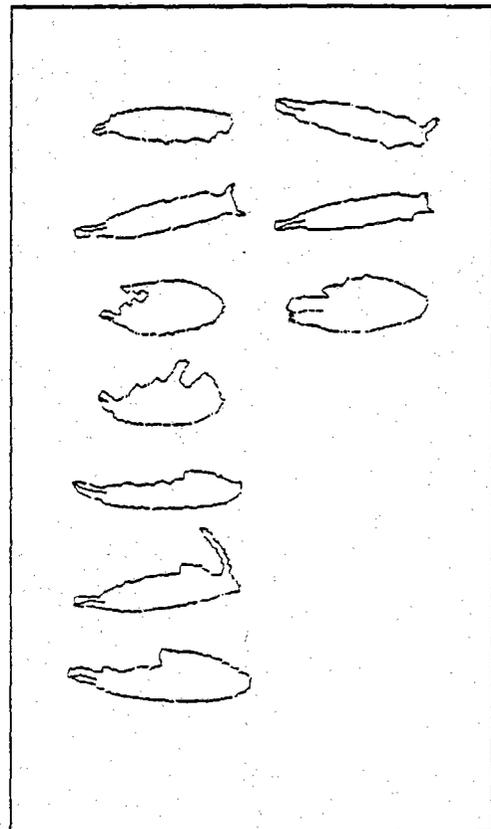


Figure 11 : orientation et détection de  
l'abdomen sur des copépodes  
(10 calanus C5) correspondant à  
l'image numérique de la figure  
(1.a)

Le principe consiste à repérer tous les minimums existant entre B3 et A2 qui sont des points significatifs correspondant à la forme réelle de l'individu (fig 9). Ensuite, on les rejoint deux à deux par une droite de manière à avoir un contour fermé. Un des avantages de cette méthode est la diminution du nombre de points du contour entre deux

minimums donc une réduction de la taille de la mémoire contenant les coordonnées de chaque point. De ce fait, tous les indices du premier minimum non inclu au dernier point du contour subissent une translation. Deux exemples de détection de l'abdomen sont donnés. Le premier donne la longueur de l'abdomen de 3 individus de larves d'Euphausaciés (stade Furcilia (fig 10) et le deuxième sur une catégorie de copépodes (10 Calanus C5) (fig 11).

### Extraction des paramètres biométriques

La succession des opérations définies, images numérisées et filtrées, tracé du contour, orientation, détection de l'abdomen ont été appliqués à 510 individus de 26 catégories différentes (45 images analysées).

A un contour correspond les paramètres suivants (fig 12).

- distance entre GS et le point le plus proche du contour (GS-A2)
- longueur du céphalothorax (B1-F)
- largeur du céphalothorax (A2-A1, opposés par rapport à GS)
- longueur de l'abdomen (F-B3)
- longueur totale (B1-B3 opposés par rapport à GS).
- distance entre le centre de gravité GS et les points du contour à  $45^\circ$ ,  $225^\circ$  et  $315^\circ$
- périmètre
- surface

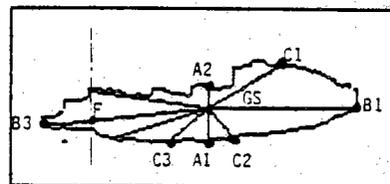


Figure 12 : Points remarquables et présence des paramètres correspondants

L'identification des points remarquables et la mesure des paramètres correspondants sont illustrées par un échantillon d'individus de Calanus C5 (fig 13).

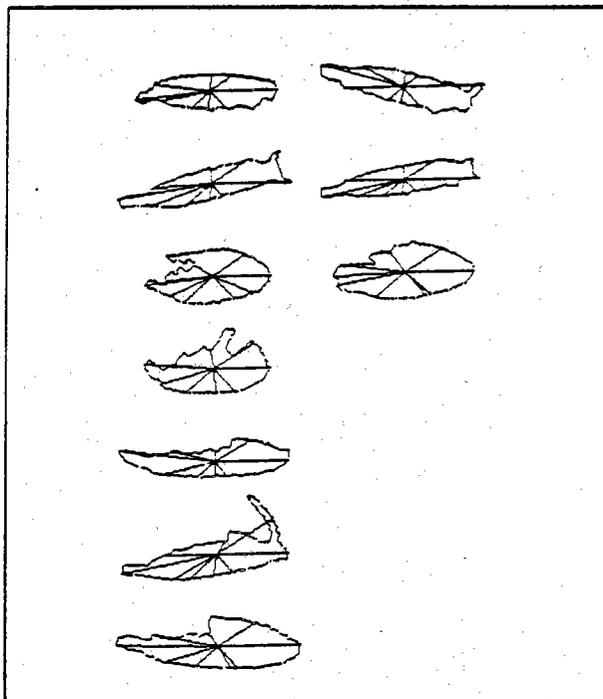


Figure 13 : identification des points remarquables, orientation et mesure des paramètres sur 10 calanus C5.

## V - ACQUISITION DES MESURES, VALIDITE DE LA METHODE

Démontrer l'adéquation de la méthode utilisée se heurte à deux difficultés : d'une part, il est impossible de restituer les paramètres extraits sur chacun des individus analysés, comme à partir de l'exemple de la figure 13 dans le cadre de cet article ; d'autre part, bien que les individus analysés proviennent d'une série d'échantillons dont les dimensions ("biométrie annuelle") sont connues, ils ont été tirés au hasard pour l'analyse, de sorte que l'on ne peut apparier en couple les deux séries de mensurations automatiques et manuelles. Deux types de traitement sont effectués sur les paramètres extraits à partir des images de manière à les comparer aux caractéristiques dimensionnelles connues par ailleurs.

L'ensemble des mesures de largeur totale (B3 - B1) obtenues pour les différentes formes et types de difficulté est résumé sous forme d'un histogramme de fréquence de taille (figure 14). Outre l'obtention des mesures, cet histogramme traduit le recouvrement de taille des différentes catégories zoologiques : il existe des espèces différentes de même taille et un recouvrement des tailles de formes juvéniles des espèces de grande taille avec celles des adultes des espèces de petite taille. Le nombre des catégories de taille petites et intermédiaires (Oucaea, Oithona, Corycaeus, Centropages, Temora, ...) est supérieur à celui des grandes formes (cf. Rose, 1983, pour un inventaire des spectres de taille des espèces de zone tempérée) (10). A l'intérieur d'un même groupe générique (*Clausocalanus*), l'existence de quatre modes de taille correspond aux trois classes de taille croissante (C, B et A) (11), dimorphisme sexuel de la classe A. On retrouve ainsi des résultats connus en planctologie et actuellement utilisés pour l'analyse des prélèvements (12).

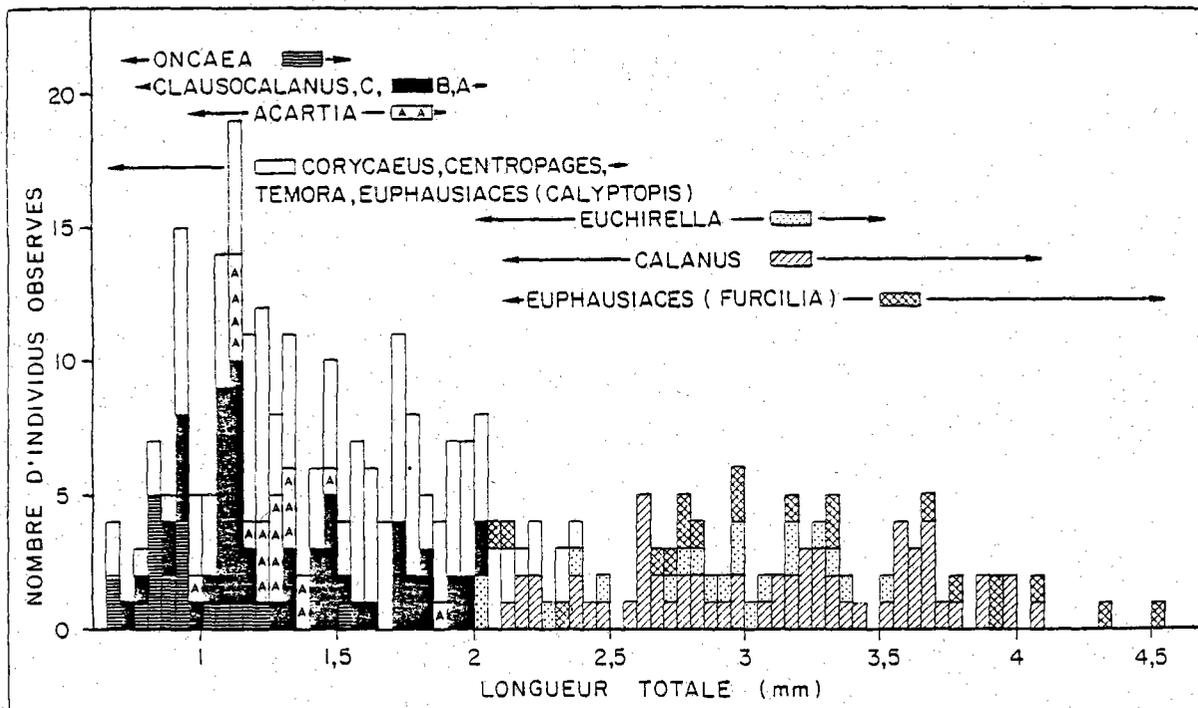


Fig (14) : Histogramme de fréquence de taille.

Pour comparer l'adéquation entre la biométrie manuelle et les mensurations automatiques (extraites après l'analyse d'image), un diagramme de dispersion longueur totale, longueur de l'abdomen, est tracé (figure 15), pour les trois catégories de Calanus, juvéniles C4, C5 et adultes.

Tout d'abord, on retrouve (figure 15) la relation linéaire entre longueur de l'abdomen et largeur totale, correspondant au rapport 1/4 pour les adultes et C5, légèrement plus petit, pour les juvéniles C4 dont l'abdomen est encore peu segmenté (10). Un certain nombre de points -7- s'écartent de la relation. Ils correspondent principalement à des biais dus à une élimination incomplète des appendices lors du filtrage. Ces points sont numérotés de 1 à 7 sur la figure 15. Dans la plupart des cas, une élimination incomplète des pattes accolées à la partie arrière du corps entraîne une erreur sur la détermination de la limite entre l'abdomen et le céphalothorax et une surestimation de sa longueur (point 1) ou une sous-estimation (points 2, 4, 5, 6, 7). Il faut souligner le cas du point 3 ; il correspond à un cas d'antenne non éliminée et d'inversion de l'orientation pour lequel les mensurations fausses déterminées restent très voisines de la relation d'allométrie. Enfin, les largeurs céphalothoraciques (largeur totale - longueur de l'abdomen), déterminées pour ces trois catégories de Calanus, sont très voisines des tailles déterminées sur ces échantillons par biométrie manuelle. Les largeurs du céphalothorax varient respectivement pour les classes C4, C5 et adultes de 1,423 à 2,09 mm, 1,870 à 2,63 mm, 2,16 à 2,840 mm, en bonne correspondance avec les dimensions respectives de 1,40 à 1,88 mm, 1,88 à 2,56 et 2,20 à 2,80 mesurées manuellement pour cette population (13).

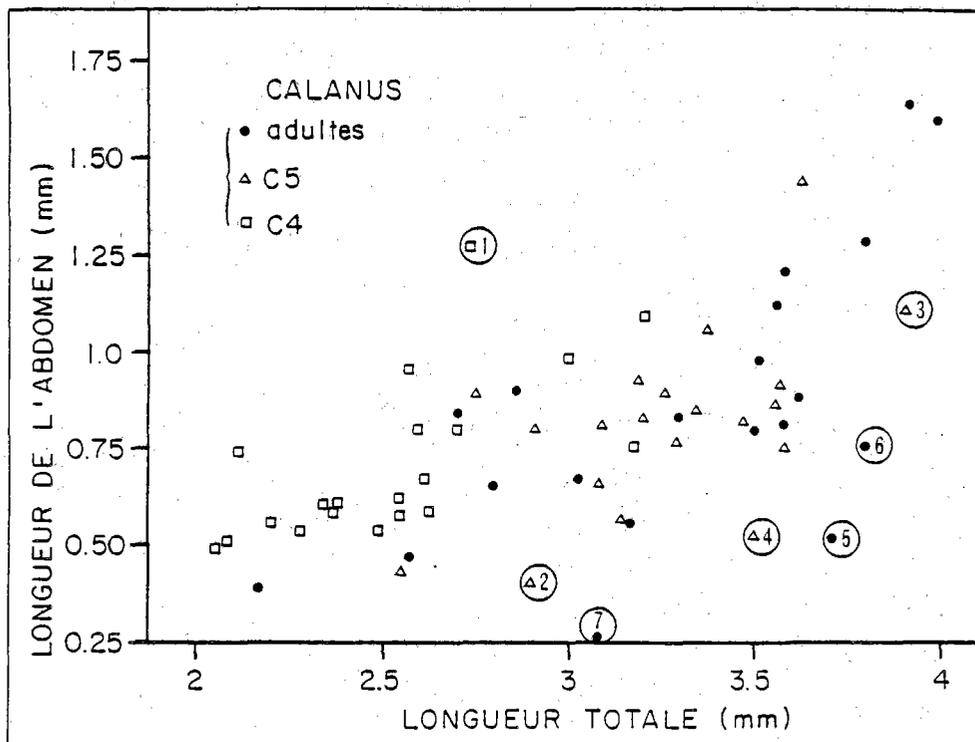


Fig (15) : Diagramme de dispersion longueur totale - longueur abdomen.

## VI - CONCLUSION - RESUME

La mise en oeuvre de cette application a conduit à inventorier de nombreux cas de figures dont l'analyse posait des problèmes. En particulier, quelques hypothèses simplificatrices adoptées au début de l'étude sur la possibilité d'éliminer les bruits et de séparer les individus par seuillage, l'absence d'influence de la position et de l'orientation des individus sur la prise des mensurations (individus considérés comme symétriques suivant leur grand axe) se sont avérées injustifiées.

Ces problèmes ont conduit à développer les algorithmes présentés ici. Dans la majorité des cas difficiles énumérés, les solutions proposées permettent d'extraire à partir des images des points anatomiques remarquables des individus correspondant à la définition des biologistes : abdomen, céphalothorax, limites caudales et frontales. Il en résulte que les mensurations effectuées de manière automatique entre ces points correspondent parfaitement aux définitions de la biométrie. Les principales erreurs de mesures qui subsistent sont dues aux cas peu fréquents de mauvais positionnement de ces points remarquables. Ces mensurations fournissent d'ores et déjà une automatisation des analyses biométriques utilisées en écologie. La méthode est directement applicable pour les échantillons à composition faunistique connue ou à faible diversité spécifique (cultures).

Il s'agit d'une première étape indispensable pour l'automatisation des techniques d'identification et de dénombrement. Dans ce sens, outre les critères biométriques définis a priori, la démarche choisie permet d'associer des paramètres plus spécifiques de la reconnaissance de formes, tels que les moments d'inertie (14.15) et les descripteurs de Fourier (16). Ces deux éléments peuvent apporter des moyens supplémentaires d'identification. Dans ce sens, l'appel aux techniques d'analyses d'images et de reconnaissance de formes permet un gain de résolution important par rapport aux méthodes basées principalement sur l'analyse des distributions et des variations de fréquence de taille. Cependant, une deuxième étape consiste à tester le pouvoir discriminant de ces critères. Ce qui implique d'élaborer une méthode de classification appropriée. C'est une étape primordiale pour justifier l'intérêt du développement de cette technique.

## BIBLIOGRAPHIE

- (1) JEFFRIES et al : Automated sizing, counting and identification of zooplankton by pattern recognition. National Marine Fisheries service laboratory Narragansett, Rhode Island 02882. Marine biology 1983.
- (2) NEUNES : A simple key for common Pelagic Mediterranean copepods. A tool for the identification of species in production and radioaccumulation studies. Pubbl. staz. Zool. Napoli 34, 462-475 (1965).

- (3) S. LATROUS, J. BOUCHER : Segmentation automatique des images, application à l'extraction des primitives des formes planctoniques. Innov. Tech. Biol. Med ; Vol. 5, n°6, p. 687-700, 1984.
- (4) S. LATROUS : Analyse spatiale et harmonique des contours, automatisation de l'extraction des caractéristiques des formes planctoniques. Innov. Tech. Biol. Med ; vol. 5, n°6, p. 701-712, 1984
- (5) S. LATROUS : Reconnaissance de formes et classification automatique du zooplancton par analyse d'image. Thèse de Docteur Ingénieur. Université de Rennes I Mars 1984.
- (6) R. GONZALES & P. WITZ : Digital image processing (Addison Wesley).
- (7) A. ROSENFELD and A.C. KAK : Digital picture processing, Vol. 2 second edition, 1982 Academic Press, New York.
- (8) K. SHERMAN et al : Automated sizing, counting and identification of zooplankton by pattern recognition. National Marine Fisheries service laboratory Narragansett, Rhode Island 02882. Marine biology 1983.
- (9) H. FREEMAN : IRE Trans. Elect. Comp. 10, p. 160, 1961.
- (10) M. ROSE : Faune de France, copépodes pélagiques. Editeur : Paul LECHEVALIER, 1933.
- (11) J. BOUCHER : Localization of zooplankton populations int the ligurian marine front : role of ontogenic migration. Deep-Sea Research, Vol. 31, N° 5, p. 469-484, 1984.
- (12) A.W. HERMAN, M.R. MITCHELL : Counting and identifying copepod species with an in situ electronic zooplankton counter. Deep-Sea Research, Vol. 28A, N° 7, p. 739-755, 1981.
- (13) J. BOUCHER : Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. I- Composition faunistique et structure démographique. Oceanologica Acta 1982, Vol. 5, N° 1, p. 49-62.
- (14) MING KUEL HU : Visual pattern Recognition by moment invariants IRE. Transaction inf. Theory, p. 179-187, (1962).
- (15) SIDHA RTHA MAITRA : Moments invariants Proceedings of the IEEE vol 67, n° 4, p. 697.699, April 1979.
- (16) TIMOTHY P. and al : Analysis of Three-Dimensional Movement Using Fourier Descriptors. IEEE Trans. on pattern. Analysis and machine intelligence. Vol PAM I-2 NO. 6, p. 583-588, Nov. 1980.

Article reçu le : 30 septembre 1985 ; Accepté le : 14 mars 1986.